

СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, вып. 4, 2020

ОБЗОРЫ

Редкие растения Сибири в культуре: видовое разнообразие, интродукционная оценка

А. С. Прокопьев, О. Д. Чернова, Т. Н. Беляева, Т. Н. Катаева

291

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Скорость роста и структура фитомассы *Pinus sylvestris* (Pinaceae)
в средневозрастных сосняках Мурманской области

В. Т. Ярмишко, О. В. Игнатьева

314

Интродукция ресурсных видов

Агрессивные виды в коллекции лекарственных растений Главного Ботанического сада
г. Алматы (Республика Казахстан)

Л. М. Грудзинская, Г. М. Кудабаяева, Л. А. Димеева

326

Антропогенное воздействие на растительные ресурсы

Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки
в фоновых и дефолирующих сосновых лесах Кольского полуострова

И. В. Лянгузова, П. А. Примак, Е. Н. Волкова, Ф. С. Салихова

335

Компонентный состав ресурсных видов

Фитохимическое исследование различных фракций семян *Salvia hispanica* (Lamiaceae)

А. С. Панова, Д. С. Дергачёв, М. А. Суботялов

351

Перспективные растительные источники фруктозосодержащих углеводов

Е. С. Васфилова, Т. А. Воробьева

363

Методика исследований

Можно ли хранить семена в ледниках в вечной мерзлоте?

Г. Е. Левицкая, С. В. Губин

375

Contents

Vol. 56, issue 4, 2020

REVIEW

Rare Siberian Plants in Cultivation: Species Diversity, Cultivation Assessment

A. S. Prokopyev, O. D. Chernova, T. N. Belyaeva, T. N. Kataeva

291

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Resources of Useful Plants and Plant Associations

Growth Rate and Phytomass Structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in the Middle-Aged Scots Pine Forests of the Murmansk Region

V. T. Yarmishko, O. V. Ignatieva

314

Introduction of Resource Species

Aggressive Species in the Collection of Medicinal Plants of the Almaty Main Botanical Garden (Kazakhstan)

L. M. Grudzhinskaya, G. M. Kudabayeva, L. A. Dimeyeva

326

Anthropogenic Influence on Plant Resources

Spatial Distribution of the Ground Cover and Forest Litter Stocks in Background and Defoliating Pine Forests of the Kola Peninsula

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

335

Component Composition of Resource Species

Phytochemical Research of Various Processed Fractions of *Salvia hispanica* (Lamiaceae) Seeds

A. S. Panova, D. S. Dergachev, M. A. Subotyalov

351

Promising Plant Sources of Fructose-Containing Carbohydrates

E. S. Vasfilova, T. A. Vorob'eva

363

Methods of Investigation

Can the Seeds Be Stored in Permafrost Cellars?

G. E. Levitskaya, S. V. Gubin

375

РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ СИБИРИ В КУЛЬТУРЕ: ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ИНТРОДУКЦИОННАЯ ОЦЕНКА

© 2020 г. А. С. Прокопьев¹, *, О. Д. Чернова¹, Т. Н. Беляева¹, Т. Н. Катаева¹

¹Томский государственный университет, г. Томск, Россия

*e-mail: rareplants@list.ru

Поступила в редакцию 12.05.2020 г.

После доработки 07.07.2020 г.

Принята к публикации 10.09.2020 г.

В статье обобщена информация о некоторых ботанических учреждениях Сибири, осуществляющих работу с редкими растениями природной флоры. Анализ их коллекционных фондов показал, что в ботанических садах накоплен значительный генофонд редких и исчезающих видов растений сибирской флоры, занесенных в региональные Красные книги. Самые крупные коллекции редких видов Сибири сосредоточены в ЦСБС, СибБС ТГУ, ЯБС ИБПК, КузБС. Наиболее изучены и поддерживаются в культуре хозяйственно-ценные виды, либо виды, представляющие особый научный интерес. По литературным данным проанализировано разнообразие редких видов в коллекциях ботанических садов, оценена успешность их культивирования и проведена оценка перспективности в условиях *ex situ*. На сегодняшний день имеются сведения по интродукции 581 редкого вида, что составляет около 40% от общего числа таксонов, нуждающихся в охране. Установлено, что значительное количество культивируемых редких видов являются устойчивыми и высокоустойчивыми. На основе комплексного анализа редких видов в коллекции СибБС ТГУ и оценки их интродукционной устойчивости дан прогноз перспективности интродуцентов в условиях лесной зоны Западной Сибири.

Ключевые слова: редкие растения, ботанические сады, интродукционная оценка, сохранение биоразнообразия, Красные книги, Сибирь

DOI: 10.31857/S003399462004007X

Растения – неотъемлемая часть мирового биологического разнообразия и важнейший ресурс человеческого благосостояния. В условиях постоянно возрастающего техногенного воздействия на окружающую среду происходит не только массовое сокращение запасов многих полезных растений, уничтожение отдельных видов, но и разрушение целых экосистем растительного покрова Земли. Нарушение растительного покрова как важнейшего звена биосферы влечет за собой глубокие последствия и является проблемой большой научной и социальной значимости [1, 2]. Сохранение биоразнообразия растительного мира признано мировой общественностью одной из ключевых проблем в области охраны природы. С 2002 г. эта проблема становится важнейшей частью Глобальной стратегии сохранения растений, принятой на VI Международной Конференции стран-участниц Конвенции по биологическому разнообразию [3]. Большое значение в области охраны растительного мира отводится ботаническим садам. Начиная со второй половины XX в., их важнейшей задачей становится выявление и привлечение в культуру редких и исчезающих видов как наиболее уязвимого компонента есте-

ственных растительных сообществ. Опыт работы этих крупнейших специализированных центров по культивированию растений показал, что интродукция является эффективным, а зачастую и единственным возможным методом сохранения отдельных видов. Культивируемые образцы многих редких видов, не обеспеченных мерами охраны в природе, представляют собой страховой фонд этих таксонов. Кроме того, введение в широкую культуру редких и исчезающих видов, имеющих важное практическое значение (лекарственных, декоративных, пищевых и др.) может существенно снизить антропогенное давление на их природные популяции [4].

В настоящее время ботанические сады России включены в крупнейшую мировую сеть по сохранению биоразнообразия растительного мира BGCI (Botanic Gardens Conservation International). За длительный период своей деятельности они сформировали богатейшие коллекции растений, в которых сосредоточено около 1/3 флоры страны. Особую ценность в них составляет генофонд редких и исчезающих растений [5]. С 2002 г. ведутся работы по составлению единой базы редких видов флоры России, выращиваемых в ботаниче-

ских садах РФ. Собранные сведения послужили основой для издания сводки по видам растений Красной книги РФ [6], сохраняемым в живых коллекциях ботанических садов [7].

На сегодняшний день накоплено немало сведений по сохранению редких растений в коллекционных фондах ботанических садов Сибири [8–12]. Однако обобщающих материалов, позволяющих оценить состояние проблемы интродукции редких видов сибирской флоры, практически нет. В связи с этим целью данной работы является обзор сведений по опыту культивирования редких растений природной флоры в ботанических садах Сибири. По литературным источникам проанализировано разнообразие редких видов в коллекциях ботанических садов, оценена успешность их выращивания и степень изученности в природе и условиях интродукции.

ОБЗОР КОЛЛЕКЦИЙ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ СИБИРИ

Флора Сибири характеризуется значительным видовым разнообразием, насчитывающим более 4.5 тыс. видов высших сосудистых растений [13], и является богатым источником полезных растений. В ее составе выявлено огромное количество ценных лекарственных, технических, кормовых, медоносных и декоративных видов, также отмечается высокий уровень эндемизма и реликтовости флоры [14].

В настоящее время, в связи с длительной нерациональной эксплуатацией растительных ресурсов Сибири, многие ценные и уникальные растения сибирской флоры становятся редкими или исчезают из природных мест обитания. Масштабы урона, нанесенного растительному миру Сибири, особенно очевидны после публикации целой серии региональных сводок – списков редких растений, нуждающихся в охране. На сегодняшний день (по состоянию на 2019 г.) в Сибири издано 17 региональных Красных книг: Алтайского края [15], Забайкальского края [16], Красноярского края [17], Республики Алтай [18], Республики Бурятия [19], Республики Саха (Якутия) [20], Республики Тыва [21], Республики Хакасии [22], Иркутской области [23], Кемеровской области [24], Курганской области [25], Новосибирской области [26], Омской области [27], Томской области [28], Тюменской области [29], Ханты-Мансийского автономного округа [30], Ямало-Ненецкого автономного округа [31]. В результате анализа региональных Красных книг установлено, что в целом по региону нуждаются в охране 1454 таксона, т. е. примерно третья часть всего состава флоры цветковых и сосудистых споровых растений Сибири. Из них 117 видов подлежат охране на общегосударственном уровне и занесены в Красную книгу РФ [6]. Наибольшее число охраняемых ви-

дов относятся к семействам: Fabaceae (170 видов), Asteraceae (139), Ranunculaceae (97), Poaceae (96), Rosaceae (68), Brassicaceae (52), Orchidaceae (48) и др. Основная часть семейств представлена 1–4 видами (83 семейства).

По количеству редких видов сибирской флоры, требующих к себе особого внимания, лидирует Красноярский край – 330, наименьшее число редких растений представлено в Красной книге Ямало-Ненецкого автономного округа – 61. При этом из общего списка редких и исчезающих видов только 11.5% подлежат охране более чем в трех регионах Сибири, большая часть видов (около 80%) охраняется на территории всего одного–двух регионов. Как правило, они входят в группу эндемичных и реликтовых видов, имеющих ограниченный ареал или произрастающих в специфических условиях высокогорий (*Astragalus olchonensis* Gontsch., *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch., *Potentilla tollii* Trautv.) и др.

Одним из наиболее эффективных методов сохранения редких и исчезающих видов природной флоры является интродукция растений.

На сегодняшний день на территории Сибири насчитывается 23 ботанических сада и других родственных им ботанических учреждений [5, 32], деятельность которых осуществляется согласно “Стратегии ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений” [33] и координируется Советом ботанических садов России.

Во многих ботанических садах Сибири проводится разноплановая научная работа с целью изучения редких и исчезающих растений природной флоры, которая отражена в различных публикациях, монографиях и диссертационных исследованиях.

Опираясь на доступные источники информации, приводим сведения о некоторых ботанических учреждениях Сибири, осуществляющих работу с редкими растениями природной флоры.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (ЦСБС), г. Новосибирск. Целенаправленные исследования редких и исчезающих растений Сибири в ЦСБС проводятся, начиная с 60-х гг. прошлого столетия, по трем основным направлениям: сохранение в естественных условиях (*in situ*), в искусственных резерватах (*ex situ*) и реконструкция природных популяций [34, 35]. Значительное внимание уделяется исследованию биологии и разработке научно-обоснованных мероприятий по сохранению генофонда редких хозяйственно-ценных видов растений: *Hedysarum theinum* Krasnob., *Paeonia anomala* L., *Primula macrocalyx* Bunge, *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Kryl., виды рода *Iris*, *Viola* и др. [36–41]. Разработаны методы размножения (в том числе *in vitro*) и создания устойчивых популяций редких и исчезающих видов растений в культуре [42–44]. Большое вни-

мание уделяется изучению природных популяций редких видов растений, в том числе эндемиков и реликтов: *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., *Gueldenstaedtia monophylla*, *Iris humilis* Georgi и др. [45–47]. Обобщены исследования по биоморфологии и структуре ценопопуляций некоторых редких и эндемичных видов семейств Lamiaceae и Apiaceae на территории Сибири [48, 49]. С 2009 г. важным направлением работы с редкими и исчезающими растениями сибирской флоры становится реконструкция природных популяций *Allium eduardii* Stearn, *Brachanthemum krylovii* Serg., *Hedysarum theinum*, *Viola dactyloides* Schult., *V. incisa* Turcz., *V. taynensis* T. Elisafenko et Ovczinnikova [35]. Результаты многолетних исследований видов природной флоры Сибири, в том числе редких и исчезающих, отражены в ряде монографий [9, 50, 51]. Разрабатывается методология охраны редких растений [41].

Алтайский филиал ЦСБС СО РАН Горно-Алтайский ботанический сад (АЛТФ ЦСБС), с. Камлак, Республика Алтай. В природе и в условиях интродукции совместно с сотрудниками ЦСБС проводятся исследования редких и исчезающих видов растений Республики Алтай. Особое внимание уделяется популяционным исследованиям, мониторингу и выявлению адаптационных возможностей редких хозяйственно-ценных растений, таких как *Caragana jubata* (Pall.) Poiret, *Brachanthemum krylovii*, *Hedysarum theinum*, видов рода *Rhodiola* и др. [52, 53]. В ботаническом саду создаются питомники и коллекции экономически важных видов растений (пищевых, кормовых, лекарственных, декоративных и др.). Особое внимание уделяется представителям местной флоры, малоизученным и наиболее значимым при восстановлении деградированных растительных сообществ [54].

Сибирский ботанический сад Томского государственного университета (СибБС ТГУ), г. Томск. Привлечение в интродукцию растений природной флоры Сибири началось еще на рубеже XIX–XX вв., с момента основания ботанического сада при Томском университете. Однако целенаправленное изучение и введение в культуру редких и исчезающих растений было начато значительно позже, в 1974 г. С этой целью были организованы экспозиции с наиболее ценными и уязвимыми в природе видами местной флоры. За более чем 40-летний период развития этого направления в Сибирском ботаническом саду через интродукционный эксперимент прошло около 400 видов. Особое внимание в научном эксперименте было уделено родам, содержащим большое количество ценных хозяйственно-полезных видов (лекарственных, декоративных, пищевых) — *Artemisia*, *Allium*, *Dasystephana*, *Potentilla*, *Rhodiola*, *Primula*, *Paeonia*, *Spiraea* и др. Проведены многолетние исследования биологии редких реликтовых видов

природной флоры Сибири *Alfredia cernua* (L.) Cass., *Brunnera sibirica* Stev., *Primula macrocalyx* [55–57]. Сотрудниками ботанического сада разработаны приемы выращивания и способы воспроизводства таких ценных лекарственных растений как *Hedysarum alpinum* L. и *H. theinum* [58], *Rhodiola rosea* L. [59], *Scutellaria baicalensis* (Adams) Robins. [60], *Fornicium carthamoides* (Willd.) R. Kam. [61], *Dasystephana septemfida* (Pall.) Zuev [62]. С 1985 г. развивалось цитогенетическое направление, связанное с изучением кариотипов и генетических основ адаптации редких растений Томской обл. в современных условиях обитания [63]. Значительным итогом изучения способов сохранения и размножения наиболее ценных видов растений томской флоры в Сибирском ботаническом саду стала монография В.П. Амельченко [10]. Обобщенные материалы многолетних интродукционных исследований использованы при написании коллективной монографии [11]. Параллельно с интродукционными исследованиями проводятся реинтродукционные испытания с редкими лесными и степными видами: *Erythronium sibiricum*, *Hypericum ascyron* L., *Lilium pilosiusculum* (Frey) Misch., *Allium nutans* L., *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich и др. [64]. Также в течение длительного времени осуществляются исследования состояния редких и исчезающих видов растений в природных популяциях на территории Томской обл., Республик Хакасия и Алтай [10, 65, 66].

Кузбасский ботанический сад Федерального исследовательского центра угля и углехимии СО РАН (КузБС), г. Кемерово. Важнейшими задачами ботанического сада, начиная со дня его основания (1991 г.), являются сохранение генофонда растительного мира Западной Сибири, выявление редких и исчезающих видов растений, разработка путей их охраны и воспроизводства [67]. В условиях культуры изучены биологические особенности некоторых редких и эндемичных видов сибирской флоры: *Aconitum pascoi* Worsch., *Aquilegia sibirica* Lam., *Dracocephalum grandiflorum* L., *Fritillaria meleagroides* Patr. ex Schult. et Schult., *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Lilium pumilum* Delile, *Linum perenne* L., *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don fil., *Thalictrum petaloideum* L. и др.; подведены итоги их интродукции [68, 69]. Одним из ключевых направлений деятельности ботанического сада является технология восстановления биоразнообразия на нарушенных угледобычей территориях Кемеровской обл. [70], которая предусматривает сохранение популяций растений, занесенных в Красные книги различного ранга, методами *ex situ* и *in situ* [67].

Изучением редких растений на территории Восточной Сибири, успешно занимаются в **Якутском ботаническом саду Института биологических проблем криолитозоны СО РАН** (ЯБС ИБПК) и **Ботаническом саду Северо-Восточного федераль-**

ного университета имени М.К. Аммосова (БС СВФУ), г. Якутск. Привлечение редких растений в культуру было начато в 60-х гг. прошлого столетия. В настоящее время особое внимание уделяется изучению интродукционной устойчивости редких и эндемичных видов флоры Якутии из семейств Orchidaceae, Iridaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Nemerocallidaceae, Liliaceae, Fabaceae, Brassicaceae и др., что позволяет разработать наиболее оптимальные пути их охраны *in situ* и *ex situ* [71–74]. Разработаны методы семенного размножения и созданы семенные фонды *Aquilegia sibirica* Lam., *Delphinium grandiflorum* L., *Redowskia sophiifolia* Cham. et Schldtl., × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pobjark., *Pulsatilla turczaninowii* Krylov et Serg. [75, 73]. Созданные экспозиции редких видов являются резервным источником растительного материала для реинтродукционных мероприятий по восстановлению нарушенных природных ценопопуляций [74]. Проводится долговременный мониторинг ценопопуляций редких видов в природных условиях [76]. Проведена ревизия редких, исчезающих и эндемичных видов растений реликтовых степных сообществ Якутии, выявлено их критическое экологическое состояние, установлено, что степная региональная флора включает 22 узколокальных эндемика [77]. Разрабатываются методологические аспекты реинтродукции редких растений [78]. В Ботаническом саду СВФУ объектами реинтродукционных работ стали 5 видов: *Delphinium grandiflorum*, *Lilium pensylvanicum* Ker.-Gawl., *Iris laevigata* Fisch. et C.A. Mey., *Adonis sibirica* Patr. et Schldtl., *Gagea pauciflora* (Turcz. ex Trautv.) Ledeb. [73]. По итогам проведенных исследований подготовлены монографии [79, 80].

Хакасский национальный ботанический сад НИИ аграрных проблем Хакасии СО РАСХН (ХНБС), г. Абакан. Формирование коллекции редких растений начато в 1993 г. В коллекции сада сохраняются редкие травянистые виды местной флоры, в том числе эндемика Хакасии и реликтовые виды. Сотрудниками ботанического сада обобщены результаты 14-летнего интродукционного испытания 74 редких и уязвимых травянистых видов флоры Республики Хакасия [81]. Проведено комплексное изучение биологических особенностей некоторых хозяйственно-ценных редких видов растений флоры Республики Хакасия, включая эндемичные и реликтовые. Разработаны технологии возделывания лекарственного растения *Panzerina argyracea* (Kuprian.) V. Dagonkin и декоративных видов *Clauasia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., *Phlox sibirica* L., *Matthiola suberba* Conti. Полученные научные данные, в том числе результаты интродукционного испытания, использованы при подготовке научных статей и нескольких монографий [81–83].

Южно-Сибирский ботанический сад Алтайского государственного университета (ЮСБС АГУ), г. Барнаул. Сотрудниками ботанического сада

особое внимание уделяется исследованию флоры и растительного покрова Алтая, в том числе вопросам охраны растительного мира [84, 85]. Создана и поддерживается коллекция видов природной флоры Алтайского края и Республики Алтай, разрабатываются меры по охране и реинтродукции редких и исчезающих видов флоры Алтая [86]. В отделе биотехнологии Южно-Сибирского ботанического сада создана коллекция редких видов растений, сохраняемых в культуре *in vitro*. Разработаны элементы биотехнологии для сохранения и размножения ценного декоративного растения *Iris sibirica* L., занесенного в некоторые региональные Красные книги Сибири [87].

Научно-исследовательский институт садоводства Сибири имени М.А. Лисавенко (НИИСС), г. Барнаул. В условиях интродукции изучены биологические особенности некоторых редких видов рода *Primula* сибирской флоры [88]. Проводится селекционная работа с *Iris sibirica* [89], разработана методика его микроклонального размножения *in vitro* [90]. По итогам многолетних исследований подготовлена монография “Биология и интродукция цветочно-декоративных корневищных многолетников в Западной Сибири” [88].

Ботанический сад Иркутского государственного университета (БС ИГУ), г. Иркутск. В ботаническом саду создана крупнейшая в Байкальской Сибири коллекция растений. В ее составе сохраняется 13 видов, занесенных в Красную Книгу РФ [6], в том числе представители региональной флоры *Arsenjevia baicalensis* (Turcz.) Starodub., *Cypripedium calceolus* L., *Cypripedium macranthos* Sw., *Rhodiola rosea*, и 24 вида из Красной Книги Иркутской обл. [23]. Коллекция включает 2 эндемичных вида Алтае-Саянской горной области: *Hylotelephium populifolium* (Pall.) H. Ohba, *Galium glabra* ssp. *krylovii* (Ijima) Naumova [91]. На экспозициях ботанического сада проводится изучение эколого-биологических особенностей редких видов растений с целью реинтродукции их в природу. Коллекция редких растений рассматривается как генетический резерват для возможного восстановления видов в природных популяциях. На примере *Allium altaicum* Pall. обсуждается проблема реинтродукции видов в природу [92].

Забайкальский ботанический сад (ЗБС), г. Чита. Сотрудники сада занимаются интродукцией растений местной флоры и флоры других регионов с 90-х гг. прошлого столетия. В экспозициях ботанического сада культивируются виды растений, занесенные в Красную книгу РФ [6] и региональные Красные книги Сибири: *Armeniac sibirica* (L.) Lam., *Delphinium grandiflorum*, *Berberis sibirica* Pall., *Bupleurum scorzoniferifolium* Willd., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *Ephedra dahurica* Turcz., *Paeonia lactiflora* Pall., *Paeonia anomala*, *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *Veronicastrum sibiricum* (L.) Pennell и др.

Большое внимание в условиях интродукции уделено изучению биологии хозяйственно-ценных и редких растений забайкальской флоры, а также видов, представляющих значительный научный интерес (эндемики и реликты): *Armeniaca sibirica*, *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Iris ivanovae* Doronkin, *I. laevigata*, *I. sanguinea* Donn, редких видов рода *Viola*. Определены возможности их воспроизводства и практического использования [93–96].

Ботанический сад Омского государственного аграрного университета (БС ОмГАУ), г. Омск. В ботаническом саду создается уникальная “живая” Красная книга Омской обл. [97]. В коллекционных фондах сохраняется 32 редких вида растений, среди них – 29 видов занесенных в Красную книгу Омской обл. [27], 7 – из Красной книги РФ [6].

Ботанический сад Курганского государственного университета (БС КГУ), г. Курган. Интродукционные работы проводятся с 2011 г. На территории ботанического сада произрастает 28 редких видов растений, внесенных в Красную книгу Курганской обл. [25], а 5 видов занесены также в Красную книгу РФ [6]. Из них 12 редких видов (*Cypripedium calceolus*, *Orchis militaris* L., *Stipa pennata* L. и др.) произрастают естественно, 15 интродуцировано (*Cypripedium ventricosum* Sw., *C. macranthon*, *Iris humilis* и др.), и один вид отмечен близ границы ботанического сада [98]. Проводятся полевые исследования редких видов растений, имеющих научную или практическую значимость [99].

Ботанический сад Тувинского государственного университета (БС ТувГУ), г. Кызыл. Организован на базе агробиостанции ТувГУ в 2010 г. как центр сохранения и изучения флоры Республики Тыва. В ботаническом саду создаются зоны со степными и высокогорными сообществами, на которых представлены местные редкие, исчезающие виды растений, а также типичные представители настоящих, луговых и высокогорных степей. В экспозициях выращиваются ценнейшие редкие и исчезающие растения Сибири: *Rhodiola rosea*, *Fornicium carthamoides*, *Allium altaicum*, *Allium tuvanicum* (N. Friesen) N. Friesen, *Aquilegia sibirica*, *Berberis sibirica*, *Caragana jubata* и др. [100].

В целом, в ботанических садах Сибири накоплен значительный генофонд редких и исчезающих растений сибирской флоры, проводятся многоплановые исследования, осуществляются реинтродукционные мероприятия. Советом ботанических садов Сибири и Дальнего Востока начата работа по обобщению многолетнего опыта интродукции редких видов природной флоры в коллекциях региональных ботанических садов. Наиболее крупными центрами интродукционных исследований редких видов на территории Сибири являются Центральный сибирский ботанический сад, Сибирский ботанический сад ТГУ, Кузбас-

ский ботанический сад, Хакасский национальный ботанический сад, Якутский ботанический сад, Ботанический сад СВФУ.

Исследования в ботанических садах направлены на изучение устойчивости видов и их образцов в условиях интродукционного эксперимента. Результаты интродукционной оценки могут быть положены в основу интродукционного прогноза, основным принципом которого является системный подход.

Методики интродукционной оценки видов растений базируются на комплексе признаков, отражающих жизнеспособность, репродуктивные характеристики, полноту сезонного развития, продолжительность общего жизненного цикла и темп онтогенеза, долговечность вида в культуре, его устойчивость к биотическим и абиотическим факторам [101–103].

Каждым автором для подведения итогов интродукционного эксперимента используется определенный набор критериев. Так, Р.А. Карпинова [101] разработала интегральную шкалу оценки малораспространенных многолетников, используя 5 признаков (семенное и вегетативное размножение, сохранение габитуса в культуре, повреждаемость болезнями и вредителями, холодостойкость), каждый из которых оценивается по 3-х балльной системе. Данная шкала является одной из наиболее востребованных: она нередко используется интродукторами, иногда с некоторыми модификациями, состоящими в добавлении отдельных показателей [104–106].

Одной из наиболее информативных, рациональных и лаконичных методик интродукционной оценки видов растений является шкала, разработанная Н.В. Трулевич [102]. Автор выделяет несколько ведущих критериев интродукционной устойчивости видов растений природной флоры в новых для них агроклиматических условиях: ритмику сезонного развития (пластичность феноритма), способность к прохождению полного цикла развития побегов, особенности побегообразования и жизненного состояния особи по сравнению с природными местообитаниями, темпы и тип онтогенеза, способность вида к размножению, в том числе образованию самосева. Шкала интродукционной устойчивости включает 4 градации: неустойчивые, слабоустойчивые, устойчивые, высокоустойчивые растения, и удобна для анализа большого числа данных.

Рядом исследователей предложены методики оценки интродукционной устойчивости редких и исчезающих видов растений в условиях Сибири. Так, К.А. Соболевская [107] разработала шкалу успешности интродукции редких и исчезающих видов растений, используя в качестве критериев устойчивость в грунте, наличие плодоношения и самосева.

Г.П. Семенова [103] подразделила редкие растения Сибири на 4 группы: неперспективные, малоперспективные, среднеперспективные и перспективные для интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. Основными критериями успешной интродукции она считала высокую жизнеспособность, устойчивость к абиотическим факторам, наличие устойчивого феноритмотипа, регулярного цветения и плодоношения, продолжительного онтогенеза, активного естественного семенного и вегетативного размножения.

В.П. Амельченко [10] предложила собственную шкалу оценки устойчивости редких видов растений при интродукции в Томске. Оценка видов проводится по сумме баллов с учетом 12 ступеней (показателей): развитие генеративных и вегетативных органов, семенное и вегетативное размножение, характер цветения и плодоношения, а также всхожесть семян, теневыносливость, светолюбивость, зимостойкость, засухоустойчивость, устойчивость к вредителям и болезням, длительность существования в интродукции. По сумме баллов выделяются 5 уровней адаптации видов в культуре: неустойчивый, слабый, средний, высокий и наивысший уровень.

Т.В. Елисафенко [41] оценку акклиматизации предлагает проводить в первые годы интродукции растений, а оценку адаптации – после длительного их культивирования, на растениях последующих репродукций. Для оценки акклиматизации ею выделено 13 критериев, которые оцениваются по трехбалльной шкале и объединены в 3 группы: характеристика феноритма, размножение и жизнеспособность в культуре. При оценке акклиматизации выделены перспективные, среднеперспективные, малоперспективные и неперспективные виды. Для оценки адаптации использованы 27 критериев. Изученные виды подразделены ею на 4 группы: устойчивые, среднеустойчивые, слабоустойчивые и неустойчивые.

На основе обобщения собственных результатов многолетних исследований и анализа литературных данных авторами данной статьи разработана методика интродукционной оценки редких и исчезающих видов растений на территории Томской обл. [108]. Она включает шесть основных показателей: прохождение основных этапов онтогенеза; семенное и вегетативное размножение; повреждение болезнями и вредителями; выпревание/вымокание в зимне-весенний период; требовательность к условиям выращивания. Каждый показатель оценивается по четырем баллам (максимальный балл – 4, минимальный – 1). Суммирование баллов по всем показателям позволяет отнести вид к одной из групп по устойчивости в условиях интродукции: высокоустойчивые (В), устойчивые (У), среднеустойчивые (С), малоустойчивые (М), неустойчивые (Н). Данная

шкала позволяет детально оценить состояние редких видов в коллекции с учетом особенностей региона. Шкала была апробирована на экспозиции лаборатории редких растений, и сейчас проводится работа по мониторингу всей коллекции редких видов СибБС ТГУ.

Обширная территория Сибири характеризуется разнообразными природно-климатическими условиями, и поэтому сложно создать унифицированную интродукционную шкалу. В связи с этим, на сегодняшний день существуют различные методики оценки интродукционной устойчивости редких и исчезающих видов растений в условиях Сибири. Все они могут быть использованы при подведении итогов интродукционного эксперимента. Но чаще всего для анализа больших коллекций используют экспресс методы интродукционной оценки, разработанные Р.А. Карпионовой [101] и Н.В. Трулевич [102].

В силу отсутствия в свободном доступе списков редких и уязвимых растений, культивируемых в ботанических садах Сибири, невозможно объективно оценить, насколько полно они представлены в культуре. Важнейшим изданием по итогам интродукции растений природной флоры Сибири в региональных ботанических садах стала коллективная монография, данные для которой представили только 8 ботанических садов [12]. В результате проведенного анализа авторами данной статьи установлено, что в 8 ботанических садах и институтах Сибири сосредоточен 581 вид растений, относящихся к редким и исчезающим, что составляет около 40% от общего числа охраняемых видов. Семейства, которые представлены наибольшим числом редких культивируемых видов – Ranunculaceae (50 видов), Fabaceae (48), Asteraceae (45), Rosaceae (33), Alliaceae (28), Poaceae (28), Orchidaceae (20), 64 семейства представлены 1–4 видами.

Самые крупные коллекции редких видов Сибири представлены в ЦСБС (438 видов), СибБС ТГУ (298 видов), ЯБС ИБПК (196 видов) и КузБС (159 видов) (табл. 1).

В целом стоит отметить, что ботанические сады Сибири, как основные центры сохранения биоразнообразия региона, не в полной мере реализуют свой потенциал, так как согласно Глобальной стратегии [7] ставится цель обеспечить сохранение *ex situ* не менее 75% редких и исчезающих видов растений.

При анализе направлений интродукционных исследований в ботанических садах выявлено, что наиболее изучены и поддерживаются в культуре хозяйственно-ценные виды, либо виды, представляющие особый научный интерес. Так, например, максимально представлены в коллекциях редкие виды семейств: Alliaceae (82.4% от общего числа представителей семейства, охраня-

Таблица 1. Редкие виды растений в коллекциях ботанических садов Сибири
Table 1. Rare plant species in the collections of the botanical gardens of Siberia

Название учреждения Institution	Число редких видов Сибири в коллекции Number of Siberian rar plants species in the collection	Общее число видов растений в Красной книге региона Total number of plant species listed in the regional Red Data Book	Число видов Красной книги региона в коллекции сада/% от общего числа видов Красной книги региона Number of the regional Red Data Book species in the garden collection/% of the total number of plant species listed in the regional Red Data Book
ЦСБС CSBG	438	115	41/35.7
СибБС ТГУ SibBG TSU	298	105	58/55.2
ЯБС ИБПК YaBG IBPC	196	266	7/26.3
КузБС KuzBG	159	128	38/29.7
АЛТФ ЦСБС AB CSBG	109	127	13/10.2
БС СВФУ BG NEFU	115	266	44/16.5
ХНБС KhNBG	81	143	13/9.1
НИИСС SRIHS	77	158	12/7.6

Примечание. ЦСБС – Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, СибБС ТГУ – Сибирский ботанический сад Томского государственного университета, КузБС – Кузбасский ботанический сад Федерального исследовательского центра угля и углехимии СО РАН, АЛТФ ЦСБС – Алтайский филиал ЦСБС СО РАН Горно-Алтайский ботанический сад, БС СВФУ – Ботанический сад Северо-Восточного федерального университета, ЯБС ИБПК – Якутский ботанический сад Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, ХНБС – Хакасский национальный ботанический сад НИИ аграрных проблем Хакасии СО РАСХН, НИИСС – Научно-исследовательский институт садоводства Сибири имени М.А. Лисавенко (НИИСС).
 Note. CSBG – Central Siberian Botanic Garden, SibBG TSU – Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, KuzBG – Kuzbass Botanical Garden, AB CSBG – Altai branch of Central Siberian Botanic Garden, BG NEFU – Botanical Garden of North-Eastern Federal University, YaBG – Yakut Botanical Garden of the Institute for Biological Problems of Cryolithozone, KhNBG – National Botanical Garden of Khakassia, SRIHS – M.A. Lisavenko Scientific-Research Institute of Horticulture of Siberia.

емых на территории Сибири), Violaceae (76.5%), Crassulaceae (69.2%). Семейства Saprifoliaceae, Cupressaceae, Paeoniaceae, Pinaceae с небольшим количеством редких видов полностью представлены в культуре, что связано с их высокими хозяйственными качествами (декоративные, лекарственные и др.) и относительной неприхотливостью. Полностью отсутствуют в коллекциях ботанических садов редкие виды из семейств Equisetaceae, Lycopodiaceae, Najadaceae, Portulacaceae и некоторых других.

Исследования показали, что 38.7% из интродуцированных видов выращиваются только в каком-либо одном ботаническом саду, в двух садах культивируется – 22.7%, а в трех и более садах – 38.5% видов. Стоит отметить, что не более 1.0% видов представлено во всех ботанических учреждениях Сибири. Это такие неприхотливые виды, как *Lonicera tatarica* L., *Paeonia anomala*, *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Sorbus sibirica* Hedl., *Veronica incana* L.

Имеющиеся данные об успешности интродукции 210 редких видов, представленных в трех и более ботанических садах, позволили провести дополнительный анализ перспективности их выращивания в условиях *ex situ*. Установлено, что в коллекциях преобладают устойчивые и высокоустойчивые виды – 93.3% (196 видов), слабоустойчивые и неустойчивые представлены незначительно – 6.7% (14 видов). Можно предположить, что неустойчивые и слабоустойчивые виды после испытания обычно выводятся из коллекции, так как их поддержание крайне затруднено. Это виды с узкой экологической амплитудой, либо обладающие ритмом развития, который не свойственен той климатической зоне, в которой располагается ботанический сад. В связи с этим, одной из приоритетных задач ботанических садов является сохранение редких видов местной региональной флоры.

Анализ коллекций ботанических садов Сибири показал, что редкие виды местной флоры

представлены в коллекционных фондах ботанических садов далеко не полностью (табл. 1). Так, наиболее полно редкие виды местной флоры представлены в коллекции СибБС ТГУ – 55.2% от общего числа видов, занесенных в Красную книгу Томской обл. [28]; а также в ЦСБС – 35.7% и КузБС – 29.7% от общего числа видов, занесенных в Красные книги Новосибирской [26] и Кемеровской обл. [24] соответственно. Не менее важным аспектом является сохранение в коллекции природного генофонда местной флоры, а не привлечение материала из других интродукционных центров. Следует отметить, что во многих ботанических садах Сибирского региона преобладают образцы, собранные в природных местообитаниях. Они являются резервным фондом для реинтродукционных работ при сокращении численности редких видов в природных ценопопуляциях.

Анализ коллекционных фондов растений природной флоры предполагает комплексный подход. Так, например, показательными могут быть результаты сопоставления таксономического, эколого-географического и биоморфологического анализа исследованных видов и их интродукционной устойчивости. Комплексный анализ редких видов растений проведен на примере коллекционных фондов Сибирского ботанического сада ТГУ.

АНАЛИЗ КОЛЛЕКЦИИ СИБИРСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Сибирский ботанический сад ТГУ является старейшим в азиатской части России исследовательским и образовательным учреждением, включающим уникальный для северных широт оранжерейно-тепличный комплекс, Заповедный парк и Экосистемную дендрологическую территорию. Ботанический сад занимает площадь 117 гектаров, в коллекциях открытого и закрытого грунта представлено более 9 тыс. видов, форм и сортов. Привлечение растений в коллекционные фонды ботанического сада осуществляется как из природных местообитаний, так и путем обмена с ботаническими учреждениями России и стран зарубежья. Структура сада включает 9 лабораторий, основной задачей которых является разработка научных основ интродукции хозяйственно-ценных и редких растений мировой флоры [109, 110].

Редкие и исчезающие растения Сибири в СибБС ТГУ представлены в коллекциях нескольких лабораторий, направление деятельности которых связано с исследованием лекарственных, декоративных и сельскохозяйственных растений. Однако большая часть охраняемых видов сосредоточена в коллекции Лаборатории редких растений.

Основной способ размещения растений в коллекции – мелкоделяночный, однако часть видов представлена в различных тематических экспозициях, которые рассредоточены на Экосистемной дендрологической территории и в Заповедном парке. Редкие виды степных и высокогорных сообществ представлены в демонстрационной экспозиции “Каменистая горка”. Виды лесных и лугово-лесных сообществ высажены под пологом древесного яруса в Заповедном парке, в котором смоделированы различные варианты растительных сообществ: черневая тайга, смешанный лес, кедрач, липовый остров и др. Особый интерес в коллекции представляют реликты (*Scrophularia umbrosa* Dumort., *Waldsteinia ternata* (Stephan) Fritsch) и виды с узким ареалом (*Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach, *Iris ludwigii* Maxim., *Mertensia pallasii* (L.) G. Don и др.).

По результатам многолетнего исследования редких видов природной флоры Сибири в условиях интродукции подготовлена коллективная монография “Редкие растения природной флоры Сибири в Сибирском ботаническом саду” [11]. В монографии приводятся сведения о происхождении интродукционного материала и обобщены данные о сезонном ритме развития, репродуктивной биологии и устойчивости редких видов в культуре в подзоне южной тайги Западной Сибири.

За основу при анализе коллекционных фондов взята шкала интродукционной оценки Н.В. Трулевич [102]. Оценка устойчивости проводилась для каждого вида, а также по различным группам растений в целом. Устойчивые и высокоустойчивые виды в дальнейшем были объединены нами в группу перспективных видов, а неустойчивые и слабоустойчивые – в группу неперспективных или требующих дополнительных исследований. Коллекция редких растений СибБС ТГУ насчитывает 298 таксонов из 68 семейств и 175 родов. Систематика таксонов принята нами в соответствии со сводкой “Конспект флоры Азиатской России” [13]. В коллекции преобладают покрытосеменные двудольные растения. Доля перспективных устойчивых и высокоустойчивых редких видов растений составляет 78.5% (234 вида). При этом лидирующие по числу видов семейства и роды вносят существенный вклад в долю перспективных видов. Наибольшую долю перспективных видов имеют семейства Ranunculaceae (8.4%), Asteraceae (5.7%) и Poaceae (4.4%), характерные для Северной Евразии. Среди лидирующих родов по числу видов с высокой перспективностью в коллекции выделяются роды *Campanula*, *Artemisia*, *Aquilegia*, *Dianthus*, *Spiraea*, *Stipa*, которые включают только устойчивые и высокоустойчивые виды. Низко- и слабоустойчивые виды значительно преобладают в семействе Orchidaceae – 67% видов семейства, что обусловлено сложной биологией их развития, а также в семействах Lamiaceae и

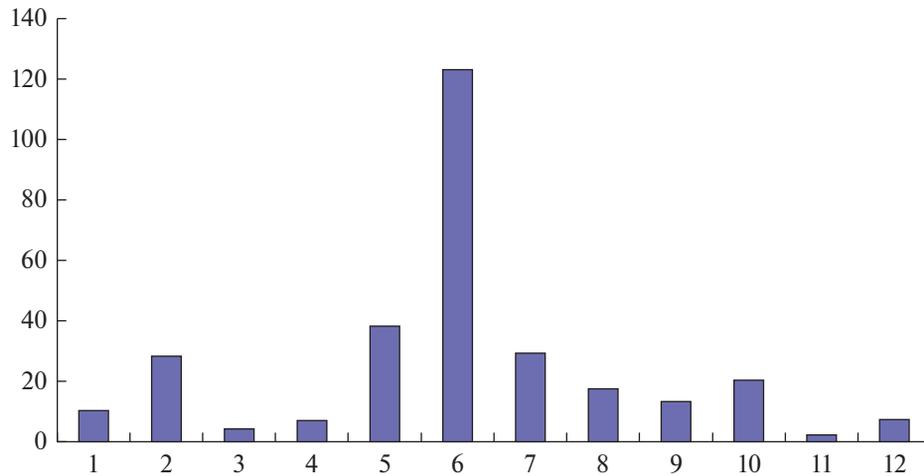


Рис. 1. Спектр жизненных форм редких растений коллекции СибБС ТГУ.

Древесные: 1 – деревья, 2 – кустарники, 3 – кустарнички, 4 – полукустарники и полукустарнички; травянистые поликарпики: 5 – стержнекорневые, 6 – кистекорневые и короткокорневищные, 7 – длиннокорневищные, 8 – дерновинные, 9 – клубнеобразующие, 10 – луковичные, 11 – лианы; 12 – травянистые монокарпики.

Fig. 1. Spectrum of the life forms of rare plants in the SibBS TSU collection.

Woody: 1 – tree, 2 – shrub, 3 – underhrub, 4 – semishrub/dwarf semishrub; grassy polycarpic: 5 – taproot, 6 – shot-creeping rhizome/fibrous root, 7 – long-creeping rhizome, 8 – cespitose, 9 – tuberous, 10 – bulbous, 11 – liana; 12 – grassy monocarpic.

Fabaceae – по 50% от общего числа исследованных видов.

За основу выделения жизненных форм взята классификация И.Г. Серебрякова [111]. При отнесении растения к той или иной жизненной форме учитывались данные сводки “Флора Сибири” [14] и результаты собственных исследований. В коллекции редких видов растений СибБС ТГУ присутствуют древесные виды, травянистые поликарпики и монокарпики. Спектр жизненных форм приведен на рис. 1. Преобладающее число видов относится к поликарпикам. На долю поликарпических травянистых растений приходится 81% (242 вида), травянистых монокарпиков – 2.3% (7 видов), древесных растений – 16.4% (49 видов). В спектре жизненных форм значительно доминирует биоморфа кистекорневых/короткокорневищных поликарпиков – 41.3% (123 вида). Среди древесных растений преобладают кустарники, составляющие 9.4% от общей численности коллекции (28 видов). Оценка показателей устойчивости растений различных жизненных форм (табл. 2) позволила установить, что основу коллекции составляют устойчивые и высокоустойчивые кистекорневые/короткокорневищные поликарпики, на долю которых приходится 31.9% от общего числа видов коллекции. Вклад перспективных видов других биоморф существенно ниже, по каждой из них он составляет менее 10%. Наибольший вес имеют стержнекорневые поликарпики – 8.7%, кустарники – 8.4%, длиннокорневищные поликарпики – 7.4%.

При анализе состава коллекции использована экологическая модификация ботанико-геогра-

фического метода, опирающаяся на выделение флористических комплексов с эколого-ценотическими группами [112]. Виды коллекции по преимущественному произрастанию на территории Сибири были разделены на 4 группы:

1. Аркто-монтанный комплекс объединяет виды, характерные для высокогорий и безлесных участков среднегорий, а также встречающиеся в нижних поясах гор при наличии каменистых обнажений в сочетании с жесткими климатическими факторами.

2. Лесной комплекс объединяет виды, относящиеся к растительной зоне, в которой древесные растения играют роль эдификаторов.

3. Степной комплекс объединяет виды, сформировавшиеся в степной зоне.

4. Лугово-пойменный комплекс объединяет виды азональных местообитаний.

При выделении типов ареалов опирались на флористическое районирование, предложенное А.Л. Тахтаджяном [113], и подходы, описанные в ряде флористических работ [112, 114].

Анализ показал, что в коллекции редких видов СибБС ТГУ преобладают растения, приуроченные преимущественно к зоне степей и остепненным местообитаниям – 106 видов (35.6% общей численности коллекции) (табл. 3). Группа степных видов немного превышает по численности лесные, т.к. они чаще включаются в региональные Красные книги и представляют больший интерес для интродукции. Из степных растений преобладают виды горно-степной поясной-зональной группы – 44 вида (14.8%). Чуть меньше

Таблица 2. Перспективность редких видов коллекции СиБГС ТГУ по жизненным формам
Table 2. The prospects of rare species in the collection of the SibBG TSU according to their life forms

Жизненная форма Life form	Число перспективных видов The number of promising species		Доля в коллекции, % Share in the collection, %	Число перспективных видов The number of promising species		Доля в коллекции, % Share in the collection, %	Всего Total	Доля от общего числа видов в коллекции, % Share of the total number of species in the collection, %
	неустойчивые unstable	слабо устойчивые semistable		устойчивые resistant	высоко-устойчивые highly resistant			
			Число неперспективных видов The number of unpromising species			Доля в коллекции, % Share in the collection, %		
Древесные Woody								
Деревья Trees	0	0	0	8	2	3.4	10	3.4
Кустарники Shrubs	0	3	1.0	20	5	8.4	28	9.4
Кустарнички Undershubs	0	2	0.7	1	1	0.7	4	1.4
Полукустарники/полукустарнички Semishrubs/dwarf semishrubs	1	1	0.7	5	0	1.7	7	2.4
Травянистые поликарпики Grassy polycarpic								
Стержнекорневые Taproot	2	10	4.0	23	3	8.7	38	12.7
Короткокорневищные/кистекокорневые Short-creeping rhizome/fibrous root	5	23	9.4	72	23	31.9	123	41.3
Длиннокорневищные Long-creeping rhizome	3	4	2.3	14	8	7.4	29	9.7
Дерновинные Cespitose	1	2	1.0	12	2	4.7	17	5.7
Клубневые Tuberous	0	1	0.3	7	5	4.0	13	4.3
Луковичные Bulbous	0	2	0.7	14	4	6.0	20	6.7
Лианы Lianas	0	0	0	2	0	0.7	2	0.7
Травянистые монокарпики Grassy monocarpic								
Монокарпики Monocarpic	1	2	1.0	3	1	1.3	7	2.3

Таблица 3. Эколого-географический спектр редких видов коллекции СибБС ТГУ
 Table 3. Ecological and geographical spectrum of rare species of the SibBG TGU collection

Типы ареалов Types of habitats	Флористические комплексы и поясно-зональные группы Floristic complexes and belt and zonal groups																	Всего видов Total of species	Доля от общего числа видов, % of the total number of species, %	
	лесной комплекс forest complex				степной комплекс steppe complex				аркто-монтанный комплекс arctic montane complex				лугово-пойменный комплекс meadow-floodplain complex							
	ЛЕ FG	ТХ DC	СХ LC	ПБ PB	Всего Total	ЛС FS	ГС MS	СС ST	Всего Total	ВВ AL	ТВ TH	ММ MM	ГМ GM	Всего Total	ЛГ ME	ВВ WE	ПР RI			Всего Total
ЦП	1	4	2	2	9	0	2	0	2	3	2	6	1	12	0	2	0	2	25	8.4
СР	14	6	5	4	29	19	11	11	41	0	1	3	3	7	13	3	2	18	95	31.9
ЕА	1	1	1	0	3	0	1	1	2	0	0	0	2	2	3	0	0	3	10	3.4
ЕЕ	2	1	3	9	15	3	8	1	12	0	0	0	0	0	8	1	1	10	37	12.4
АА	1	2	6	0	9	1	1	0	2	0	0	2	1	3	1	0	0	1	15	5.0
АА	1	0	0	0	1	2	4	2	8	3	0	2	0	5	1	0	0	1	15	5.0
ВА	1	2	0	0	3	1	7	3	11	4	1	3	3	11	0	0	0	0	25	8.4
ЕА	1	0	2	1	6	4	5	2	11	0	0	0	0	0	2	0	0	2	19	6.4
СА	1	2	2	1	6	4	5	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	2	19	6.4
НА	1	0	0	0	1	2	4	2	8	3	0	2	0	5	1	0	0	1	15	5.0
ЦА	1	2	0	0	3	1	7	3	11	4	1	3	3	11	0	0	0	0	25	8.4
СА	1	2	0	0	3	1	7	3	11	4	1	3	3	11	0	0	0	0	25	8.4
ЮС	1	2	0	0	3	1	7	3	11	4	1	3	3	11	0	0	0	0	25	8.4
СС	1	2	2	1	6	4	5	2	11	0	0	0	0	0	2	0	0	2	19	6.4
ОА	1	2	2	1	6	4	5	2	11	0	0	0	0	0	2	0	0	2	19	6.4
АВ	5	3	3	3	14	4	2	3	9	1	0	2	0	3	4	1	1	6	32	10.7
ЕС	3	2	2	1	8	3	3	2	8	0	0	5	1	6	0	1	2	3	25	8.4
ЭН	30	23	24	20	97	37	44	25	106	11	4	23	11	49	32	8	6	46	298	
EN	10.2	7.7	8.0	6.7	32.6	12.4	14.8	8.4	35.6	3.7	1.3	7.7	3.7	16.4	10.7	2.7	2.0	15.4		100

Примечание. Поясно-зональные группы лесного комплекса: ЛЕ – группа лесных растений без четко выраженной приуроченности, ТХ – темнохвойно-лесная, СХ – светлохвойно-лесная, ПБ – пребореальная; поясно-зональные группы степного комплекса: ЛС – лесостепная, ГС – горностепная, СС – собственно степная группа; поясно-зональные группы аркто-монтанного комплекса: ВВ – собственно высокогорная, ТВ – тундрово-высокогорная, ММ – горная, ГМ – гиларкто-монтанная; поясно-зональные группы лугово-пойменного комплекса: ЛГ – луговая, ВВ – водно-болотная, ПР – прирусловая. Типы ареалов: ЦП – циркумполярный или борсальный голарктический; ЕА – евразийский (внетропический) элемент; АА – азиатско-американский элемент; ВА – восточно-азиатский элемент; СА – северо-азиатский элемент; ЦА – центрально-азиатский элемент; ЮС – южно-сибирский элемент; ОА – общеазиатский элемент; ЕС – евросибирский элемент; ЭН – эндемичный элемент. Note. Belt and zonal groups of the forest complex: FG – group of forest plants with no distinct confinement, DC – dark coniferous forest, LC – light coniferous forest, PB – preboreal; belt and zonal groups of the steppe complex: FS – forest-steppe, MS – mountain-steppe, ST – steppe group; belt and zonal groups of arctomontane complex: AL – alpine, TH – tundra-highland, MM – mountainous, GM – hyper-arctomontane; belt and zonal groups of meadow-floodplain complex: ME – meadow, WE – wetland, RI – riparian. Types of habitats: CP – circumpolar or boreal holarctic; EA – Eurasian (extratropical) element; AA – Asian-American element; VA – East-Asian element; NA – North-Asian element; CA – Central Asian element; SS – South Siberian element; AW – all-Asian element; ES – Euro-Siberian element; EN – endemic element.

Таблица 4. Перспективность редких видов коллекции СиББС ТГУ по флористическим комплексам
Table 4. The prospects of rare species in the collection of SibBG TSU according to the floristic complexes

Флористический комплекс Floristic complex	Неперспективные Unpromising		Всего Total	% от общего числа видов % of the total number of species	Перспективные Promising		Всего Total	Доля от общего числа видов, % Share of the total number of species, %
	неустойчивые unstable	слабо устойчивые semistable			устойчивые stable	высокоустойчивые highly stable		
Лесной Forest	2	11	13	4.4	52	32	84	28.2
Степной Steppe	9	22	31	10.3	67	8	75	25.2
Аркто-монтанный Arctic montane	1	8	9	3.0	35	5	40	13.4
Лугово-пойменный Meadow-floodplain	1	9	10	3.4	27	9	36	12.1
Всего Total	13	50	63	21.1	181	54	235	78.9
% от общего числа видов % of the total number of species	4.4	16.8			60.7	18.1		100

лесостепных – 37 видов (12.4%) и собственно степных – 25 видов (8.3%). Треть степных видов (41 вид; 38.7% степных видов и 13.7% от всей коллекции) имеют евразийский ареал. Больше всего евразийских степных видов сосредоточено в лесостепной поясно-зональной группе (19 видов; 18% степных; 6.4% всей коллекции) (табл. 3). Кроме того в группе степных видов выделяются по численности восточно-азиатские (12 видов; 11.3% степных растений коллекции), южно-сибирские и общеазиатские (по 11 видов; 10.4% каждая группа).

На втором месте в коллекции находится группа видов лесного комплекса (97 видов; 32.6% коллекции). Здесь преобладают виды с широкой экологией, произрастающие в различных лесных местообитаниях (30 видов; 10.2%). Видов темнохвойных, светлохвойных и пребореальных лесов примерно одинаковое количество: 23, 24 и 20 видов соответственно. Среди видов лесного комплекса большинство, как и в предыдущей группе, составляют евразийские виды (29 видов; 29.9% лесных видов; 9.7 от общей численности коллекции). Из других геоэлементов выделяются виды с восточно-азиатским (15 видов; 15.5% лесных видов) и евросибирским (14 видов; 14.4%) ареалами.

К группе аркто-монтанных видов отнесено 49 видов (16.4% от общего числа видов коллекции), к лугово-пойменным – 46 видов (15.4%). В аркто-монтанном комплексе преобладают виды с циркулярным и южно-сибирским ареалами, отсутствуют виды, имеющие восточно-азиатский и общеазиатский ареалы. Лугово-пойменный комплекс видов в коллекции представлен, в основном, видами луговой группы. Он на 39% состоит из евразийских видов и на 21.7% – из видов с восточно-азиатским ареалом.

Эндемиков и субэндемиков отдельных районов Сибири в коллекции СиББС ТГУ насчитывается 25 видов (8.4% от общего состава коллекции). Больше всего их в лесной и степной группах (табл. 3).

Распределение растений различных флористических комплексов по устойчивости в культуре представлено в табл. 4.

Анализ коллекции СиББС ТГУ выявил, что на сегодняшний день в ее составе представлены виды, в основном демонстрирующие высокие показатели экологической адаптации, продолжительное время сохраняющиеся в коллекции ботанического сада и составляющие ее основу. Трудно поддающиеся интродукции виды, как правило, узко специализированы, у них зачастую отсут-

Таблица 5. Перспективность редких видов коллекции СибБС ТГУ по эколого-географическим группам
Table 5. The prospects of rare species in the SibBG TSU collection according to the ecological and geographical groups

Флористические комплексы Floristic complex	Типы ареалов Types of habitats									
	ЦП CP	ЕА EE	АА AA	ВА EA	СА NA	ЦА CA	ЮС SS	ОА AW	ЕС ES	ЭН EN
Лесной Forest	7/2 ¹	25/4	3/0	12/3	8/1	1/0	3/0	5/1	13/1	7/1
Степной Steppe	1/1	33/8	0/2	10/2	2/0	5/3	5/6	6/5	6/3	7/1
Аркто-монтанный Arctic montane	10/2	7/0	2/0	0/0	3/0	2/3	9/2	0/0	2/1	5/1
Лугово-пойменный Meadow-floodplain	0/2	15/3	3/0	6/4	1/0	1/0	0/0	2/0	5/1	3/0

Примечание. Обозначения типов ареалов те же, что в табл. 3. ¹В числителе – число перспективных видов, в знаменателе – число неперспективных.

Note. The designations of the types of habitats are the same as in Table 3. ¹The Numerator – the number of promising species, denominator – the number of unpromising species.

ствуют приспособительные признаки к новым условиям произрастания [9]. Такие виды в интродукции неперспективны, в коллекциях практически не представлены, либо постоянно выпадают. Этим можно объяснить незначительную долю неустойчивых видов в коллекции СибБС ТГУ.

Среди устойчивых и высокоустойчивых растений преобладают виды лесной группы (85.6% лесных видов; доля в составе коллекции 28.2%), что вполне закономерно для Томской обл., располагающейся в лесной зоне Западной Сибири. При формировании коллекции, как правило, учитывалась принадлежность вида к лесной группе, как наиболее перспективной для интродукции в данной зоне. Среди высокоустойчивых лесных видов можно отметить *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Asarum europaeum* L., *Erythronium sibiricum*, *Waldsteinia ternata* и др.

Интересным фактом оказалась устойчивость степных видов (25.2% от общего состава коллекции; 70.8% от степных видов), хотя ранее существовало предположение, что растения этой группы преимущественно неперспективны в нашем регионе. Этот факт свидетельствует о том, что нельзя отказываться от попыток интродукции редких видов, зачастую их устойчивость связана с микроклиматическими условиями экспериментального участка, с отбором устойчивых образцов, либо историей формирования вида, его биоморфой. К перспективным в коллекции степным видам относятся, например, *Aconitum antheroides* DC., *Allium nutans*, *Artemisia gmelinii* Weber ex Stechm., *Artemisia laciniata* Willd., *Artemisia latifolia* Ledeb., *Galatella angustissima* (Tausch.) Novopokr., *Hemerocallis minor* Mill., *Lilium pumilum*, *Paeonia lactiflora* и др. Некоторые из этих растений произ-

растают на территории Томской обл. и располагаются на границе ареала. Их привлечение из местной флоры способствовало отбору перспективных образцов для сохранения видов в коллекции СибБС ТГУ, однако те же самые виды, привлеченные из отдаленных регионов, не всегда проявляли высокую степень адаптации к условиям культуры. Не менее устойчивы в коллекции представители аркто-монтанной и лугово-пойменной групп, однако их доля в коллекции намного ниже, чем первых двух групп.

Анализ по эколого-географическим группам позволил оценить перспективность выращивания той или иной группы в условиях интродукции в лесной зоне Западной Сибири (табл. 5). Преобладающая доля перспективных интродуцентов приходится на виды с евразийским ареалом (26.8% от общего числа видов). Самую большую долю перспективных для выращивания в культуре растений составляют широкоареальные евразийские степные виды (13.8% видов; 31.1% от числа степных видов). Возможно, широкоареальные степные растения отличаются большой экологической пластичностью и способны адаптироваться к условиям культуры. Этот показатель мы планируем учитывать в дальнейшем при формировании коллекции редких растений и прогнозировании успешности интродукции.

Существенный вклад в коллекцию вносят евразийские лесные виды (9.7% от общего числа видов в коллекции и 30% от числа лесных видов). Среди перспективных лугово-пойменных видов также преобладают виды с евразийским ареалом (доля в коллекции – 5.0%; 32.6% от числа лугово-пойменных видов).

Аркто-монтанные виды предъявляют особые требования к условиям произрастания, поэтому в коллекции этих видов в 2 раза меньше, чем лесных и степных. В основном это широкоареальные виды. Для перспективных аркто-монтанных видов отмечено преобладание видов с циркумполярным (3.4% от общего числа видов коллекции; 20.4% аркто-монтанных видов) и южно-сибирским (3.0% от общего числа видов коллекции; 18.4% аркто-монтанных видов) ареалами. Перспективность в коллекции демонстрируют и восточно-азиатские лесные (4.0% от общего состава коллекции и 12.4% от числа лесных видов в коллекции) и степные (3.4% и 9.4% соответственно) виды.

Эндемики и субэндемики отдельных районов Сибири, выращиваемые в коллекции СибБС ТГУ, составляют незначительную долю в силу своей малочисленности (25 видов), но характеризуются стабильностью в условиях культуры: 88% растений из этой группы отнесены нами к перспективным видам. Среди перспективных видов стоит выделить *Hylotelephium populifolium*, *Iris ludwigii*, *Sibiraea altaiensis* (Laxm) Schneider, *Gymnospermium altaicum*, *Erythronium sibiricum* и др. Эндемичные виды являются особо ценными объектами коллекций. Однако многие из них имеют специфические требования к условиям выращивания, которые зачастую трудно создать в культуре. Если в результате неоднократных попыток интродукции таких видов не подобраны устойчивые образцы или приемы выращивания растений, то стоит рекомендовать другие способы сохранения видов: создание генетических банков семян и *in vitro*.

Проведенный анализ показал, что при отборе ассортимента для формирования устойчивых коллекций редких видов необходимо учитывать ареал растений, отдавая предпочтение широкоареальным видам, обладающим высокой степенью пластичности при адаптации к изменяющимся условиям. Такие виды должны составлять основу коллекции, но также нельзя отказываться от попыток интродукции и узкоареальных редких видов, которые требуют определенных затрат на создание оптимальных условий культивирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия растительного мира признано мировой общественностью одной из ключевых проблем в области охраны природы. По состоянию на 2019 г. примерно третья часть флоры Сибири (1454 таксона) находится в неблагоприятном состоянии и занесена в Красные книги различных регионов Сибири (всего издано 17 региональных Красных книг). Значительная роль в деле сохранения генетических ресурсов растений отводится интродукции растений в ботанических садах.

На территории Сибири насчитывается 23 ботанических сада и родственных им учреждений, в которых на сегодняшний день накоплен значительный генофонд редких и исчезающих растений сибирской флоры. Наиболее крупными центрами интродукционных исследований редких видов на территории Сибири выступают ЦСБС СО РАН (438 редких видов), СибБС ТГУ (298 видов), Якутский ботанический сад СО РАН (196 видов), Кузбасский ботанический сад (159 видов). Важнейшим итогом по интродукции растений в ботанических садах стала коллективная монография “Интродукция растений природной флоры Сибири” (2017). По представленным в ней данным выявлено, что в коллекциях 8 региональных ботанических садов выращивается и сохраняется 581 редкий вид, что составляет примерно 40% от общего числа охраняемых растений. Установлено, что значительное количество культивируемых редких видов (61.4%) выращиваются в коллекциях только одного или двух ботанических садов, т.е. они практически не обеспечены охраной *ex situ*. Самые неприхотливые виды, представленные практически во всех ботанических учреждениях Сибири: *Dasiphora fruticosa*, *Lonicera tatarica*, *Paeonia anomala*, *Polygonatum odoratum*, *Sorbus sibirica*, *Veronica incana*.

Анализ коллекций ботанических садов Сибири показал, что редкие виды местной флоры представлены в их фондах далеко не полностью. Так, наиболее полно редкие растения региона представлены в коллекции СибБС ТГУ – 55.2% от общего числа видов, включенных в Красную книгу Томской обл., а также в ЦСБС СО РАН – 35.7% и КузБС – 29.7% от общего числа видов, включенных в Красные книги Новосибирской и Кемеровской областей соответственно.

Наличие данных об успешности интродукции редких видов в трех и более сибирских садах, позволило провести дополнительный анализ перспективности их выращивания в условиях *ex situ*. Установлено, что в коллекциях присутствуют преимущественно устойчивые и высокоустойчивые виды. Слабоустойчивые и неустойчивые виды представлены незначительно и, вероятно, по итогам интродукционного испытания, выводятся из коллекции, так как их поддержание крайне затруднено. В настоящее время существуют различные методики оценки интродукционной устойчивости редких и исчезающих видов растений в условиях Сибири. Все они могут быть использованы при подведении итогов интродукционного эксперимента.

Комплексная оценка видов позволяет оценить состояние коллекционных фондов и разработать научно-обоснованный подход к их формированию. На основе таксономического, биоморфологического и эколого-географического анализов

редких видов коллекции СибБС ТГУ и сопоставления их интродукционной устойчивости была сделана попытка спрогнозировать перспективность выращивания интродуцентов в условиях лесной зоны Западной Сибири. Таксономический анализ показал, что лидирующие по количеству видов семейства и роды коллекции вносят существенный вклад в долю перспективных видов. Биоморфологический анализ позволил установить, что перспективностью в культуре отличаются кистекорневые/короткокорневищные поликарпики. Эколого-географический анализ выявил преобладание в коллекции перспективных широкоареальных евразийских степных и лесных видов. Интересным результатом оказалась устойчивость

многих степных видов, хотя ранее существовало предположение, что растения этой группы преимущественно неперспективны в лесной зоне Западной Сибири. Этот факт свидетельствует о том, что нельзя останавливаться на попытках интродукции редких видов, так как зачастую их устойчивость связана с формированием благоприятных микроклиматических условий при создании экспозиций и отбором устойчивых образцов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-14-50338.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Соболевская К.А.* 1991. Интродукция растений в Сибири. Новосибирск. 184 с.
2. *Raven P.H., Chase J.M., Pires J.C.* 2011. Introduction to special issue on biodiversity. – *Amer. J. Bot.* 98(3): 333–335. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100055>
3. *Convention on Biological Diversity.* 2012. Global Strategy for Plant Conservation: 2011–2020. Richmond, UK. 36 p. https://www.publicgardens.org/file/377/download?token=9aia_STw
4. *Цицин Н.В.* 1975. Задачи ботанических садов в области охраны растений. – *Бюлл. ГБС.* 95: 11–17.
5. *Горбунов Ю.Н., Демидов А.С.* 2012. Особо охраняемые природные территории Российской Федерации. Ботанические сады и дендрологические парки. М. 358 с.
6. *Красная книга Российской Федерации (растения и грибы).* 2008. М. 855 с. <http://oopt.aari.ru/ref/38>
7. *Генофонд растений Красной книги Российской Федерации, сохраняемый в коллекциях ботанических садов и дендрариев.* 2012. М. 220 с.
8. *Соболевская К.А.* 1984. Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск. 221 с.
9. *Семенова Г.П.* 2007. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск. 408 с.
10. *Амельченко В.П.* 2010. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана). Томск. 238 с. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/services/Download/vtls:000406193/SOURCE1>
11. *Редкие растения природной флоры Сибири в Сибирском ботаническом саду.* 2015. Томск. 198 с.
12. *Интродукция растений природной флоры Сибири.* 2017. Новосибирск. 495 с. http://www.kuzbs.ru/images/stories/pdf/izdania/introdukciya_rasteniy.pdf
13. *Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения.* 2012. Новосибирск. 640 с. http://www.csbg.nsc.ru/uploads/sistematic/Conspect_Flora.pdf
14. *Флора Сибири.* 1987–2003. Т. 1–14. Новосибирск.
15. *Красная книга Алтайского края.* 2016. Том 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Барнаул. 292 с. <http://oopt.aari.ru/ref/1713>
16. *Красная книга Забайкальского края. Растения.* 2017. Новосибирск. 384 с. <http://oopt.aari.ru/ref/2021>
17. *Красная книга Красноярского края.* 2012. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. Красноярск. 572 с. <http://oopt.aari.ru/ref/689>
18. *Красная книга Республики Алтай (растения).* 2017. Горно-Алтайск. 267 с. <http://oopt.aari.ru/ref/2023>
19. *Красная книга Республики Бурятия: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов.* 2013. Улан-Удэ. 688 с. <http://oopt.aari.ru/ref/803>
20. *Красная книга Республики Саха (Якутия).* 2017. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. М. 412 с.
21. *Красная книга Республики Тыва (животные, растения и грибы).* 2018. Воронеж. 564 с. <http://oopt.aari.ru/ref/2024>
22. *Красная книга Республики Хакасия: редкие и исчезающие виды растений и грибов.* 2012. Новосибирск. 288 с. <http://oopt.aari.ru/ref/1100>
23. *Красная книга Иркутской области.* 2010. Иркутск. 480 с. <http://oopt.aari.ru/ref/286>
24. *Красная книга Кемеровской области.* 2012. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Кемерово. 208 с. <http://oopt.aari.ru/ref/358>
25. *Красная книга Курганской области.* 2012. Курган. 448 с. <http://oopt.aari.ru/ref/687>

26. Красная книга Новосибирской области: Животные, растения и грибы. 2018. Новосибирск. 588 с.
27. Красная книга Омской области. 2015. Омск. 636 с. <http://oort.aari.ru/ref/1716>
28. Красная книга Гомской области. 2013. Гомск. 504 с. http://green.tsu.ru/upload/File/krasnaya_kniga_novaya.pdf
29. Красная книга Тюменской области: животные, растения, грибы. 2004. Екатеринбург. 495 с. <http://oort.aari.ru/ref/304>
30. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы. 2013. Екатеринбург. 460 с. <http://oort.aari.ru/ref/736>
31. Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. 2010. Екатеринбург. 308 с. <http://oort.aari.ru/ref/99>
32. Информационный портал ботанических садов. <http://garden.karelia.ru/?id=2>
33. Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. 2003. М. 32 с. <http://ibrc.ysn.ru/wp-content/uploads/2017/03/СТРАТЕГИЯ-Ботсадов-России.pdf>
34. Дорогина О.В., Елисафенко Т.В. 2014. Роль Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск) в сохранении редких и исчезающих видов растений Азиатской России. – Раст. мир Азиатской России. 1(13): 77–84. <http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2014-1/77.pdf>
35. Елисафенко Т.В., Дорогина О.В., Новикова Т.И. 2018. Пути сохранения редких и исчезающих видов растений Сибири в Центральном сибирском ботаническом саду. – В сб.: Ботаника в современном мире: Тр. XIV съезда РБО. Т. 2. Махачкала. С. 257–260. https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_RBO/XIV_RBO_Proceedings_T2.pdf
36. Васильева О.Ю., Фомина Т.И., Шауло Н.Д. 2009. Биологические особенности некоторых представителей подсемейства *Sedoideae* Berger (Crassulaceae) при интродукции в ЦСБС СО РАН. – Раст. мир Азиатской России. 1(3): 100–104. <http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2009-1/100.pdf>
37. Буглова Л.В., Кузнецова О.В., Некрашевич Я.Г. 2011. Биологические особенности семян некоторых видов *Trollius* L. и *Raemonia* L. – Уч. зап. ЗабГГПУ им. Н.Г. Чернышевского. Сер. Естеств. науки. 1(36): 151–157.
38. Седельникова Л.Л. 2013. К биологии *Erythronium sibiricum* (Liliaceae). – Вестн. КрасГАУ. 7: 106–114. <http://www.kgau.ru/vestnik/content/2013/7.13.pdf>
39. Комина О.В. 2014. Биологические особенности некоторых видов рода *Raemonia* L. при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 19 с.
40. Курочкина Н.Ю. 2014. Онтогенез *Primula macrocalyx* Bunge в агропопуляциях в Центральном сибирском ботаническом саду. – Вестн. АГАУ. 7(117): 96–99. <http://www.asau.ru/vestnik/2014/7/096-099.pdf>
41. Елисафенко Т.В. 2018. Род *Viola* L. в Сибири (биология, сохранение видовой разнообразия): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 33 с.
42. Карнаухова Н.А., Сыева С.Я. 2012. Опыт создания искусственных популяций *Hedysarum theinum* (Fabaceae). – Раст. мир Азиатской России. 2(10): 142–149. <http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2012-2/142.pdf>
43. Набиева А.Ю., Елисафенко Т.В. 2012. Особенности размножения редких сибирских видов рода *Iris* L. – *I. glaucescens* Bunge и *I. bloudowii* Ledeb. в условиях культуры. – Turczaninowia. 15(1): 80–84.
44. Эрст А.А., Железниченко Т.В., Новикова Т.И., Дорогина О.В., Банаев Е.В. 2014. Эколого-географическая изменчивость копеечника чайного и особенности его размножения в культуре *in vitro*. – Сибирский экологический журнал. 1: 87–92. <https://www.sibran.ru/upload/iblock/312/3123db08ddb308622сеса88e0f34dcb6.pdf>
45. Елисафенко Т.В. 2008. Онтогенез и структура ценопопуляций *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (*Rosaceae*) в Центральном Алтае. – Бот. журн. 93(8): 1239–1249. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20080808&rid=pdf_0004910
46. Елисафенко Т.В. 2010. Особенности онтогенеза *Iris humilis* (Iridaceae) в естественных условиях в Центральном Алтае и в условиях интродукции в г. Новосибирске. – Раст. ресурсы. 46(4): 21–34.
47. Селютина И.Ю., Черкасова Е.С., Карнаухова Н.А. 2008. Структура ценопопуляций редкого вида *Gueldenstaedtia topophylla* (Fabaceae) в Центральном Алтае. – Бот. журн. 93(9): 1414–1423. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20080909&rid=pdf_0004911
48. Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2017. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). – Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 122(2): 68–77. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29143687>
49. Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Таловская Е.Б. 2018. Онтоморфогенез и оценка состояния ценопопуляций *Dracoscephalum argunense* (Lamiaceae) на границе ареала. – Бот. журн. 103(4): 427–440. <https://doi.org/10.1134/S0006813618040014>
50. Черемушкина В.А. 2004. Биология луков Евразии. Новосибирск. 279 с.
51. Коропачинский И.Ю. 2016. Арборифлора Сибири. Новосибирск. 578 с.
52. Жмудь Е.В., Елисафенко Т.В., Ачимова А.А., Кубан И.Н., Ямтыров М.Б., Дорогина О.В. 2018. Состояние ценопопуляций редкого вида *Brachanthemum krylovii* Serg. (Asteraceae) в Республике Алтай. – Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 41: 53–74. <https://doi.org/10.17223/19988591/41/4>
53. Жмудь Е.В., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б. 2019. Уточнение местонахождения редкого вида для Республики Алтай (РА) караганы гривастой (*Caragana jubata* (Pall.) Poiret) с целью проведения ценопопуляционных ис-

- следований, а также мониторинг редких видов рода *Rhodiola* L. в высокогорьях Юго-Восточного и Центрального Алтая. — Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике. 1: 17–21. <http://www.altzapoved.ru/info/nauka/trudy/sbornik-2019.aspx>
54. Горно-Алтайский ботанический сад. <http://g-abs.ru/science>
55. Игнатенко Н.А. 1995. Биологические основы интродукции и реинтродукции неморального реликта *Brunnera sibirica* Stev. (Voraginaceae) в Томской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 18 с.
56. Амельченко В.П., Шилова И.В., Кувачева Н.В. 2009. Особенности развития и компонентный состав *Alfredia cernua* (Asteraceae) в условиях интродукции (г. Томск). — Раст. ресурсы. 45(2): 23–30.
57. Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Прокопьев А.С. 2016. Особенности семенного размножения некоторых видов рода *Primula* L. (первоцвет) в связи с перспективами их практического использования. — Современные проблемы науки и образования. 5. <http://www.science-education.ru/pdf/2016/5/25439.pdf>.
58. Зиннер Н.С. 2011. Биологические особенности *Hedysarum alpinum* L. и *Hedysarum theinum* Krasnob. при интродукции в условиях лесной зоны Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 19 с.
59. Свиридова Т.П. 1982. Интродукция некоторых видов рода *Rhodiola* в лесную зону Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 19 с.
60. Харина Т.Г., Окладникова Н.Н., Лещук Р.И. 2005. Морфобиологические и биохимические особенности шлемника байкальского при интродукции. — В сб.: Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов: Материалы Междунар. конф. М. С. 517–519.
61. Свиридова Т.П., Ревина Т.А., Яковлева И.А. 1993. Биологические и химические особенности видов рода *Rhaponticum* Ludw., выращиваемых на юге Томской области. — Раст. ресурсы. 3: 50–57.
62. Катаева Т.Н., Прокопьев А.С. 2017. Биологические особенности представителей рода *Gentiana* (Gentianaceae) в условиях интродукции на юге Томской области. — Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 38: 45–67. <https://doi.org/10.17223/19988591/38/3>
63. Малахова Л.А., Амельченко В.П., Катаева Т.Н. 2008. Цитогенетические исследования редких растений Томской области в СибБС — методическая основа сохранения их биоразнообразия. — Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2(3): 73–82. http://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=742&article_id=17196
64. Амельченко В.П. 2009. Принципы и методы реинтродукции редких видов растений в СибБС ТГУ. — В сб.: Проблемы промышленной ботаники: Материалы II Междунар. конф. Кемерово. С. 9–14.
65. Прокопьев А.С., Бытотова С.В. 2014. Структура ценопопуляций видов рода *Sedum* (Crassulaceae) в различных эколого-ценогических условиях на юге Сибири. — Раст. ресурсы. 50(3): 415–430.
66. Прокопьев А.С., Катаева Т.Н. 2017. Состояние ценопопуляций некоторых редких видов растений Томской области. — Раст. ресурсы. 53(2): 220–237.
67. Кузбасский ботанический сад. 2020. <http://kuzbs.ru>
68. Буко Т.Е., Роднова Т.В. 2014. Результаты первичной интродукции видов рода *Allium* L. (Лук) в Кузбасском ботаническом саду. — Вестн. АГАУ. 7(117): 92–96.
69. Вронская О.О., Роднова Т.В. 2019. Интродукция редких и исчезающих видов в Кузбасском ботаническом саду. — Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 1(18): 566–569. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2019119>
70. Курприянов А.Н., Уфимцев В.И., Манаков Ю.А., Стрельникова Т.О., Курприянов О.А. 2017. Методические рекомендации по реставрации лугово-степной растительности на отвалах угольной промышленности в Кузбассе. Кемерово. 28 с.
71. Афанасьева Е.А. 2011. Охрана некоторых редких видов флоры Якутии (*in situ*, *ex situ*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 24 с.
72. Иванова Н.С., Михайлова Т.А. 2012. Некоторые вопросы интродукции *Potentilla tollii* в ботаническом саду СВФУ. — Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 11: 92–93.
73. Иванова Н.С. 2017. Современное состояние охраны биоразнообразия флоры Якутии. — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 19(2): 448–452.
74. Данилова Н.С. 2017. Результаты интродукции редких и эндемичных растений Якутии в Якутском ботаническом саду. — Наука и образование. 1(85): 97–104.
75. Данилова Н.С., Романова А.Ю. 2008. Особенности развития интродуцированных растений Алданского флористического района в Центральной Якутии. — Вестник ЯГУ. 5(1): 12–16.
76. Николаева О.А., Андросова Д.Н. 2015. Уязвимые и эндемичные виды флоры Центральной Якутии в природных сообществах Якутского ботанического сада. — Вестник Алтайского гос. аграр. ун-та. 7: 83–89. <http://www.asau.ru/vestnik/2015/7/083-089.pdf>
77. Захарова В.И. 2011. Редкие и эндемичные растения реликтовых степей Якутии. — Вестник СВФУ. 8(3): 16–22. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20399764>
78. Данилова Н.С., Иванова Н.С., Борисова С.З., Афанасьева Е.А. 2013. Сообщества с *Iris laevigata* Fisch. et С.А. Меу. как экологическая модель для создания реинтродукционных популяций. — Науч. журн. КубГАУ. Биологические науки. 93(09): 1–10. <http://ej.kubagro.ru/2013/09/pdf/60.pdf>

79. Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. 2005. Биология охраняемых растений Центральной Якутии. Якутск. 112 с.
80. Петрова А.Е., Романова А.Ю., Назарова Е.И. 2000. Интродукция деревьев и кустарников в Центральной Якутии. Якутск. 268 с.
81. Воронина М.К. 2007. Редкие растения Хакасии в культуре. Новосибирск. 52 с.
82. Кравцова Л.П. 2007. Панцерина серебристая *Panzerina lanata* (L.) Sojak subsp. *argyracea* (Kuprian.) Krestovsk.: биоморфологические и биохимические особенности, интродукция в Хакасии. Новосибирск. 128 с.
83. Мартынова М.А. 2007. Клаусия солнцепечная *Clausia aprica* (Steph) Korn.-Tr.: биологические особенности при интродукции в Хакасии. Новосибирск. 140 с.
84. Шмаков А.И. 2011. Папоротники Северной Азии. Барнаул. 209 с.
85. Davydov E.A., Printzen C. 2012. Rare and noteworthy boreal lichens from the Altai Mountains (South Siberia, Russia). — *Bryologist*. 115(1): 61–73. <https://doi.org/10.2307/41486742>
86. Южно-Сибирский ботанический сад. 2020. <http://ssbg.asu.ru/>
87. Тихомирова Л.И. 2013. Биотехнологические аспекты сохранения редких видов на примере *Iris sibirica* L. — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 15(3): 1686–1689.
88. Долганова З.В. 2002. Биология и интродукция цветочно-декоративных корневищных многолетников в Западной Сибири. Новосибирск. 232 с.
89. НИИСС имени М.А. Лисавенко. 2020. <http://niilisavenko.org>
90. Полковникова Л.А. 2000. Перспективы культивирования ириса в условиях лесостепи Алтайского края: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Барнаул. 18 с.
91. Калинович С.Е., Филимонова Е.Н., Кузеванов В.Я. 2016. Общий взгляд на тренды формирования живых коллекций университетского ботанического сада в условиях Байкальской Сибири. — В сб.: Актуальные вопросы деятельности академических естественно-научных музеев: Материалы III Всерос. науч.-практ. конф. Иркутск. С. 50–62. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.18287.84648>
92. Кузеванов В.Я., Сизых С.В. 2011. Определение миссии ботанического сада в системе природопользования в Байкальской Сибири. — Известия Иркут. гос. ун-та. Серия Биология. Экология. 4(2): 44–55. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.18287.84648>
93. Филиппов В.Г., Чернова О.Д. 2010. Интродукция редких видов в ГНОУ “Забайкальский ботанический сад” г. Чита. — В сб.: Ботанические сады — центры изучения и сохранения биоразнообразия: Материалы рег. конф. Якутск. С. 212–220.
94. Чернова О.Д. 2012. Анализ флористического состава сообществ с участием *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. в Восточном Забайкалье. — Уч. зап. ЗабГГПУ им. Н.Г. Чернышевского. 1(42): 43–50. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17664487>
95. Дудников П.С. 2012. Интродукция видов рода *Viola* L. в Восточном Забайкалье. — Уч. Зап. ЗабГГПУ им. Н.Г. Чернышевского. Естеств. науки. 1(42): 12–17. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17664482>
96. Першина Н.А., Корыткова Е.П. 2013. Виды рода *Iris* L. (Iridaceae) во флоре Восточного Забайкалья. — Уч. зап. ЗабГГПУ им. Н.Г. Чернышевского. Естественные науки. 1(48): 31–36. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18890610>
97. Ботанический сад Омского ГАУ. <https://www.omgau.ru/uchhoz/botsad/>
98. Науменко Н.И. 2019. Дикорастущие сосудистые растения на территории ботанического сада Курганского государственного университета. — Промышленная ботаника. 19(3): 11–16.
99. Науменко Н.И., Васеева М.А., Мочалов А.С. 2011. Материалы Красной книги Курганской области: растения, нуждающиеся в региональной охране. — Вестник Курганского гос. ун-та. Серия: Естественные науки. 2(21): 59–73. <http://vestnik.kgsu.ru/wp-content/uploads/2017/10/%E2%84%962-21-2011.pdf>
100. Ооржак А.В. 2018. Научные направления ботанического сада Тувинского государственного университета. — В сб.: Естественные науки и образование: достижения и перспективы: Материалы Респуб. Науч.-практ. конф. Кызыл. С. 33–34. <http://www.spsl.nsc.ru/FullText/konfe/ЕстНаука-Образ2018.pdf>
101. Карпионов Р.А. 1985. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. 205 с.
102. Трулевич Н.В. 1991. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М. 215 с.
103. Семенова Г.П. 2001. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск. 132 с.
104. Седельникова Л.Л. 2002. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. Новосибирск. 308 с.
105. Данилова Н.С., Романова А.Ю., Рогожина Т.Ю. 2006. Методические аспекты подбора интродуцентов для Центральной Якутии. — Вестник ЯГУ. 3(4): 14–21. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=11732604>
106. Фомина Т.И. 2012. Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири. Новосибирск. 179 с.

107. *Соболевская К.А.* 1973. Материалы к флорогенезу при интродукции растений природной флоры. — В кн.: Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск. С. 3–18.
108. *Prokopyev A.S., Chernova O.D.* 2020. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University. — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 421: 1–6.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/421/5/052034>
109. *Морякина В.А., Беляева Т.Н., Баранова А.Л., Прокопьев А.С.* 2008. Интродукция декоративных видов растений из различных флористических областей Земного шара в лесной зоне Западной Сибири. — Вестн. Том. гос. ун-та. 310: 184–187.
110. *Астафурова Т.П., Прокопьев А.С., Беляева Т.Н.* 2015. Сибирский ботанический сад Томского государственного университета: современные направления деятельности. — В сб.: Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск. С. 12–14.
<http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/services/Download/vtls:000518009/SOURCE1>
111. *Серебряков И.Г.* 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
112. *Старченко В.М.* 2008. Флора Амурской области и вопросы ее охраны: Дальний Восток России. 228 с.
113. *Техтаджян А.Л.* 1978. Флористические области Земли. Л. 248 с.
114. *Мальшев Л.И., Пешкова Г.А.* 1984. Особенности и генезис флоры Сибири: Предбайкалье и Забайкалье. Новосибирск. 264 с.

Rare Siberian Plants in Cultivation: Species Diversity, Cultivation Assessment

A. S. Prokopyev^{a,*}, O. D. Chernova^a, T. N. Belyaeva^a, T. N. Kataeva^a

^aTomsk State University, Tomsk, Russia

*e-mail: rareplants@list.ru

Abstract—The article summarizes the available information on the Siberian botanical institutions working with rare plants of natural flora. An analysis of their collection showed that a significant gene pool of rare and endangered Siberian plants listed in the regional Red Data Books has been accumulated in the botanical gardens. The largest collections of rare Siberian plants are found in the Central Siberian Botanical Garden (CSBG), Siberian Botanical Garden of Tomsk State University (SibBG TSU), Yakut Botanical Garden (YaBG), Kuzbass Botanical Garden (KuzBG). The most studied and cultivated species are the ones of the economic value or of the special scientific interest. Based on the literature data, the diversity of rare species in the collections of botanical gardens was studied, the success of their cultivation was evaluated, and their prospects in *ex situ* conditions were assessed. To date, there is information on the *ex situ* cultivation of 581 rare Siberian species, which is about 40% of the total number of taxa requiring protection. It has been established that a significant number of cultivated rare species are resistant and highly resistant. Based on a comprehensive analysis of the rare species in the collection of SibBG TSU and assessment of their cultivation stability, the prospects of the introduced species in the forest zone of Western Siberia were predicted.

Keywords: rare plants, botanical gardens, introduction assessment, biodiversity conservation, Red Data Books, Siberia

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was funded by RFBR grant supporting research project 19-14-50338.

REFERENCES

1. *Sobolevskaya K.A.* 1991. [Plant Introduction in Siberia]. Novosibirsk. 184 p. (In Russian)
2. *Raven P.H., Chase J.M., Pires J.C.* 2011. Introduction to special issue on biodiversity. — Amer. J. Bot. 98(3): 333–335.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1100055>
3. *Convention on Biological Diversity.* 2012. Global Strategy for Plant Conservation: 2011–2020. Richmond, UK. 36 p.
https://www.publicgardens.org/file/377/download?token=9aia_STw
4. *Tsitsin N.V.* 1975. [The objectives of Botanical gardens in the field of plant protection]. — Byulleten GBS. 95: 11–17. (In Russian)
5. *Gorbunov Yu.N., Demidov A.S.* 2012. [Protected areas of the Russian Federation. Botanical gardens and dendrological parks]. Moscow. 358 p. (In Russian)
6. [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. <http://oopt.aari.ru/ref/38> (In Russian)

7. [The gene pool of plants of the Red Data Book of the Russian Federation preserved in the collections of botanical gardens and arboreta]. 2012. Moscow. 220 p. (In Russian)
8. *Sobolevskaya K.A.* 1984. [Endangered Siberian plants in introduction]. Novosibirsk. 221 p. (In Russian)
9. *Semenova G.P.* 2007. [Rare and endangered species of Siberian flora: biology, conservation]. Novosibirsk. 408 p. (In Russian)
10. *Amelchenko V.P.* 2010. [Rare and endangered plants of the Tomsk region (anatomy, biomorphology, introduction, re-introduction, karyology, protection)]. Tomsk. 238 p.
<http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/services/Download/vtls:000406193/SOURCE1> (In Russian)
11. [Rare plants of natural Siberian flora in Siberian Botanical Garden]. 2015. Tomsk. 198 p. (In Russian)
12. [Introduction of plants of the natural Siberian flora]. 2017. Novosibirsk. 495 p.
http://www.kuzbs.ru/images/stories/pdf/izdania/introdukciya_rasteniy.pdf (In Russian)
13. [Conspectus florae Rossiae Asiaticae: plantae vasculares]. 2012. Novosibirsk. 640 p.
http://www.csbg.nsc.ru/uploads/sistematic/Conspect_Flora.pdf (In Russian)
14. [Flora of Siberia]. 1987–2003. V. 1–14. Novosibirsk. (In Russian)
15. [Red Data Book of Altai Territory. V. 1. Rare and endangered species of plants and mushrooms]. 2016. Barnaul. 292 p. <http://oopt.aari.ru/ref/1713> (In Russian)
16. [Red Data Book of the Transbaikal territory. Plants]. 2017. Novosibirsk. 384 p. (In Russian)
17. [Red Data Book of the Krasnoyarsk Territory. Vol. 2. Rare and endangered species of wild plants and fungi]. 2012. Krasnoyarsk. 572 p. <http://oopt.aari.ru/ref/689> (In Russian)
18. [Red Data Book of the Republic of Altai (plants)]. 2017. Gorno-Altaysk. 267 p. <http://oopt.aari.ru/ref/2023> (In Russian)
19. [Red Data Book of the Republic of Buryatia: rare and endangered species of animals, plants and mushrooms]. 2013. Ulan-Ude. 688 p. <http://oopt.aari.ru/ref/803> (In Russian)
20. [Red Data Book of the Republic of Sakha (Yakutia). V. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2017. Moscow. 412 p. (In Russian)
21. [Red Data Book of the Republic of Tyva (animals, plants and fungi)]. 2018. Voronezh. 564 p.
<http://oopt.aari.ru/ref/2024> (In Russian)
22. [Red Data Book of the Republic of Khakassia: rare and endangered species of plants and fungi]. 2012. Novosibirsk. 288 p. <http://oopt.aari.ru/ref/1100> (In Russian)
23. [Red Data Book of the Irkutsk region]. 2010. Irkutsk. 480 p. <http://oopt.aari.ru/ref/286> (In Russian)
24. [Red Data Book of the Kemerovo region. Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2012. Kemerovo. 208 p. <http://oopt.aari.ru/ref/358> (In Russian)
25. [Red Data Book of the Kurgan region]. 2012. Kurgan. 448 p. <http://oopt.aari.ru/ref/687> (In Russian)
26. [Red Data Book of the Novosibirsk Region: Animals, plants and mushrooms]. 2018. Novosibirsk. 588 p. (In Russian)
27. [Red Data Book of the Omsk Region]. 2015. Omsk. 636 p. <http://oopt.aari.ru/ref/1716> (In Russian)
28. [Red Data Book of Tomsk Region]. 2013. Tomsk. 504 p. http://green.tsu.ru/upload/File/krasnaya_kniga_novaya.pdf (In Russian)
29. [Red Data Book of the Tyumen region: animals, plants, fungi]. 2004. Ekaterinburg. 495 p. <http://oopt.aari.ru/ref/304> (In Russian)
30. [Red Data Book of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug – Ugra: animals, plants, fungi]. 2013. Ekaterinburg. 460 p.
<http://oopt.aari.ru/ref/736> (In Russian)
31. [Red Data Book of the Yamal-Nenets Autonomous Okrug: animals, plants, fungi]. 2010. Ekaterinburg. 308 p.
<http://oopt.aari.ru/ref/99> (In Russian)
32. [Information portal of the botanical gardens]. <http://garden.karelia.ru/?id=2> (In Russian)
33. [Strategy of the Botanical Gardens of Russia for the conservation of plant biodiversity]. 2003. Moscow. 32 p.
<http://ibpc.ysn.ru/wp-content/uploads/2017/03/СТРАТЕГИЯ-Ботсадов-России.pdf> (In Russian)
34. *Dorogina O.V., Elisafenko T.V.* 2014. Role of the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk) in the conservation of rare and dangerous species of plants of the Asian Russia. – *Rastitelnyi mir Aziatskoy Rossii*. 1(13): 77–84.
<http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2014-1/77.pdf> (In Russian)
35. *Elisafenko T.V., Dorogina O.V., Novikova T.I.* 2018. Ways of conservation of rare and disappearing of plants species of Siberia in Central Siberian Botanical Garden. – In: [Botany in modern world. Proceedings of the XIVth Congress of the Russian Botanical Society]. Vol. 2. Makhachkala. P. 257–260.
https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_RBO/XIV_RBO_Proceedings_T2.pdf (In Russian)
36. *Vasileva O.Yu., Fomina T.I., Shaulo N.D.* 2009. Biological peculiarities of some representatives of the subfamily *Seidoideae* Berger (*Crassulaceae*) in Central Siberian Botanical Garden. – *Rastitelnyi mir Aziatskoy Rossii*. 1(3): 100–104.
<http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2009-1/100.pdf> (In Russian)

37. Buglova L.V., Kuznetsova O.V., Nekrashevich Ya.G. 2011. Biological Peculiarities of Seeds in Some Species of *Trollius* L. and *Paeonia* L. — Uchenye zapiski ZabGGPU im. N. G. Chernyshevskogo. Seriya Estestvennye nauki. 1(36): 151–157. (In Russian)
38. Sedelnikova L.L. 2013. About Siberian dogtooth violet (*Erythronium sibiricum* (Liliaceae)) biology. — Vestnik KrasGAU. 7: 106–114. <http://www.kgau.ru/vestnik/content/2013/7.13.pdf> (In Russian)
39. Komina O.V. 2014. [Biological features of some species of the genus *Paeonia* L. introduced in the forest-steppe zone of Western Siberia: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Novosibirsk. 19 p. (In Russian)
40. Kurochkina N.Yu. 2014. Ontogenesis of *Primula macrocalyx* Bunge in agro-populations in the Central Siberian Botanical Garden. — Vestnik AGAU. 7(117): 96–99. <http://www.asau.ru/vestnik/2014/7/096-099.pdf> (In Russian)
41. Elisafenko T.V. 2018. [Genus *Viola* L. in Siberia (biology, conservation of species diversity): Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Novosibirsk. 33 p. (In Russian)
42. Karnaukhova N.A., Syeva S.Ya. 2012. Experience of creation of artificial populations of *Hedysarum theinum* (Fabaceae). — Rastitelnyi mir Aziatskoi Rossii. 2(10): 142–149. <http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2012-2/142.pdf> (In Russian)
43. Nabieva A.Yu., Elisafenko T.V. 2012. Peculiarities of reproduction of rare Siberian species of the genus *Iris* L. — *I. glaucescens* Bunge and *I. bloudowii* Ledeb. in culture. — Turczaninowia. 15(1): 80–84. (In Russian)
44. Erst A.A., Zhelezniuchenko T.V., Novikova T.I., Dorogina O.V., Banaev E.V. 2014. Ecological and geographic variability of *Hedysarum theinum* and characteristics of its propagation *in vitro*. — Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 1: 87–92. <https://www.sibran.ru/upload/iblock/312/3123db08ddb308622ceca88e0f34dcb6.pdf> (In Russian)
45. Elisafenko T.V. 2008. Ontogenesis and population structure of *Coluria geoides* (Rosaceae) in the Central Altai. — Botanicheskiy zhurnal. 93(8): 1239–1249. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20080808&rid=pdf_0004910 (In Russian)
46. Elisafenko T.V. 2010. Ontogenesis of *Iris humilis* (Iridaceae) in natural habitat in the Central Altai and under introduction in Novosibirsk city. — Rastitelnye resursy. 10: 21–34. (In Russian)
47. Selyutina I.Yu., Cherkasova E.S., Karnaukhova N.A. 2008. The structure of coenopopulations of a rare species *Gueldenstaedtia monophylla* (Fabaceae) in the Central Altai. — Botanicheskiy zhurnal. 93(9): 1414–1423. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20080909&rid=pdf_0004911 (In Russian)
48. Guseva A.A., Cheremushkina V.A. 2017. Morphogenesis and state of coenopopulations of the endemic species *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — Byulleten MOIP. Otdel biologicheskiiy. 122(2): 68–77. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29143687> (In Russian)
49. Denisova G.R., Cheremushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2018. Ontomorphogenesis and assessment of state of *Dracocephalum argunense* (Lamiaceae) coenopopulation on the border of its range. — Botanicheskiy zhurnal. 103(4): 427–440. <https://doi.org/10.1134/S0006813618040014> (In Russian)
50. Cheremushkina V.A. 2004. [Biology of *Allium* species in Eurasia]. Novosibirsk. 279 p. (In Russian)
51. Koropachinskiy I.Yu. 2016. [Arboriflora of Siberia]. Novosibirsk. 578 p. (In Russian)
52. Zhmud E.V., Elisafenko T.V., Achimova A.A., Kuban I.N., Yamtyrov M.B., Dorogina O.V. 2018. The state of coenopopulations of a rare species *Brachanthemum krylovii* Serg. (Asteraceae) in the Altai Republic. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 41: 53–74. <https://doi.org/10.17223/19988591/41/4>. (In Russian)
53. Zhmud E.V., Achimova A.A., Yamtyrov M.B. 2019. Specification of the location of a rare species for the Republic of Altai (RA) of *Caragana jubata* (Pall.) Poiret for the purposes of conducting population studies, as well as monitoring of rare species of the genus *Rhodiola* L. in the highlands of Southeast and Central Altai. — Field studies of the Altai Biosphere Reserve. 1: 17–21. <http://www.altzapoved.ru/info/nauka/trudy/sbornik-2019.aspx> (In Russian)
54. [Mountain Altai Botanical Garden]. <http://g-abs.ru/science> (In Russian)
55. Ignatenko N.A. 1995. [Biological basis for the introduction and reintroduction of the nemoral relic *Brunnera sibirica* Stev. (Boraginaceae) in the Tomsk region: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Tomsk. 18 p. (In Russian)
56. Amelchenko V.P., Shilova I.V., Kuvacheva N.V. 2009. Peculiarities of development and component composition of *Alfredia cernua* (Asteraceae) under introduction (Tomsk). — Rastitelnye resursy. 45(2): 23–30. (In Russian)
57. Belyaeva T.N., Butenkova A.N., Prokopyev A.S. 2016. Characteristics of seed propagation some species of the genus *Primula* L. (Primrose) in connection with the possibility of their practical use. — Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. 5. <http://www.science-education.ru/pdf/2016/5/25439.pdf> (In Russian)
58. Zinner N.S. 2011. [Biological characteristics of *Hedysarum alpinum* L. and *Hedysarum theinum* Krasnob. under introduction in the forest zone of Western Siberia: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Tomsk. 19 p. (In Russian)
59. Sviridova T.P. 1982. [Introduction of some species of the genus *Rhodiola* into the forest zone of Western Siberia: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Tomsk. 19 p. (In Russian)
60. Kharina T.G., Okladnikova N.N., Leshchuk R.I. 2005. [Morphobiological and biochemical features of *Scutellaria bicalensis* under introduction]. — In: [Botanical gardens as the centers for the conservation of biodiversity and the rational use of plant resources. Materials of the international conference]. Moscow. P. 517–519. (In Russian)
61. Sviridova T.P., Revina T.A., Yakovleva I.A. 1993. [Biological and chemical characteristics of the species of genus *Rnaponticum* Ludw., grown in the south of the Tomsk region]. — Rastitelnye resursy. 3: 50–57. (In Russian)

62. *Kataeva T.N., Prokopyev A.S.* 2017. Biological features of the genus *Gentiana* (Gentianaceae) representatives when introduced in the south of Tomsk region. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. *Biologiya*. 38: 45–67. <https://doi.org/10.17223/19988591/38/3>. (In Russian)
63. *Malakhova L.A., Amelchenko V.P., Kataeva T.N.* 2008. Cytogenetic research of the rare plants of Tomsk region in Siberian Botanical Gardens as a basis for their biodiversity conservation. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. *Biologiya*. 2(3): 73–82. http://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=742&article_id=17196 (In Russian)
64. *Amelchenko V.P.* 2009. [Principles and methods for the reintroduction of rare plant species in SibBG TSU]. In: Problems of Industrial Botany. Materials of the II international conference]. Kemerovo. P. 9–14. (In Russian)
65. *Prokopyev A.S., Bytotova S.V.* 2014. Structure of coenopopulations of *Sedum* species (Crassulaceae) in different ecocoenotical conditions in the South of Siberia. — Rastitelnye resursy. 50(3): 415–430. (In Russian)
66. *Prokopyev A.S., Kataeva T.N.* 2017. On the state of coenopopulations of some rare plant species in Tomsk region. — Rastitelnye resursy. 53(2): 220–237. (In Russian)
67. [Kuzbass Botanical Garden]. <http://kuzbs.ru> (In Russian)
68. *Buko T.E., Rodnova T.V.* 2014. The results of the initial introduction of the genus *Allium* L. (onion) species in the Kuzbass Botanical Garden. — Vestnik AGAU. 7(117): 92–96. (In Russian)
69. *Vronskaya O.O., Rodnova T.V.* 2019. Introduction of rare and endangered species in the Kuzbass Botanical Garden. — Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. 1(18): 566–569. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2019119>. (In Russian)
70. *Kupriyanov A.N., Ufimtsev V.I., Manakov Yu.A., Strelnikova T.O., Kupriyanov O.A.* 2017. [Guidelines for the restoration of meadow-steppe vegetation on the dumps of the coal industry in Kuzbass]. Kemerovo. 28 p. (In Russian)
71. *Afanaseva E.A.* 2011. [Protection of some rare species of flora of Yakutia: Abstr. ... Dis. PhD (Biology) Sci.]. Yakutsk. 24 p. (In Russian)
72. *Ivanova N.S., Mikhailova T.A.* 2012. Some questions of the introduction of *Potentilla tollii* in Botanical Garden NEFU. — Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii. 11: 92–93. (In Russian)
73. *Ivanova N.S.* 2017. The modern state of flora biodiversity protection in Yakutia. — Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. 19(2): 448–451. (In Russian)
74. *Danilova N.S.* 2017. The results of the introduction of rare and endemic plants of Yakutia in the Yakutsk Botanical Garden. — Nauka i obrazovanie. 1(85): 97–104. (In Russian)
75. *Danilova N.S., Romanova A.Yu.* 2008. Development peculiarities of introduced plants of Aldan floral district in Central Yakutia. — Vestnik YaGU. 5(1): 12–16. (In Russian)
76. *Nikolaeva O.A., Androsova D.N.* 2015. Vulnerable and Endemic species of the Central Yakutia flora in natural communities of the Yakutsk Botanical Garden. — Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 7: 83–89. <http://www.asau.ru/vestnik/2015/7/083-089.pdf> (In Russian)
77. *Zakharova V.I.* 2011. Rare and endemic plants of relict steppes of Yakutia. — Vestnik SVFU. 8(3): 16–22. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20399764> (In Russian)
78. *Danilova N.S., Ivanova N.S., Borisova S.Z., Afanasyeva E.A.* 2013. Natural plant communities *Iris laevigata* Fisch. et C.A. Mey. as the ecology model for creation of reintroduction population. — Nauchnyi zhurnal KubGAU. 93(09): 1–10. <http://ej.kubagro.ru/2013/09/pdf/60.pdf> (In Russian)
79. *Danilova N.S., Borisova S.Z., Ivanova N.S.* 2005. [Biology of protected plants in Central Yakutia]. Yakutsk. 112 p. (In Russian)
80. *Petrova A.E., Romanova A.Yu., Nazarova E.I.* 2000. [Introduction of trees and bushes in Central Yakutia]. Yakutsk. 268 p. (In Russian)
81. *Voronina M.K.* 2007. [Rare plants of Khakassia in culture]. Novosibirsk. 52 p. (In Russian)
82. *Kravtsova L.P.* 2007. [Silver panzerina *Panzerina lanata* (L.) Sojak subsp. *argyracea* (Kuprian.) Krestovsky: biomorphological and biochemical features, introduction in Khakassia]. Novosibirsk. 128 p. (In Russian)
83. *Martynova M.A.* 2007. [Clausia sunflower *Clausia aprica* (Steph) Korn.-Tr.: biological features during the introduction in Khakassia]. Novosibirsk. 140 p. (In Russian)
84. *Shmakov A.I.* 2011. Ferns of North Asia. Barnaul. 209 p. (In Russian)
85. *Davydov E.A., Printzen C.* 2012. Rare and noteworthy boreal lichens from the Altai Mountains (South Siberia, Russia). — Bryologist. 115(1): 61–73. <https://doi.org/10.2307/41486742>.
86. [South Siberian Botanical Garden]. <http://ssbg.asu.ru/> (In Russian)
87. *Tikhomirova L.I.* 2013. Biotechnological aspects of rare species keeping on the example of *Iris sibirica* L. — Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoy akademii nauk. 15(3): 1686–1689. (In Russian)
88. *Dolganova Z.V.* 2002. [Biology and introduction of flower-decorative rhizome perennials in Western Siberia]. Novosibirsk. 232 p. (In Russian)
89. [Scientific Research institute of Gardening Siberia named after M.A. Lisavenko]. <http://niilisavenko.org> (In Russian)
90. *Polkovnikova L.A.* 2000. [Prospects for the cultivation of iris in the forest-steppe of the Altai Territory: Abstr. ... Dis. PhD (Agriculture) Sci.]. Barnaul. 18 p. (In Russian)

91. *Kalinovich S.E., Filimonova E.N., Kuzevanov V.Ya.* 2016. Overall vision of trends of the specialized living collections development for the University Botanic Garden in Baikalian Siberia. In: [Actual issues of academic natural research museums. Materials of the III All-Russian scientific and practical conference]. Irkutsk. P. 50–62. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.18287.84648> (In Russian)
92. *Kuzevanov V.Ya., Sizykh S.V.* 2011. Defining the mission of botanic gardens in a natural resources management of Baikalian Siberia. — *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya. Ekologiya.* 4(2): 44–55. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.18287.84648> (In Russian)
93. *Filippov V.G., Chernova O.D.* 2010. [The introduction of rare species in the SSEI “Transbaikalian Botanical Garden”, Chita]. In: [Botanical gardens — centers for the study and conservation of biodiversity. Materials of the regional conference]. Yakutsk. P. 212–220. (In Russian)
94. *Chernova O.D.* 2012. Floristic Structure Analysis of Communities with *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. in Eastern Zabaikalye. — *Uchenye zapiski ZabGGPU im. N.G. Chernyshevskogo.* 1(42): 43–50. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17664487> (In Russian)
95. *Dudnikov P.S.* 2012. Introduction of species of the genus *Viola* L. in East Transbaikalia. — *Uchenye zapiski ZabGGPU im. N.G. Chernyshevskogo. Seriya Estestvennyye nauki.* 1(42): 12–17. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17664482> (In Russian)
96. *Pershina N.A., Korytkova E.P.* 2013. Species of the genus *Iris* L. (Iridaceae) in the flora of Eastern Transbaikalia. — *Uchenye zapiski ZabGGPU im. N.G. Chernyshevskogo. Estestvennyye nauki.* 1(48): 31–36. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18890610> (In Russian)
97. [Botanical Garden of Omsk State Agrarian University]. <https://www.omgau.ru/uchhoz/botsad/> (In Russian)
98. *Naumenko N.I.* 2019. Wild vascular plants on the territory of the Botanical garden of the Kurgan state university. — *Promyshlennaya botanika.* 19(3): 11–16. (In Russian)
99. *Naumenko N.I., Vaseeva M.A., Mochalov A.S.* 2011. Kurgan region Red Data Book materials: plants that need to be protected. — *Vestnik Kurganskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennyye nauki.* 2(21): 59–73. <http://vestnik.kgsu.ru/wp-content/uploads/2017/10/%E2%84%962-21-2011.pdf> (In Russian)
100. *Oorzhak A.V.* 2018. [Scientific directions of the Botanical Garden of Tuva State University]. — In: [Natural sciences and education: achievements and prospects. Materials of the Republican scientific and practical conference]. Kyzyl. P. 33–34. <http://www.spsl.nsc.ru/FullText/konfe/EcrHayka-Obraz2018.pdf> (In Russian)
101. *Karpisonova P.A.* 1985. [Grassy plants of broad-leaved forests of the USSR: Ecological, floristic and introduction characteristics]. Moscow. 205 p. (In Russian)
102. *Trulevich N.V.* 1991. [Ecological-phytocenotic basis of plant introduction]. Moscow. 215 p. (In Russian)
103. *Semenova G.P.* 2001. [Introduction of rare and endangered plants of Siberia]. Novosibirsk. 132 p. (In Russian)
104. *Sedelnikova L.L.* 2002. [Biomorphology of geophytes in Western Siberia]. Novosibirsk. 308 p. (In Russian)
105. *Danilova N.S., Romanova A.Yu., Rogozhina T.Yu.* 2006. Methods for selection of introduced species for Central Yakutia. — *Vestnik YaGU.* 3(4): 14–21. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=11732604> (In Russian)
106. *Fomina T.I.* 2012. Biological characteristics of ornamental plants of natural flora in West Siberia. Novosibirsk. 179 p. (In Russian)
107. *Sobolevskaya K.A.* 1973. [Materials for florogenesis during the introduction of plants of natural flora]. In: [Promising beneficial plants of Siberian flora]. Novosibirsk. P. 3–18. (In Russian)
108. *Prokopyev A.S., Chernova O.D.* 2020. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University. — *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science.* 421: 1–6. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/421/5/052034>
109. *Moryakina V.A., Belyaeva T.N., Baranova A.L., Prokopyev A.S.* 2008. The introduction of decorative species of plants from various floristic areas of Globe in a wood zone of Western Siberia. — *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta.* 310: 184–187. (In Russian)
110. *Astafurova T.P., Prokopyev A.S., Belyaeva T.N.* 2015. [Siberian Botanical Garden of Tomsk State University: current activities]. — In: [Problems of studying the vegetable cover of Siberia. Materials of the V International scientific conference]. Tomsk. P. 12–14. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/services/Download/vtls:000518009/SOURCE1> (In Russian)
111. *Serebryakov I.G.* 1962. [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
112. *Starchenko V.M.* 2008. Flora of Amur Region and Problems of its Conservation: Far East of Russia. Moscow. 228 p. (In Russian)
113. *Takhtadzhyan A.L.* 1978. The Floristic Regions of the World. Leningrad. 248 p. (In Russian)
114. *Malyshev L.I., Peshkova G.A.* 1984. [Features and genesis of Siberian flora: Prebaikalia and Transbaikalia]. Novosibirsk. 264 p. (In Russian)

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

СКОРОСТЬ РОСТА И СТРУКТУРА ФИТОМАССЫ *PINUS SYLVESTRIS*
(PINACEAE) В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СОСНЯКАХ
МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. В. Т. Ярмишко^{1,*}, О. В. Игнатьева²

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

²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
г. Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: vasilyarmishko@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.05.2020 г.

После доработки 24.07.2020 г.

Принята к публикации 16.09.2020 г.

Исследованы особенности динамики роста и формирования фитомассы сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в 60–80-летних средневозрастных лишайниково-зеленомошных лесах, формирующихся на вырубках и гарях в Мурманской обл. В районах исследований была выявлена тенденция увеличения ежегодного линейного прироста сосны в высоту до 55–65-летнего возраста, а в последние годы – его стабилизация. Интенсивность прироста по диаметру у сосны обыкновенной снижается во всем исследованном возрастном интервале. В составе надземной фитомассы сосновых древостоев древесина стволов составляет 58–67%, живые неохвоенные ветви – 15.4–17.3%, охвоенные побеги вместе с хвоей – 21–24%. Масса сухих ветвей варьирует в пределах 1.4–3.6%. Установлена тесная линейная связь таксационных показателей деревьев с их фитомассой. Максимальная теснота связи выявлена для фракции ствола, минимальная – для сухих ветвей.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, средневозрастные древостои, рост в высоту, прирост по диаметру, фитомасса, Мурманская область

DOI: 10.31857/S0033994620040093

Интенсивное освоение природных ресурсов Европейского Севера создает постоянную и непрерывно возрастающую нагрузку на северотаежные леса, которые выполняют важнейшие природоохранные и средостабилизирующие функции. Особенно это актуально для сосновых лесов, которые преобладают на территории Европейского Севера и повсеместно вовлекаются в использование народным хозяйством. В довольно широком спектре экологических условий сосняки являются устойчивыми, саморегулирующимися экосистемами, в которых идет постоянная смена поколений, хотя и значительно более растянутая во времени, чем в южных районах. Однако рубки и пожары приводят к нарушению этого природного равновесия.

На большей части территории Мурманской обл. лесная растительность не образует больших сплошных массивов. Леса чередуются с озерами, болотами, участками тундровой растительности в верхнем поясе низких глыбовых гор. В биологии сосны обыкновенной, обитающей в Мурманской обл., имеются некоторые особенности по сравнению с сосной, произрастающей в более южных

частях таежной зоны. Она отличается более медленным ростом в высоту и по диаметру, сжатостью фаз, способностью начинать рост при относительно низких положительных температурах, более продолжительным функционированием хвои на деревьях, слабым и редким плодоношением [1–3].

Исследования сосновых лесов на Европейском Севере имеют немалую историю. Однако, как и во многих других районах Севера, изученность сосняков Мурманской обл. крайне неоднородна. Как справедливо отмечалось исследователями [4, 5], наряду с обстоятельным рассмотрением вопросов флористического и геоботанического плана, классификации сообществ и вырубков, достаточно глубоким анализом закономерностей естественного возобновления сосновых лесов, много описательных публикаций, иногда весьма поверхностных, посвященных частным аспектам, мало относящихся к насущным проблемам лесоведения.

На большей части площадей эксплуатационного назначения в Мурманской обл. сосняки лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сведены рубками. На их месте сформировались относитель-

Таблица 1. Краткая характеристика древостоев исследованных лишайниково-зеленомошных сосновых лесов в Мурманской обл.**Table 1.** Stand description in studied lichen-green moss Scots pine forests in the Murmansk region

№№ ППП №№ PSP	Районы исследований Study area	Состав древостоя Stand composition	Таксационные характеристики Stand characteristics				
			высота, м height, m	диаметр, см diameter, cm	число стволов, экз./га density, ind./ha	возраст, лет age, years	класс бонитета capacity class
1	Уполокшский Upolokshsky	10 С + Б	3.9	4.9	1512	50	V
2		10 Р + В	8.5	10.1	2804	60	IV–V
3		10 С	8.0	8.3	5273	60	IV–V
4	Ено-Ковдорский Ено-Kovdorsky	10 С	8.7	8.3	2290	70	V
5		10 Р	13.5	12.6	2300	70	V
6	Ливский Livsky	10 С + Б	10.4	16.1	575	80	Va
7		10 Р	9.1	10.6	1336	70	IV–V
8		10 С + Б	8.8	9.0	1386	70	IV–V
		10 Р + В					

Примечание. С – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula pubescens*.

Note. P – *Pinus sylvestris*, B – *Betula pubescens*.

но густые молодняки. Количество деревьев в молодом возрасте может достигать 30–40 тыс. шт./га и более [3]. В настоящее время первостепенное значение, наряду с нерешенными вопросами охраны лесов от пожаров и совершенствования процессов лесопользования, на наш взгляд, приобретают научные разработки по лесовосстановлению и формированию насаждений на нарушенных территориях (вырубки, гари), изучению строения и роста сосновых древостоев, их продуктивности.

Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей роста и формирования надземной фитомассы сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных, естественно восстанавливающихся на вырубках и гарях в Мурманской обл.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованные сосновые леса расположены в трех районах (Уполокшском, Ено-Ковдорском, Ливском) на территории Мурманской обл. (Кольский п-ов). Древостои являются разновозрастными или условно разновозрастными, одноярусными, реже с глубоким высотным профилем без выраженной ярусности, преимущественно чистые или почти чистые. Примесь березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. составляет не более 10%. Встречаются также разновозрастные древостои, формирование которых идет при часто по-

вторяющихся пожарах. В табл. 1 приведена краткая характеристика исследованных древостоев.

В средневозрастных лишайниково-зеленомошных сосновых лесах доминирующими видами в травяно-кустарничковом ярусе являются: *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. Мохово-лишайниковый ярус формируют лишайники рода *Cladonia*: *C. stellaris* (Opiz.) Brodo, *C. rangiferina* (L.) F.H. Wigg, *C. mitis* Sandst. Среди мхов чаще всего встречаются *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum juniperinum* Hedw., виды рода *Dicranum* Hedw.

В районах исследований преобладают хорошо водопроницаемые, сильно завалуненные, песчаные моренные и водно-ледниковые отложения, на которых развиваются подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, средне скелетные [6, 7]. Отличительной чертой лесных почв районов исследований является отсутствие многолетней мерзлоты. По особенностям термического режима эти почвы относятся к типу длительно сезонно промерзающих.

В настоящей работе рассмотрены данные, полученные на 8-ми постоянных пробных площадях (ППП), размером 0.15–0.20 га, на каждой из которых проводился сплошной пересчет деревьев по элементам леса и ступеням толщины; измерялись параметры кроны деревьев и их состояние; определялся возраст хвои [8]. Сухостойные дере-

вья учитывались отдельно. При среднем диаметре древостоя до 10 см ступени толщины принимались равными 1 см, от 10 до 20 см – 2 см. Высоты измеряли при помощи высотомера SUUNTO у 20–30 живых деревьев, отобранных случайным образом. По этим данным строили графики зависимости высот деревьев от их диаметров, которые использовали для определения средней высоты древостоя. По выполненным измерениям рассчитывали таксационные показатели исследованных древостоев.

Для определения возраста и величины радиального прироста древесины у модельных деревьев (10–12 экз. на каждой ППП) отбирали образцы древесины (керы) буровом Пресслера или спилы ствола. Ширину годичных колец определяли на приборе LINTAB-6. Анализ данных по динамике радиального прироста сосны обыкновенной основывался на современных принципах и методах, используемых отечественными и зарубежными авторами [9–11].

Для определения фитомассы деревьев и древостоев подбирались модельные деревья. Их выборка формировалась в соответствии с рядами распределения деревьев по диаметру. На каждой ППП отбирались по 10–12 модельных деревьев, имеющих близкие к средним значения диаметра, высоты и размеров кроны для каждой ступени толщины в пределах всего диапазона варьирования диаметров. После предварительного описания и измерений модельные деревья спиливали на уровне корневой шейки и аккуратно укладывали на брезент. Затем модели размечали и измеряли линейные приросты центрального и боковых побегов, расстояние до начала кроны, общую длину ствола, диаметр ствола через 0.5 или 1 м.

Оценка вертикально-фракционной структуры надземной фитомассы древостоев сосны обыкновенной на каждой пробной площади выполнялась с выделением следующих фракций: ствол, живые неохвоенные ветви, охвоенные ветви, сухие ветви. Фитомасса структурных частей кроны определялась после ее деления на 3 или 4 одинаковые по длине секции. Из общей массы охвоенных ветвей отбирались навески для установления соотношения массы хвои и побегов. Самым распространенным в лесоэкологических исследованиях методом выравнивания эмпирических данных массы модельных деревьев в зависимости от их таксационных показателей является степенная функция преобразованная логарифмированием к линейному виду, аргументом которой служит произведение квадрата диаметра ствола на высоте 1.3 м от корневой шейки на высоту дерева [12].

При обработке количественных данных использованы методы описательной статистики, корреляционный и регрессионный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных средневозрастных сосновых лесах густота древостоя варьирует в пределах от 575 до 5273 экз./га (табл. 1). Строение исследованных сосняков может быть охарактеризовано на основе анализа распределения особей сосны обыкновенной по ступеням толщины (табл. 2).

Показатели асимметрии таких рядов распределения на всех исследованных участках характеризуются положительными значениями, что согласуется с мнением исследователей о строении модальных древостоев во многих других районах лесной зоны [4, 13–16]. При общих положительных значениях этого показателя выровненные кривые рядов распределения в исследованных сосновых древостоях Мурманской обл. существенно различаются между собой. Ближе всего к нормальному ряду распределения кривые в древостоях III–IV классов возраста. Самые большие отклонения от нормального ряда отмечены в молодняках сосны I–II классов возраста, где наблюдаются интенсивные процессы дифференциации особей в древесном ярусе. В большинстве исследованных сообществ распределение деревьев по ступеням толщины соответствует или приближается к нормальному, что свидетельствует об одновозрастности исследованных сосновых древостоев.

Процессы возобновления сосны, оцениваемые по числу подроста на лишайниковых вырубках и гарях, обычно признаются удовлетворительными, однако разовые оценки, какими бы детальными не были обследования, и какую бы численность подроста они не фиксировали, еще не являются окончательными. Они отражают лишь текущее состояние лесовозобновления. Многолетние наблюдения на вырубках и гарях свидетельствуют о затяжном процессе естественного лесовозобновления [17]. Эти процессы в борах-беломошниках Северо-Востока, например, могут затягиваться на 20 и более лет [18]. Среди факторов, затрудняющих возобновление лесов на северном пределе распространения, необходимо отметить редкую периодичность плодоношения деревьев, низкую всхожесть семян, повышенную гибель молодых растений вследствие неблагоприятных климатических и почвенно-гидрологических условий [3, 19]. К этому можно добавить развитый напочвенный покров на вырубках, препятствующий проникновению семян к поверхности почвы и их прорастанию. Лесовозобновительный процесс можно считать успешным при формировании на вырубках и гарях относительно устойчивого поколения сосны. Это характерно практически для всех обследованных нами средневозрастных древостоев сосны обыкновенной.

На вырубках и гарях лишайниковых сосняков формируются как густые, так и разреженные древостои. Последние характеризуются сравнитель-

Таблица 2. Распределение деревьев сосны обыкновенной по 2-х сантиметровым ступеням толщины в средневозрастных лишайниково-зеленомошных сосновых лесах Мурманской обл.

Table 2. Distribution of Scots pine trees by 2 cm diameter intervals in medium-aged lichen-green-moss pine forests in the Murmansk region

№№ ППП №№№ PSP	Ступени толщины деревьев, см Diameter classes, cm									
	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22
	Количество деревьев, экз./га Number of trees, ind./ha									
1	<u>575</u> 58.1	<u>238</u> 24.1	<u>150</u> 15.2	<u>13</u> 1.3	<u>13</u> 1.3	—	—	—	—	—
6	—	<u>15</u> 2.8	<u>20</u> 3.7	<u>65</u> 12.1	<u>95</u> 17.8	<u>115</u> 21.5	<u>75</u> 14.0	<u>60</u> 11.2	<u>65</u> 12.1	<u>25</u> 4.8
4	<u>484</u> 21.1	<u>384</u> 16.8	<u>468</u> 20.4	<u>217</u> 9.5	<u>351</u> 15.3	<u>184</u> 8.0	<u>84</u> _{3.7}	<u>67</u> 2.9	<u>34</u> 1.5	<u>17</u> 0.8
5	—	<u>50</u> 2.2	<u>400</u> 17.4	<u>575</u> 25.0	<u>400</u> 17.4	<u>425</u> 18.5	<u>300</u> 13.0	<u>50</u> 2.2	<u>50</u> 2.2	<u>50</u> 2.2
7	<u>217</u> 16.2	<u>184</u> 13.8	<u>267</u> 20.0	<u>267</u> 20.0	<u>167</u> 12.5	<u>117</u> 8.8	<u>50</u> 3.7	<u>33</u> 2.5	<u>17</u> 1.3	<u>17</u> 1.3
8	<u>100</u> 7.2	<u>234</u> 16.9	<u>534</u> 38.5	<u>234</u> 16.9	<u>134</u> 9.7	<u>134</u> 9.6	—	<u>17</u> 1.2	—	—

но медленным ростом в высоту, умеренно густые сосняки — более быстрым. Необходимо отметить, что изменчивость диаметров, высот, относительных высот, объемов крон, а также редуцированных чисел по высоте и диаметру в перегущенных древостоях меньше, чем в редкостойных сосняках. Древостои, формирующиеся из подроста предварительных генераций, в возрасте 25–40 лет отличаются наиболее медленным ростом в высоту. Это связано с тем, что предварительный подрост определенное время испытывал жесткую конкуренцию со стороны материнского древостоя в наземной части за свет, а в зоне корневых систем за элементы минерального питания. Под пологом особи подроста постепенно превращались в сильно угнетенные, отстающие в росте деревца, которые долгое время не могут восстановить свою нормальную форму даже после удаления материнского древостоя. Сходные результаты были получены при исследовании сосновых молодняков в Карелии [20].

Под пологом исследованных сосняков лишайниковых и лишайниково-зеленомошных количество подроста сосны в возрасте от 15 до 45 лет, высотой от 19 до 152 см (ср. высота 60.6 см) составляет в среднем около 3 тыс. экз./га. В древостоях с полнотой 0.4–0.6 и выше, которые в течение последних 15–20 лет не подвергались хозяйственным воздействиям или низовым пожарам, создается высокий уровень корневой конкуренции и появившийся здесь подрост в течение многих лет находится в угнетенном состоянии, а затем постепенно отмирает.

Проведенное нами изучение корневых систем [21, 22] показало, что при более высокой густоте древостоя, благодаря наличию якорных корней, сосна полнее использует глубокие горизонты почвы, а при редком расположении деревьев — верхний почвенный слой (подстилку), в котором создается значительное корневое насыщение, оказывающее затем отрицательное влияние на рост и формирование нового поколения. Последнее мы наблюдали на многих участках, особенно на старых, плохо возобновившихся гарях с наличием отдельных старовозрастных деревьев и хорошо развитым напочвенным покровом [23].

При оценке жизненного состояния деревьев и древостоев сосны важнейшими показателями являются сведения о хвое, охвоенности побегов, степени развития крон. Продолжительность жизни хвои *P. sylvestris* на отдельных участках находится в пределах от 5.7 до 6.7 лет, доля здоровой хвои составляет 95–100%. Комплексная оценка состояния средневозрастных древостоев в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных в Мурманской обл. позволила установить, что здоровые особи сосны обыкновенной в древостоях составляют 65–70%, на долю ослабленных и сильно ослабленных приходится в среднем по 15%, на долю сухих особей — менее 5%. Такой характер распределения по категориям жизненного состояния обусловлен конкурентным взаимодействием особей сосны, особенно в зоне корневых систем, и усиливающимися с возрастом процессами их дифференциации.

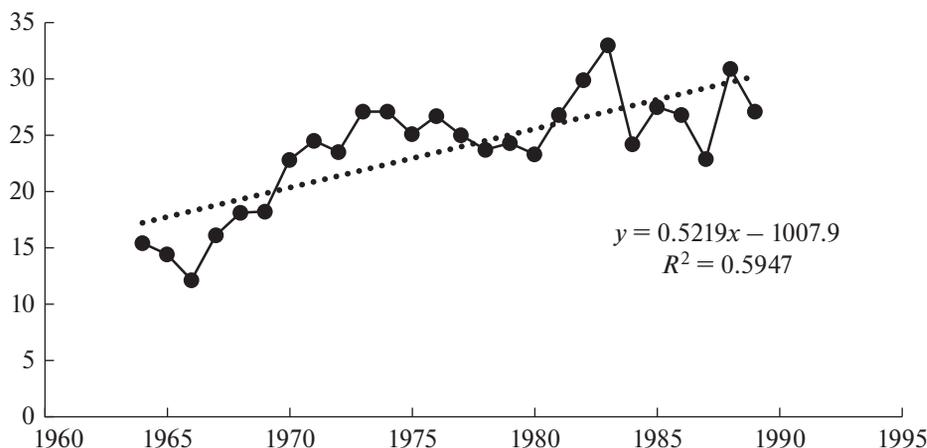


Рис. 1. Динамика прироста в высоту стволов сосны обыкновенной в 35-летних сосняках лишайниковых на Кольском полуострове [24].

По горизонтали – годы; по вертикали – линейный прирост, см.

Fig. 1. Dynamics of Scots pine height growth in 35-year old lichen pine forests in the Kola Peninsula [24].

X-axis – years; y-axis – height growth, cm.

Одним из интегральных показателей состояния и ресурсного потенциала формирующихся сосняков на вырубках и гарях является их рост: линейный прирост центрального и боковых побегов, прирост ствола по диаметру и, наконец, рост и развитие корневых систем. При удалении древесного яруса в результате рубки или пожара резко изменяются экологические условия в наземной сфере: увеличивается освещенность, уровень увлажнения и прогреваемость верхних горизонтов почвы, существенно изменяется состояние напочвенного покрова (он полностью уничтожается при низовых пожарах, частично повреждается при лесозаготовках, при этом отдельные теневыносливые виды снижают свое обилие). В подземной сфере резко снижается конкуренция за влагу и элементы питания. В таких условиях молодые растения сосны активно осваивают свободные экологические ниши, достаточно быстро растут и развиваются, несмотря на большую во многих случаях густоту (несколько десятков тысяч на 1 га), бедность и сухость маломощных, завалуненных почв. Ранее нами было установлено [24], что скелетная основа корневой системы сосны обыкновенной в условиях Кольского п-ова проявляет характерные морфологические особенности уже к 15–20 годам. Корни интенсивно распространяются к этому времени на 6–7, нередко 8–10 м от ствола.

В конце 1980-х гг. в условиях Кольского п-ова нами проводились анализ и оценка погодичной динамики прироста в высоту 35–40-летних древостоев сосны (рис. 1). При этом было установлено, что интенсивность линейного прироста центральных побегов сосны в исследованных сосняках еще

не достигала своего максимума [24]. Исследуя сосняки Кольского п-ова в 1950–60-х гг., отмечалось [25], что текущий прирост в высоту деревьев увеличивается в среднем до 35-летнего возраста. В северной Карелии [26] и на юге Мурманской обл. [20] этот период в зависимости от типа леса оценивался в 40–50 лет.

В ходе наших последних исследований в средневозрастных сосняках лишайниково-зеленомошных, имеющих возраст 60–70 лет, была выявлена тенденция последовательного увеличения ежегодного линейного прироста сосны в высоту с некоторым замедлением в последние годы (рис. 2). Для подтверждения предварительных выводов мы разбили кривые прироста на временные отрезки, которые определяет сам их ход. В результате были получены следующие количественные данные: Ено-Ковдорский р-н: 1989–2008 гг. – линейный рост ($P < 0.001$, $R^2 = 0.647$) от ~16 до 32 см год⁻¹, 2009–2014 г. – плато на среднем уровне 27 ± 1 см год⁻¹. Ливский р-н: 1989–2008 гг. – линейный рост от ~19 до 28 см год⁻¹ ($P < 0.001$, $R^2 = 0.517$), 2009–2014 – плато на среднем уровне 22.4 ± 0.5 см год⁻¹. В р-не Уполокши в течение всего рассматриваемого периода (1989–2014 гг.) величина прироста оставалась постоянной на среднем уровне 19.4 ± 0.6 см год⁻¹. В Ено-Ковдорском и Ливском р-нах в период 1989–2008 гг. возрастной тренд объясняется, как следует из величины коэффициента детерминации, 52–65% варьирования прироста в высоту. Если обобщать данные по этим трем районам, то можно заметить, что с 2009 г. прирост в высоту во всех случаях остается стабильным: в Ливском и Уполокшском р-нах на среднем уровне около 20 см год⁻¹, в Ено-Ковдорском – на не-

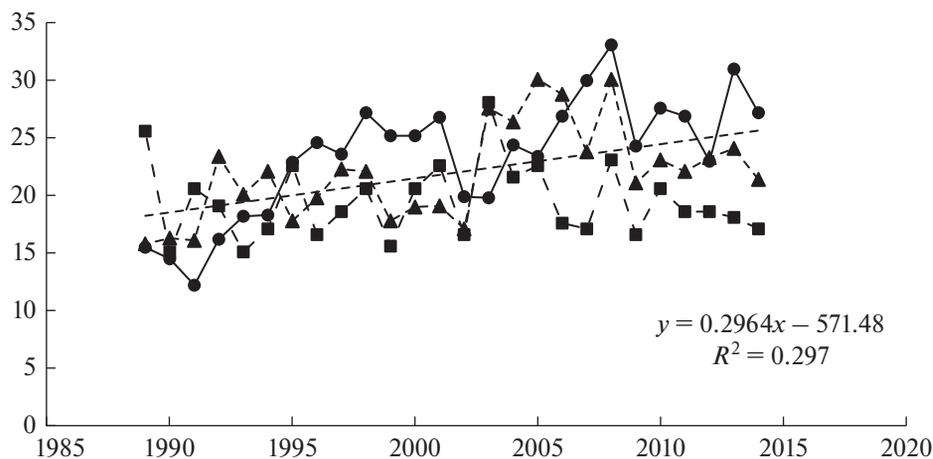


Рис. 2. Динамика прироста в высоту стволов сосны обыкновенной в 60–80-летних сосняках лишайниково-зеленомошных в Ено-Ковдорском (кружки), Уполокшском (квадраты) и Ливском (треугольники) р-нах Мурманской обл. По горизонтали – годы; по вертикали – линейный прирост, см.
Fig. 2. Dynamics of Scots pine height growth in 60–80 year old lichen-green moss pine forests in Eno-Kovdor (circles), Upoloksha (squares) and Liva (triangles) districts of the Murmansk region. X-axis – years; y-axis – height growth, cm.

сколькo более высоком уровне – 27 см год⁻¹. Таким образом, интенсивность прироста центральных побегов сосны обыкновенной стабилизируется к 55–65 годам и связано это, скорее, не с изменением погодных условий, а с закономерностями динамики ростовых процессов у исследуемого вида в изученных сообществах.

Одной из важнейших интегральных характеристик состояния и ресурсного потенциала древостоев является радиальный прирост стволов. В этой характеристике проявляются результаты конкуренции между деревьями, находят отражение антропогенные воздействия на лесные экосистемы (рубки, пожары, мелиорация), а также другие процессы, протекающие в природных сообществах [24, 27, 28]. Нами были получены серии абсолютных значений ширины годичных слоев сосны обыкновенной, позволяющие оценить динамику радиального прироста сосны в средневозрастных древостоях Уполокшского, Ено-Ковдорского и Ливского р-нов Мурманской обл. (рис. 3). Несмотря на удаленность друг от друга исследуемых сообществ и разную густоту древостоев, прослеживается достаточно высокая синхронность погодичной изменчивости приростов и близкие их значения. Интенсивность прироста по диаметру у сосны обыкновенной продолжает снижаться в исследованном временном интервале, не достигая стабильности, в отличие от прироста в высоту. Общую тенденцию динамики в период от 1980 до 2014 года отражает отрицательная линейная функция (рис. 3). При этом величина прироста снижается в среднем в 2–2.5 раза: от

0.8–1.1 мм год⁻¹ до 0.3–0.5 мм год⁻¹. В трех исследованных районах эта функция объясняет в среднем ~20% варьирования прироста по диаметру. Остальное варьирование происходит за счет других факторов. Анализ кривых абсолютных значений радиального прироста сосны обыкновенной показывает, что у особей во всех исследованных сообществах выражены кратковременные циклы флуктуаций прироста по диаметру. Периоды депрессий и экспрессий прироста охватывают ряд лет с четко выраженными минимумами и максимумами, приходящимися на определенные годы. Они, как правило, имеют синхронный характер в разных районах и заметно различаются по амплитудам. Связано это, скорее всего, на наш взгляд, с флуктуациями климатических составляющих.

Еще одним важным интегральным показателем, отражающим состояние лесных экосистем и степень их антропогенной нарушенности, является биологическая продуктивность древостоев, определяемая методами традиционной и весовой таксации [16]. В настоящее время фитомасса лесов рассматривается как их основная характеристика, отражающая ход процессов в лесных экосистемах и используемая в целях экологического мониторинга, изучения структуры и биоразнообразия лесного покрова, моделирования продуктивности лесов, устойчивого ведения лесного хозяйства с учетом глобальных изменений.

Несмотря на важность изучения фитомассы в лесах, количество эмпирических данных остается незначительным из-за трудоемкости работ. В лесах Мурманской обл. до начала наших исследова-

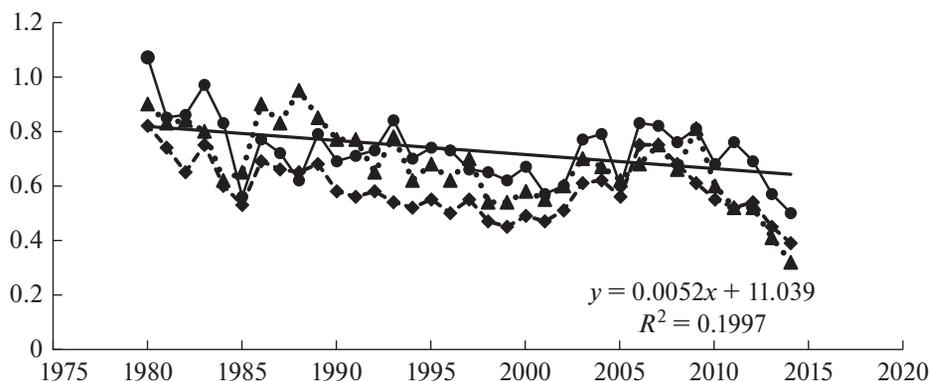


Рис. 3. Динамика радиального прироста сосны обыкновенной в 60–80-летних сосняках лишайниково-зеленомошных в Ено-Ковдорском (кружки), Уполокшском (квадраты) и Ливском (треугольники) р-нах Мурманской обл.
По горизонтали – годы; по вертикали – прирост по диаметру, мм.

Fig. 3. Dynamics of Scots pine radial increment in 60–80 year old lichen-green moss pine forests in Eno-Kovdor (circles), Upoloksha (squares) and Liva (triangles) districts of the Murmansk region.
X-axis – years; y-axis – radial increment, mm.

ний такие работы практически не проводились. Между тем, реальный прогресс в оценке биологической продуктивности лесов возможен только на основе достаточного фактологического материала.

Ранее мы отмечали [24], что при выравнивании эмпирических данных массы и продукции модельных деревьев в зависимости от их таксационных показателей исследователи пользуются лишь степенной функцией, преобразованной логарифмированием к линейному виду, аргументом которой служит произведение квадрата диаметра на высоте груди на высоту дерева. Такой вид выравнивания является самым распространенным в лесоэкологических исследованиях [12, 29]. В процессе обработки фактических данных была произведена оценка связи таксационных показате-

лей с продуктивностью молодых сосновых древостоев на Кольском Севере с использованием нескольких функций [30]. В результате было установлено, что использование линейного уравнения вида $y = ax + b$ для аппроксимации данных по фракционному составу фитомассы сосны обыкновенной дает вполне удовлетворительные результаты. Анализ связи общей надземной фитомассы и ее фракций с таксационными характеристиками модельных деревьев сосны обыкновенной в средневозрастных древостоях разных районов Мурманской обл. (рис. 4) подтверждает этот вывод. Максимальная теснота связи выявлена для массы ствола, минимальная – для массы сухих ветвей. Использование этой модели позволяет легко и достаточно надежно получать вероятные значения фитомассы древостоев сосны обыкновенной.

Таблица 3. Структура надземной фитомассы сосны обыкновенной в средневозрастных древостоях сосны обыкновенной в Мурманской обл. (в расчете на 1 модельное дерево)

Table 3. Structure of aboveground phytomass of Scots pine in the middle-aged stands in the Murmansk region (per 1 model tree)

Районы исследований Study area	Доля в общей надземной фитомассе, % Share in total aboveground phytomass, %			
	ствол trunk	живые ветви live branches	охвоенные побеги foliated shoots	сухие ветви dry branches
Уполокшский Upolokshsky	66.6	17.3	13.1	3.0
Ено-Ковдорский Ено-Kovdorsky	59.9	15.4	21.1	3.6
Ливский Livsky	58.1	16.3	24.2	1.4
В среднем On the average	61.5	16.3	19.5	2.7

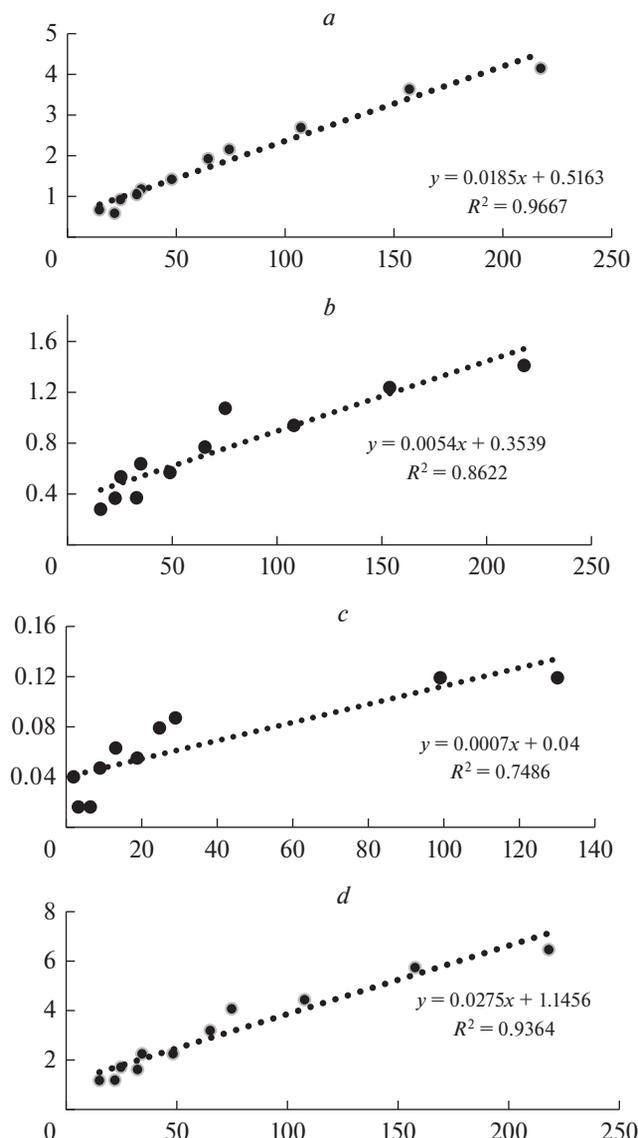


Рис. 4. Зависимость фитомассы ствола (а), живых ветвей (b), сухих ветвей (c) и общей надземной фитомассы (d) сосны обыкновенной от таксационных характеристик деревьев в 60–70-летних древостоях Мурманской обл.

По горизонтали – произведение высоты (H) на квадрат диаметра (D^2) модельных деревьев; по вертикали – фитомасса, кг АСВ.

Fig. 4. Dependence of trunk (a), live branches (b) and dry branches (c) phytomass and total above-ground Scots pine phytomass (d) on the tree mensuration parameters in 60–70-year-old stands of the Murmansk region.

X-axis – height (H) multiplied by the square of diameter (D^2) of the model trees; y-axis – phytomass, absolute dry weight, kg.

Согласно полученным данным, в исследованных сообществах на древесину ствола приходится 58–67% от общей надземной фитомассы (табл. 3). Фитомасса ветвей – один из важнейших компонентов – занимает второе место после стволовой древесины. Живые неохвоенные ветви в средневозрастных сообществах сосны обыкновенной составляют 15.4–17.3% от общей надземной фитомассы, а доля охвоенных побегов вместе с хвоей достигает 21–24%. Наибольшая доля ветвей отмечена у сосны обыкновенной в древостоях с

пониженной полнотой. Фитомасса сухих ветвей в исследованных древостоях варьирует в пределах 1.4–3.6% от фитомассы надземной части.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные обследования сосновых лесов на территории Мурманской обл. показали, что формирующиеся на вырубках и гарях древостой по многим показателям заметно отличаются от древостоев-эталонов. Неодинаковая густота и воз-

растная структура древостоев обуславливают существенные различия в ходе роста. Самым медленным ростом в высоту в возрасте 25–40 лет отличаются древостои, формирующиеся из подроста предварительных генераций. Сравнительно медленным ростом в высоту характеризуются разреженные сосняки, более быстрым – умеренно густые.

В средневозрастных сосняках лишайниково-зеленомошных выявлена тенденция постепенного увеличения ежегодного линейного прироста в высоту сосны до 55–65-летнего возраста. В дальнейшем прирост в высоту сосны обыкновенной в Мурманской обл. перестает увеличиваться. Радиальный прирост сосны обыкновенной имеет максимальные значения в первые 10–15 лет после рубок и пожаров, затем наблюдается его постепенный спад. Эта тенденция характерна для подавляющего большинства лесных насаждений. Наблюдаются заметные различия в характере динамики радиального прироста и прироста в высоту. Интенсивность прироста по диаметру сосны обыкновенной в средневозрастных лесах последовательно снижается, в то время как интенсивность прироста в высоту до 55–65 лет продолжает увеличиваться.

Для исследованных сообществ характерна тесная линейная связь таксационных показателей деревьев с их фитомассой. Максимальная теснота связи с таксационными показателями выявлена для массы ствола, минимальная – для массы сухих ветвей. Оценка запасов и фракционного распределения общей надземной фитомассы сосны обыкновенной в изученных средневозрастных сосновых лесах показала, что на древесину стволов приходится 58–67%. Живые неохвоенные ветви составляют 15.4–17.3%, доля охвоенных побегов вместе с хвоей достигает 21–24%. Наибольшая масса ветвей отмечена у сосны обыкновенной в древостоях с пониженной полнотой. Фитомасса сухих ветвей варьирует в пределах 1.4–3.6% от фитомассы надземной части.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Максимов В.А. 1967. Строение и ход роста насаждений сосны лапландской в Мурманской области. – Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М. С. 79–86. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/voprostae/text.pdf>
2. Правдин Л.Ф. 1964. Сосна обыкновенная. М. 189 с.
3. Цветков В.Ф., Семенов Б.А. 1985. Сосняки Крайнего Севера. М. 116 с.
4. Цветков В.Ф. 2002. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск. 379 с. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/sosn/text.pdf>
5. Цветков В.Ф., Семенов Б.А. 2012. Современные проблемы притундровых лесов. – Материалы Всероссийской конференции с международным участием “Современные проблемы притундровых лесов”, 4–9 сентября 2012 г. Архангельск. С. 5–14. <https://narfu.ru/university/library/books/0685.pdf>
6. Никонов В.В., Переверзев В.Н. Почвообразование в Кольской Субарктике. Л. 1989. 168 с.
7. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с. https://www.rfbr.ru/rffi/gu/books/o_28031#7
8. Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.
9. Fritts H.C. 1976. Tree rings and climate. London, New York, San Francisco. 582 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-268450-0.X5001-0>
10. Юкнис Р.А. 1990. Рост и продуктивность одновозрастных сосняков в условиях загрязненной природной среды. Автореферат дисс.... д-ра биол. наук. Красноярск. 40 с.
11. Усольцев В.А. 2010. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург. 573 с. https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/2606/1/Usoltsev_Fitomassa.pdf
12. Ильина Н.А., Рождественский С.Г., Уткин А.И., Гульбе Я.И., Каплина Н.Ф., Арутюнян С.Г. 1986. Сравнение разных функций, используемых при аппроксимации эмпирических данных модельных деревьев. – Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М. С. 14–18.
13. Моисеев В.С. 1971. Таксация молодняков. Л. 343 с.
14. Луганский Н.А. 1974. Научное обоснование способов возобновления и формирования молодняков на вырубках в сосновых лесах Урала: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Алма-Ата. 56 с.
15. Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С. 1978. Фитомасса и особенности ее продуцирования деревьями разного ценологического положения. – Продуктивность сосновых лесов. М. С. 69–89.

16. Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. 2012. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения. Исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург. 366 с. https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/458/5/Usolcev_Vorobeychik.pdf
17. Цветков В.Ф. 1989. Формирование сосняков Кольского полуострова в связи со сплошными рубками. — В сб.: Динамическая типология лесов. Сб. научн. трудов. М. С. 119–143.
18. Листов А.А. 1986. Боры-беломошники. М. 191 с.
19. Барабин А.И. 2012. Прогнозирование урожая семян хвойных на Европейском Севере. — Современные проблемы притундровых лесов. Материалы Всероссийской конференции с междунар. Участием, 4–9 сентября 2012 г., Архангельск. Сев (Арк.) федер. ун-т им. М.В. Ломоносова. С. 313–317. <https://narfu.ru/university/library/books/0685.pdf>
20. Зябченко С.С. Иванчиков А.А. 1978. Зональные особенности формирования сосняков черничных Карелии и Кольского полуострова и динамика структуры растительной массы в них. — Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск. С. 30–75.
21. Ярмишко В.Т., Цветков В.Ф. 1987. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова. — Бот. журнал. 2(4): 496–505.
22. Ярмишко В.Т., Лумме И., Ярмишко М.А. 2007. Реакция тонких корней *Pinus sylvestris* L. на изменение среды их обитания на Карельском перешейке и юго-восточной Финляндии. — В сб: Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: Материалы XI Перфильевских научных чтений. Архангельск. С. 93–98.
23. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. 2009. СПб. 276 с.
24. Ярмишко В.Т. 1997. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбГУ. 210 с.
25. Максимов В.А. 1963. Составление эскизов таблиц хода роста сосновых насаждений Мурманской области. — Сборник статей по обмену произв.-техн. опытом по лесн. хозяйству и лесоустройству. Л. С. 53–91.
26. Казимиров Н.И., Кабанов В.В., Преснухин Ю.В. 1978. Ход роста сосновых насаждений северной Карелии. — Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск. С. 102–107.
27. Yarmishko V.T. 2015. Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in varied environment influenced by air pollution in the European North of Russia. — Forestry Ideas. 21(2): 375–383. https://forestry-ideas.info/issues/issues_Download.php?download=260
28. Ярмишко В.Т., Игнатьева О.В. 2019. Многолетний импактный мониторинг состояния сосновых лесов в центральной части Кольского полуострова. — Известия РАН. Серия биологическая. 6: 658–668. <https://doi.org/10.1134/S0002332919060134>
29. Биологическая продуктивность лесов Поволжья. 1982. М. 282 с.
30. Лянгузова И.В., Ярмишко В.Т. 1990. Использование некоторых корреляционных уравнений для выражения связи таксационных показателей с продуктивностью древостоя в фоновых условиях и при атмосферном загрязнении. — Всесоюзн. совещание “Проблемы лесоведения и лесной экологии”. Тез. докладов. Минск. С. 76–77.

Growth Rate and Phytomass Structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in the Middle-Aged Scots Pine Forests of the Murmansk Region

V. T. Yarmishko^{a, *}, O. V. Ignatieva^b

^aKomarov Botanic Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

^bSaint-Petersburg State Forest Engineering University named after S.M. Kirov, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: vasilijarmishko@yandex.ru

Abstract—Height and radial growth and aboveground phytomass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in 60–80-year-old lichen and lichen-green moss forests in the Murmansk region were studied. The investigated stands originate from clearcuttings and stand-replacing fires. In the research areas, the trees of Scots pine were characterized by increased annual height increment at the age from 35 to 55–65 years, followed by its stabilization in older trees and decreased annual radial increment over the whole studied age interval. The phytomass of Scots pine trunks was 58–67%, live branches – 15.4–17.3%, foliated shoots with needles – 21–24% and dry branches – 1.4–3.6% of the total aboveground phytomass. A close linear relationship of the tree trunk size parameters and aboveground phytomass has been established.

Keywords: Scots pine, height growth, growth in diameter, pine forest, phytomass, felling and burning, Murmansk region

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment research theme AAAA18-118032890141-4 “Collections of living plants of the Peter the Great Botanical garden of V.L. Komarov Botanical Institute RAS (history, current state and perspectives)”.

REFERENCES

1. *Maksimov V.A.* 1967. [The structure and growth of *Pinus sylvestris lapponica* plantations in the Murmansk region]. – In: [Problems of the management of boreal forests in the European North]. Moscow. P. 79–86. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/voprostae/text.pdf> (In Russian)
2. *Pravdin L.F.* 1964. [Scots pine]. Moscow. 189 p. (In Russian)
3. *Tsvetkov V.F., Semenov B.A.* 1985. [Pine forests of the Far North]. Moscow. 116 p. (In Russian)
4. *Tsvetkov V.F.* 2002. [Pine forests of the Kola forest-growing region and their management]. Arhangelsk. 380 p. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/sosn/text.pdf> (In Russian)
5. *Tsvetkov V.F., Semenov B.A.* 2012. [Modern problems of tundra forests]. – In: [Proceedings of the All-Russian conference with international participation “Modern problems of tundra forests” September 4–9, 2012, Archangelsk]. Arhangelsk. P. 5–14 <https://narfu.ru/university/library/books/0685.pdf> (In Russian)
6. *Nikonov V.V., Pereverzev V.N.* 1989. [Soil formation in the Kola Subarctic Region]. Leningrad. 168 p. (In Russian)
7. *Shishov L.L., Tonkonogova V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I.* 2004. [Classification and diagnostics of Russian soils]. Smolensk. 342 p. https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_28031#7 (In Russian)
8. [Methods for studying forest communities]. 2002. Saint Petersburg. 240 p. (In Russian)
9. *Fritts H.C.* 1976. Tree rings and climate. London, New York, San Francisco. 582 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-268450-0.X5001-0>
10. *Juknis R.A.* 1990. [Growth and productivity of pine forests of the same age in a polluted environment: Abstr. ... Diss. Doct. (Biology) Sci.]. Krasnoyarsk. 40 p. (In Russian)
11. *Usoltsev V.A.* 2010. Urasian forest biomass and primary production data. Yekaterinburg. 573 p. https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/2606/1/Usoltsev_Fitomassa.pdf (In Russian)
12. *Ilyina N.A., Rozhdestvenskij S.G., Utkin A.I., Gul'be. Ja.I. Kaplina N.F., Arutjunjan S.G.* 1986. [Comparison of different functions used to approximate the empirical data of model trees]. – In: [Vertical and fractional forest phytomass distribution]. Moscow. P. 14–18. (In Russian)
13. *Moiseev V.S.* 1971. [Mensuration of the young forest growth]. Leningrad. 343 p. (In Russian)
14. *Luganskij N.A.* 1974. [Scientific substantiation of the methods of renewal and formation of young stands on fellings in the pine forests of the Urals: Abstr. ... Diss. Doct. (Biology) Sci.] Alma-Ata, 56 p.
15. *Buzykin A.I., Pshenichnikova L.S.* 1978. [Phytomass and features of its production in trees of different coenotic positions]. – In: [Capability of pine forests]. Moscow. P. 69–89. (In Russian)
16. *Usoltsev V.A., Vorobejchik E.L., Bergman I.E.* 2012. Biological productivity of Ural forests under conditions of air pollutions: an investigation of a system of regularities. Ekaterinburg. 366 p. https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/458/5/Usolcev_Vorobeychik.pdf (In Russian)
17. *Tsvetkov V.F.* 1989. [Formation of pine forests on the Kola Peninsula due to continuous logging]. – In: [Dynamic typology of the forest]. Moscow. P. 119–143. (In Russian)
18. *Listov A.A.* 1986. [Reindeer lichen pine forests]. Moscow. 191 p. (In Russian)
19. *Barabin A.I.* 2012. [Forecasting yields of the seeds of conifers in the European North]. – In: [Proceedings of the All-Russian conference with international participation “Modern problems of tundra forests” September 4–9, 2012, Archangelsk]. Arhangelsk. P. 313–317. <https://narfu.ru/university/library/books/0685.pdf> (In Russian)
20. *Zyabchenko S.S., Ivanchikov A.A.* 1978. [Zonal features of the formation of blueberry pine forests in Karelia and on the Kola Peninsula and dynamics of their vegetation structure]. – In: [Forming and productivity of the pine forests of the Karelin ASSR and Murmansk region]. Petrozavodsk. P. 30–75. (In Russian)
21. *Yarmishko V.T., Tsvetkov V.F.* 1987. [Structure, stocks and distribution of plant root systems in soil in the young pine tree communities of the Kola Peninsula]. – Bot. zhurnal. 2(4): 496–505. (In Russian)
22. *Yarmishko V.T., Lumme I., Yarmishko M.A.* 2007. [Response of *Pinus sylvestris* L. tender roots to changes in their habitat on the Karelian Isthmus and in South-Eastern Finland]. – In: [Biodiversity, conservation and sustainable use of plant resources]. Arkhangelsk. P. 93–98. (In Russian)
23. [Dynamics of forest communities in Northwest Russia]. 2009. Saint Petersburg. 276 p. (In Russian)
24. *Yarmishko V.T.* 1997. [Scots pine and atmospheric pollution in the European North]. Saint Petersburg. 210 p. (In Russian)
25. *Maksimov V.A.* 1963. [Sketching tables of the growth rate of pine plantations in the Murmansk region]. – In: [Collection of articles on the production and exchange of technical expertise in forestry and forest management]. Leningrad. P. 79–86. (In Russian)

26. *Kazimirov N.I., Kabanov V.V., Presnuhin Ju.V.* 1978. [Growth patterns of pine plantations in North Karelia]. – In: [Forming and productivity of the pine forests of the Kareliina ASSR and Murmansk region]. Petrozavodsk. P. 102–107. (In Russian)
27. *Yarmishko V.T.* 2015. Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in varied environment influenced by air pollution in the European North of Russia. – *Forestry Ideas*. 21(2): 375–383.
https://forestry-ideas.info/issues/issues_Download.php?download=260
28. *Yarmishko V.T., Ignatyeva O.V.* 2019. Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula. – *Biology Bulletin*. 46(6): 636–645.
<https://doi.org/10.1134/S106235901906013X>
29. [Biological productivity of the Volga region forests]. 1982. Moscow. 282 p. (In Russian)
30. *Ljanguzova I.V., Yarmishko V.T.* 1990. [Application of some correlation equations to express the relationship between taxation indicators and forest stand productivity in the background conditions and under atmospheric pollution]. – [Problems of forestry and forest ecology: Abstracts of the All-Union conference]. Minsk. P. 76–77. (In Russian)

ИНТРОДУКЦИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

АГРЕССИВНЫЕ ВИДЫ В КОЛЛЕКЦИИ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА г. АЛМАТЫ (РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН)

© 2020 г. Л. М. Грудзинская¹*, Г. М. Кудабаяева¹, Л. А. Димеева¹

¹Институт ботаники и фитоинтродукции МЭГПР РК, Алматы, Республика Казахстан

*e-mail: kazwelsh@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2020 г.

После доработки 15.05.2020 г.

Принята к публикации 03.06.2020 г.

Проанализирована степень агрессивности коллекционных лекарственных растений в ботаническом саду г. Алматы. За время существования коллекционного участка испытано 1115 таксонов растений мировой флоры (1078 видов из 410 родов и 94 семейств и 37 форм и сортов). Выявлено, что успешно адаптированы, размножаются и продуцируют полноценные семена 644 вида (59.7%). Среди этих видов выделены: 1) неактивные виды растений, популяции которых поддерживаются искусственно – 434 вида; 2) самовозобновляющиеся, но не расселяющиеся виды (потенциально агрессивные) – 162 вида; 3) агрессивные – 35 видов; 4) высокоагрессивные – 13 видов. Параллельно с проникновением ряда лекарственных видов с коллекционного участка на территорию ботанического сада, происходит и более активный обратный процесс – экспансия агрессивных видов внутрь коллекционного участка лекарственных растений. Выявлено наличие 35 агрессивных травянистых и древесно-кустарниковых видов, постоянно проникающих на коллекционный участок. Большинство из них составляют аборигенные травянистые виды, инорайонных обнаружено 7 видов.

Ключевые слова: лекарственные растения, агрессивные виды, интродукция

DOI: 10.31857/S0033994620040044

Одной из важнейших проблем фундаментальной и прикладной ботаники в последнее время стало “наводнение” региональных флор новыми чужеродными видами, а также инвазии отдельных видов в природные сообщества [1]. Значение этой проблемы отражено в целом ряде документов ООН, стран СНГ, Бернской конвенции и в Глобальной стратегии сохранения растений [2–5].

Современные глобальные процессы нередко являются источником проблем, решать которые призвана биология. Инвазии видов понимаются в настоящее время как угроза биоразнообразию. Общеизвестно, что большинство экзотических видов в новые места были занесены человеком. Преднамеренная интродукция чужеродных видов, имеющая своей целью решение производственных или экономических проблем, во многих случаях наносит серьезный вред местному биологическому разнообразию и должна контролироваться путем всестороннего изучения возможного влияния на окружающую среду и местную биоту [6]. Особенно актуальны эти вопросы в ботанических садах, поскольку они, во-первых, во многих странах являются особо охраняемыми природными территориями, а во-вторых, как держатели кол-

лекций мировой флоры, сами служат источником появления новых инвазий [7, 8].

Для коллекции лекарственных растений, существующей обособленно внутри искусственно созданной экосистемы (ботанического сада), термин “инвазионный” обозначает чужеродные виды, интродуцированные на коллекционном участке для научных целей, где они успешно приживаются, размножаются и распространяются за пределы своих делянок и ботанического сада. Инвазии подразумевают не только факт внедрения в естественные сообщества чужеродных видов, но и их агрессивность [9–11]. Совокупность видов, определяемых как “инвазионные”, включает в себя адвентивные виды [1], то есть не свойственные местной флоре региона, занос которых на данную территорию является результатом прямой или косвенной деятельности человека. В широком смысле – это виды, непреднамеренно занесенные человеком, либо появившиеся в результате интродукции [1, 11]. Для более детального анализа, кроме адвентивных лекарственных растений, привлеченных на коллекционный участок из удаленных регионов мира, мы оценили степень агрессивности видов лекарственных растений природной

флоры Юго-Восточного Казахстана (аборигенов), многие из которых имеют широкий ареал, охватывающий не только территорию Казахстана, но и сопредельных государств.

Ботанический сад г. Алматы закладывался в начале 30-х гг. прошлого столетия на обширной подгорной равнине, вплотную примыкающей к низкогорьям (“прилавкам”) Заилийского Алатау, большую часть которой изначально занимали яблоневые сады. Травяной покров в садах слагался в основном элементами исходной естественной флоры, которые по мере формирования коллекционных участков переходили в разряд сорной растительности.

Рассматривая сложившуюся на протяжении многих лет коллекцию лекарственных растений как подвижное культивируемое сообщество, мы поставили своей целью проанализировать степень агрессивности испытанных видов, т.е. возможности их проникновения в окружающую среду, которую представляет собой более обширная, но тоже искусственная система “ботанический сад”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили лекарственные растения, изучавшиеся в ботаническом саду г. Алматы с момента его формирования. На постоянном месте, вплоть до настоящего времени, коллекция лекарственных растений существует с начала 50-х годов прошлого столетия. Общий список видов растений, проходивших испытание в коллекции, составлен на основе сохранившейся рабочей документации, отражавшей процесс и конечный результат адаптации вида (посевные и фенологические журналы). К настоящему времени в условиях коллекции испытано 1115 таксонов лекарственных растений мировой флоры, включающих 1078 видов, 14 форм, 23 сорта. Последующий анализ дается только по 1078 видам, относящимся к 410 родам, 94 семействам [12].

Оценка интродукционных особенностей и жизненного состояния видов в коллекции проводилась по разработанному ранее индексу успешности интродукции вида (ИУИ), изменяющемуся от 1 до 6 [13]:

- 1 – растение выпадает в течение первого вегетационного сезона;
- 2 – растет, иногда цветет, но не дает полноценных семян;
- 3 – плодоносит при создании специфических условий;
- 4 – плодоносит в открытом грунте, но не регулярно;
- 5 – успешно растет и плодоносит;
- 6 – натурализовавшийся вид.

При определении статуса оцениваемого вида использована несколько модернизированная, применительно к местным особенностям, градация, приведенная в работе С.Р. Майорова и Ю.К. Виноградовой [14], которая обозначена в приведенных таблицах индексом “а” или “g” с плюсом, соответствующим степени агрессивности:

- а+ потенциально агрессивный вид: самовозобновляется, но не выходит далеко за пределы делянки;
- а++ агрессивный вид: активно сорничает на участке и спорадически выходит за его пределы;
- ggg высокоагрессивный вид (индексация дана в соответствии с общепринятой международной классификацией): формирует самостоятельные массивы разной величины, угрожает экологической безопасности.

Систематика семейств дана в соответствии с системой APG IV (Angiosperm Phylogeny Group) [15, 16]. Для определения родовой и видовой принадлежности использованы Интернет ресурсы Плантариум [17] и The Plant List [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние наблюдения за поведением лекарственных растений в условиях мелкоделяночного культивирования позволили дать предварительную оценку степени агрессивности испытанных видов в коллекции лекарственных растений.

Из всего массива лекарственных растений, проходивших испытания на коллекционном участке (1078 видов), размножаются и дают полноценные семена 644 вида (59.7%). Остальные 434 испытывавшихся вида (40.3%) не дали положительных интродукционных результатов, их ИУИ соответствовал “1–2”.

Адаптировавшуюся в наших условиях группу из 644 видов составляют растения, имеющие ИУИ от 3 до 6-и. Небольшую группу лекарственных растений удалось интродуцировать и получать полноценные семена, подбирая для них специфические условия (почва, водообеспеченность, температурный режим, освещенность и т.п.) или выращивая их как однолетнюю культуру, ИУИ этих видов соответствует “3”. Это такие виды, как *Aerva lanata* (L.) Juss., виды рода *Cassia*, *Catharanthus roseus* (L.) G. Don., виды рода *Cynara*, *Cyperus esculentus* L., виды рода *Luffa*, *Micromeria fruticosa* (L.) Druce, *Momordica charantia* L., *Orthosiphon stamineus* Benth., *Ricinus communis* L., *Satureja thymbra* L., *Sesamum indicum* L., *Trichosanthes cucumerina* L., виды рода *Vigna* и некоторые другие – всего 22 вида. Естественно, что распространения этих видов за пределы экспериментальных площадок не происходит, даже в случае обильного семенного или вегетативного возобновления.

Теоретически, угрозу окружающей среде могут нанести культивируемые на участке виды лекарственных растений, ИУИ которых соответствует “4” (плодоносит в открытом грунте, но не регулярно и не обильно, быстро выпадает), таких в коллекции насчитывается 119 видов: *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Aster alpinus* L., *Ferula iliensis* Krasn., *Lavandula latifolia* (L.) Vill., *Psoralea bituminosa* L., *Pyrethrum kelleri* (Kryl. et Plotn.) Krasch., *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, *Satureja cretica* (L.) Briq., *Scopolia caucasica* Kolesn. et Kreyer, *Thymus karatavicus* A. Dmitr. и др.

Реальную угрозу окружающей среде могут представлять интродуцированные в коллекции растения с ИУИ “5” (успешно растет и регулярно обильно плодоносит) – 469 видов и “6” (натурализованный, активно сорничающий вид) – 34 вида. В сумме они составляют около половины (503 вида – 46.7%) всех испытывавшихся видов коллекции лекарственных растений. В то же время, многолетние наблюдения на коллекционном участке показывают существенную неоднородность этой группы растений по активности самозобновления.

В соответствии с вышеуказанными градациями агрессивности, в этой группе (503 вида) можно выделить неактивные, популяции которых в наших условиях поддерживаются искусственно – 293 вида; потенциально агрессивные – 162 вида; агрессивные – 35 видов; высокоагрессивные – 13 видов. Таким образом, общее число неактивных видов среди всей группы успешных интродуцентов достигает 434, что свидетельствует о том, что более 2/3 видов интродуцированных лекарственных растений не расселяются за пределы коллекционного участка и не представляют особой угрозы для окружающей растительности.

Потенциально агрессивные виды (индекс “a+”), размножаясь семенным или вегетативным путем, далеко не “уходят” за пределы своих делянок или спорадически встречаются по окраинам участка. Сравнительный анализ адаптационных особенностей и устойчивости видов в коллекции показал, что все потенциально агрессивные виды имеют ИУИ, соответствующий оценке “5” – успешно растет и стабильно плодоносит [13]. Однако, за последние 30 лет заметного проникновения этих видов за пределы коллекционного участка лекарственных растений не наблюдалось.

Потенциально агрессивные виды (162 вида) распределены по 46 семействам. Среди относительно крупных семейств выделяются Lamiaceae (27 видов), Asteraceae (26 видов) и Apiaceae (14 видов). Средненасыщенные семейства: Rosaceae (9 видов), Ranunculaceae (7 видов), Amaryllidaceae, Malvaceae и Papaveraceae (по 6 видов), Boraginaceae (5 видов). Малочисленных семейств (по 2–4 вида) – 11, одновидовых семейств – 26.

При анализе исходной региональной принадлежности группы потенциально агрессивных видов коллекции выявлено примерно равное количество аборигенных (85 видов: *Achillea millefolium* L., *Agrimonia asiatica* Juz., *Anchusa officinalis* L., *Arctium tomentosum* L., *Artemisia absinthium* L., *Artemisia austriaca* Jacq., *Eryngium planum* L., *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love, *Geranium collinum* Steph., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Hypericum perforatum* L., *Plantago major* L., *Verbascum thapsus* L. и ряд др.) и адвентивных видов (77 видов: *Allium urzinum* L., *Alnus incana* L., *Ammi majus* L., *Anthemis arvensis* L., *Belamcanda chinensis* DC. (L.) Leman, *Clinopodium chinense* (Benth.) Kuntze, *Datisca cannabina* L., *Echinacea purpurea* (L.) Moench., *Galeopsis pubescens* Besser, *Helleborus foetidus* L., *Isatis tinctoria* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Melissa officinalis* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Ruta graveolens* L., *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd., *Silybum marianum* (L.) Gaerthn., *Telekia speciosa* (Schreber) Baumg. и др.). В составе группы преобладают травянистые растения (147 видов), среди которых доля однолетников составляет 15.6% (23 вида), двулетников – 11.6% (17 видов), многолетников – 70.7% (104 вида), травянистых лиан – 2.1% (3 вида). Травянистые растения с коротким жизненным циклом более, чем в 10 раз превышают число древесно-кустарниковых форм (13 видов и 2 вида древесных лиан).

Агрессивных инвазионных видов лекарственных растений, распространение которых приходится ограничивать механическим путем (индекс “a++”), выявлено 35, ИУИ соответствует оценке “5” (успешно растет и регулярно плодоносит) и “6” (активно сорничающий вид) (табл. 1). В этой группе преобладают виды природной флоры Юго-Восточного Казахстана (23 вида), интродуцированных инорайонных видов – 12. В систематическом отношении виды этой группы принадлежат к 18 семействам: Fabaceae – 8 видов, Apiaceae – 5 видов, Asteraceae и Poaceae – по 3 вида, Amaranthaceae, Ranunculaceae и Brassicaceae – по 2 вида; остальные семейства представлены только одним видом.

Высокоагрессивных видов (индекс “ggg” по международной классификации), активно сорничающих на коллекционном участке и за его пределами, найдено 13 (табл. 2). Их появление в коллекции обусловлено “дичанием” ранее культивировавшихся на территории ботанического сада видов [22]. Среди них только один аборигенный вид *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande; большинство составляют инорайонные виды растений. В этой группе представлены 8 семейств: Asteraceae (4 вида), Arocynaceae, Aristolochiaceae, Brassicaceae, Crassulaceae, Fabaceae (по 2 вида), Rosaceae и Caprifoliaceae (по 1 виду).

Следовательно, проведенный анализ интродуцентов показал, что только 210 видов характери-

Таблица 1. Список агрессивных видов (a++) на коллекционном участке лекарственных растений
Table 1. List of aggressive species (a++) of the Medicinal plants garden

N	Вид Species	Семейство Family	Происхождение вида Origin of species	Жизненная форма Life form	ИУИ Introduction success index	Год привлечения Year of appearance
1.	<i>Aegopodium podagraria</i>	Ариáceе	Абориген Aborigine	Травянистый многолетник Perennial herb	5	1988
2.	<i>Agropyron cristatum</i>	Роáceе	»	»	6	1951*
3.	<i>Amaranthus cruentus</i>	Amaranthaceae	»	Однолетник Annual	6	1951*
4.	<i>Amaranthus retroflexus</i>	»	»	»	6	2002
5.	<i>Apium graveolens</i>	Ариáceе	»	Двулетник Biennial	5	1951*
6.	<i>Aralia elata</i>	Araliaceae	Адвент Alien	Куст Shrub	5	1992
7.	<i>Artemisia vulgaris</i>	Asteraceae	Абориген Aborigine	Травянистый многолетник Perennial herb	5	1948*
8.	<i>Asarum europaeum</i>	Aristolochiaceae	Адвент Alien	»	5	1993
9.	<i>Astragalus falcatus</i>	Fabaceae	»	»	6	1948*
10.	<i>Bromus inermis</i>	Роáceе	Абориген Aborigine	»	6	1948*
11.	<i>Caltha palustris</i>	Ranunculaceae	Адвент Alien	»	5	2017
12.	<i>Cannabis sativa</i>	Cannabaceae	Абориген Aborigine	Однолетник Annual	6	1945*
13.	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Brassicaceae	»	»	6	1964
14.	<i>Chaerophyllum aromaticum</i>	Ариáceе	Адвент Alien	Травянистый многолетник Perennial herb	6	2001
15.	<i>Cichorium intybus</i>	Asteraceae	Абориген Aborigine	»	5	1945*
16.	<i>Dactylis glomerata</i>	Роáceе	»	»	6	1951*
17.	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	Brassicaceae	»	Однолетник Annual	6	1989
18.	<i>Eupatorium cannabinum</i>	Asteraceae	Адвент Alien	Травянистый многолетник Perennial herb	6	1985
19.	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	Oleaceae	»	Дерево Tree	6	1951*
20.	<i>Galium album</i>	Rubiaceae	»	Травянистый многолетник Perennial herb	5	1985
21.	<i>Genista tinctoria</i>	Fabaceae	Адвент Alien	Куст Shrub	6	1985
22.	<i>Hyoscyamus niger</i>	Solanaceae	»	Двулетник Biennial	5	1945*
23.	<i>Melilotus albus</i>	Fabaceae	Абориген Aborigine	»	6	1951*
24.	<i>Melilotus officinalis</i>	»	»	»	5	1951*
25.	<i>Oxalis corniculata</i>	Oxalidaceae	Адвент Alien	»	5	1945*
26.	<i>Pimpinella saxifraga</i>	Ариáceе	Абориген Aborigine	Травянистый многолетник Perennial herb	6	1965
27.	<i>Plantago lanceolata</i>	Plantaginaceae	»	»	6	1995
28.	<i>Polygonum aviculare</i>	Polygonaceae	Абориген Aborigine	»	6	1948*
29.	<i>Ranunculus acris</i>	Ranunculaceae	»	»	6	1951*

Таблица 1. Окончание

N	Вид Species	Семейство Family	Происхождение вида Origin of species	Жизненная форма Life form	ИУИ Introduction success index	Год привлечения Year of appearance
30.	<i>Rubus caesius</i>	Rosaceae	»	Куст Shrub	6	1985
31.	<i>Trachyspermum ammi</i>	Apiaceae	Адвент Alien	Однолетник Annual	6	1965
32.	<i>Trifolium pratense</i>	Fabaceae	Абориген Aborigine	травянистый многолетник perennial herb	5	2002
33.	<i>Trifolium repens</i>	»	»	»	6	1948*
34.	<i>Urtica dioica</i>	Urticaceae	»	»	6	1948*
35.	<i>Vicia cracca</i>	Fabaceae	»	»	5	1960

Примечание: * – вид приводится в списках интродуцированных растений ГБС АН КазССР [19–21].

Note: * – the species is listed in the Lists of plants introduced to the Main Botanical Garden of AS KazSSR [19–21].

Таблица 2. Список высокоагрессивных видов (ggg) на коллекционном участке лекарственных растений

Table 2. List of highly aggressive species (ggg) of the Medicinal plants garden

N п/п	Вид Species	Семейство Family	Происхождение вида Origin of species	Жизненная форма Life form	ИУИ Introduction success index	Год привлечения Year of appearance
1.	<i>Alliaria petiolata</i>	Brassicaceae	Абориген Aborigine	Двулетник Biennial	6	1988
2.	<i>Aristolochia clematitis</i>	Aristolochiaceae	Адвент Alien	Травянистый многолетник Perennial herb	6	1968
3.	<i>Asclepias syriaca</i>	Апосинцевые Apocynaceae	»	Однолетник Annual	6	1945*
4.	<i>Matricaria chamomilla</i>	Asteraceae	»	»	6	1945*
5.	<i>Galega officinalis</i>	Fabaceae	»	Травянистый многолетник Perennial herb	6	1951*
6.	<i>Helianthus tuberosus</i>	Asteraceae	»	»	5	1989
7.	<i>Lotus corniculatus</i>	Fabaceae	»	»	6	1951*
8.	<i>Sanquisorba minor</i>	Rosaceae	»	»	6	1985
9.	<i>Sedum acre</i> f. <i>alba</i>	Crassulaceae	»	»	6	1985
10.	<i>Solidago canadensis</i>	Asteraceae	»	»	6	1951*
11.	<i>Valeriana officinalis</i>	Caprifoliaceae	»	»	6	1945*
12.	<i>Vinca minor</i>	Апосинцевые Apocynaceae	»	»	6	1960
13.	<i>Xanthium spinosum</i>	Asteraceae	»	Однолетник Annual	5	1962

Примечание: * – вид приводится в списках интродуцированных растений ГБС АН КазССР [19–21].

Note: * – the species is listed in the Lists of plants introduced to the Main Botanical Garden of AS KazSSR [19–21].

зается той или иной степенью агрессивности, что составляет около 20% всего списка видов (1078), испытанных на коллекционном участке лекарственных растений в разные годы его существования, и увеличивается до 32.7%, при учете только адаптировавшейся к нашим условиям группы из 644 видов (дающих полноценные семена). Процентное соотношение количества видов между группами интродуцентов с разной степенью агрес-

сивности выглядит следующим образом: 77 (a+) : 17 (a++) : 6 (ggg).

Следует еще раз отметить, что степень агрессивности вида напрямую связана с величиной индекса успешности интродукции. Если у потенциально агрессивных видов величина ИУИ равна “5”, а у агрессивных – “5–6”, то у высокоагрессивных – исключительно “6”.

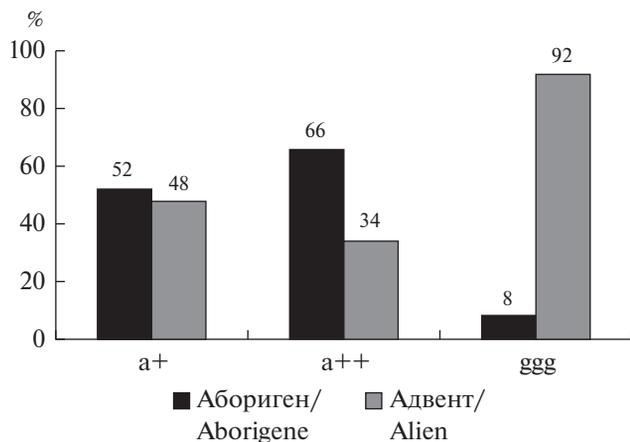


Рис. 1. Доля участия видов различного происхождения в формировании групп, отличающихся по степени агрессивности (%): a+ – потенциально агрессивные; a++ – агрессивные; ggg – высокоагрессивные.
Fig. 1. Share of the species of different origin in the groups with varied degree of aggressiveness (%): a+ – potentially aggressive; a++ – aggressive; ggg – highly aggressive.

С повышением степени агрессивности уменьшается число аборигенных видов: с 85 в составе группы потенциально агрессивных видов (52.7% от общего числа) до 1 (7.7% от общего числа) – в составе группы высокоагрессивных (рис. 1). В целом, в сложении потенциально агрессивной и агрессивной групп коллекции лекарственных растений наиболее существенна доля участия казахстанских видов. В группе высокоагрессивных видов участие казахстанских видов минимально.

Долевое участие инорайонных видов в сложении групп, различающихся по степени агрессивности, в целом имеет определенную аналогию с распределением аборигенных казахстанских видов: наибольшее их количество представлено в категории потенциально агрессивных, однако число агрессивных и высокоагрессивных видов значительно меньше.

С увеличением степени агрессивности видов отмечается снижение до минимальных значений насыщенности ими семейств и родов. Если число потенциально агрессивных видов Asteraceae равно 25, то число высокоагрессивных видов этого семейства составляет лишь 4 (по 1 виду в 4 родах). В остальных семействах к категории высокоагрессивных относятся 1–2 вида, принадлежащие к 1–2 родам.

Разнообразие жизненных форм в коллекции лекарственных растений уменьшается с повышением степени агрессивности, однако во всех категориях преобладают травянистые многолетники.

Параллельно с описанными выше процессами проникновения ряда лекарственных видов с коллекционного участка на территорию ботаниче-

ского сада, происходит и обратный процесс – экспансия агрессивных видов внутрь системы “участок лекарственных растений”. Кроме коллекционных видов лекарственных растений, испытанных на участке в разные годы, зафиксировано наличие целого ряда агрессивных травянистых и древесно-кустарниковых видов, никогда не выращивавшихся на данной территории, но постоянно проникающих на коллекционный участок (35 видов), несмотря на регулярно проводимый комплекс агротехнических мероприятий. Среди них выделяются травянистые виды флоры Казахстана с широкими ареалами (26 видов): *Artemisia annua* L., *Campanula rapunculoides* L., *Centaurea squarrosa* Willd., *Convolvulus arvensis* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Echium vulgare* L., *Lactuca scariola* L., *Onagra biennis* (L.) Scop., *Portulaca oleracea* L., *Sonchus arvensis* L., *Taraxacum officinale* F.N. Wigg., *Viola suavis* Bieb. и др.; и аборигенные древесные виды (2 вида): *Morus nigra* L., *Populus alba* L. Наиболее агрессивных инорайонных видов 7: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Asclepias cornuti* Desne., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Acer negundo* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Ulmus laevis* Pall., *Prunus spinosa* L.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За время существования коллекционного участка лекарственных растений испытано 1115 таксонов лекарственных растений, включающих 1078 видов, 14 форм, 23 сорта. Проанализированы адаптационные возможности и степень агрессивности 1078 видов мировой флоры. Из общего числа видов, испытывавшихся в разные годы на коллекционном участке, не прошли интродукционные испытания 434 (40.3%), размножаются и дают полноценные семена 644 вида (59.7%). Среди этой последней группы можно выделить:

- неактивные виды растений, популяции которых поддерживаются искусственно – 434 вида – 67.4%;
- самовозобновляющиеся, потенциально агрессивные виды (индекс “a+”) – 162 вида – 25.1%;
- агрессивные (индекс “a++”) – 35 видов – 5.4%;
- высокоагрессивные (индекс “ggg”) – 13 видов – 2.1%.

Параллельно с проникновением ряда лекарственных видов с коллекционного участка на территорию ботанического сада, происходит и более активный обратный процесс – экспансия агрессивных видов внутрь коллекционного участка лекарственных растений. Выявлено наличие 35 наиболее агрессивных травянистых и древесно-кустарниковых видов, постоянно проникающих на коллекционный участок. Среди них 28 аборигенных видов и 7 инорайонных.

Изучение степени агрессивности чужеродных лекарственных растений на коллекционном участке Главного ботанического сада г. Алматы подтвердило уже известные факты о том, что многие из высокоагрессивных видов, таких как *Matricaria chamomilla*, *Helianthus tuberosus*, *Lotus corniculatus*, *Xanthium spinosum*, *Solidago canadensis*, *Asclepias syriaca*, давно вышли за пределы “аптекарских огородов” и ботанических садов в природные местообитания и уже внесены во многие региональные Черные книги как инвазионные виды. Агрессивные виды растений, в том числе и

казахстанские, могут стать потенциально инвазионными для других стран.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнялась по Программе BR05236546 Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан “Реализация государственными ботаническими садами приоритетных для Казахстана научно-практических задач Глобальной стратегии сохранения растений как устойчивой системы поддержания биоразнообразия”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Виноградова Ю.К., Майоров С.П., Хорун Л.В.* 2010. Черная книга флоры Средней России (чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М. 494 с. https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_26721#1
2. *CBD.* 2010. Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity at its tenth meeting. <https://www.cbd.int/decisions/cop/?m=cop-10>
3. *Foxcroft L.C., Pyšek P., Richardson D.M., Genovesi P.* 2013. Plant Invasions in Protected Areas: Patterns, Problems and Challenges. Springer Netherlands. 661 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7750-7>
4. *Виноградова Ю.К.* при участии *V.H. Heywood* и *S. Sharrock.* 2015. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах стран СНГ. М. 68 с. <https://docplayer.ru/26544040-Kodeks-upravleniya-invazionnymi-chuzherodnymi-vidami-rasteniy-v-botanicheskikh-sadah-stran-sng.html>
5. *Global Strategy for Plant Conservation: 2011–2020.* 2012. Botanic Gardens Conservation International. 36 p. https://www.bgci.org/files/Plants2020/popular_guide/englishguide.pdf
6. *Неронов В.М., Луцкина А.А.* 2001. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия. — Успехи современной биологии. 121(1): 121–128. <http://www.sevin.ru/Invasive/publications/UspSovrBio.pdf>
7. *Ткаченко К.Г.* 2013. Ботанические коллекции — потенциальные источники возможных новых адвентивных и инвазивных видов. — Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2: 39–42. <https://elibrary.ru/item.asp?id=19132688&>
8. *Byrne M.J., Williams V.L., Wojtasik E.M.* 2017. The viability of propagules of alien plant species sold for traditional medicine in South Africa. — South African Journal of Botany. 109: 281–287. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.01.206>
9. *Гельтман Д.В.* 2006. Понятие “инвазионный вид” в применении к сосудистым растениям. — Бот. журн. 91(8): 1222–1232. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9241792>
10. *Ганнибал Б.К.* 2011. О понятиях “сорные”, “чужеродные” и “инвазивные” виды в геоботаническом контексте. — В сб.: Материалы I Междунар. научной конференции “Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции”. Санкт-Петербург. С. 64–67. http://vir.nw.ru/conf/c55_1.pdf
11. *Жук Е.А.* 2011. Дикие родичи культурных растений в составе сорных растений семейства *Poaceae* Barnhart на территории Мурманской области и Карелии. — В сб.: Материалы I Междунар. научной конференции “Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции”. Санкт-Петербург. С. 87–93. http://vir.nw.ru/conf/c55_1.pdf
12. *Грудзинская Л.М., Гемеджиева Н.Г., Арысбаева Р.Б., Рамазанова М., Садакменде Т.* 2017. Коллекция лекарственных растений в Главном ботаническом саду ИБФ МОН РК. — Вестник Совета ботанических садов Казахстана (Евразийский ботанический журнал). 5: 3–59.
13. *Грудзинская Л.М.* 2009. Интродукционный анализ растений семейства *Fabaceae* Lindl. — Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 15: 94–102.
14. *Майоров С.П., Виноградова Ю.К.* 2013. Натурализация растений в ботанических садах г. Москвы. — Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2: 12–16. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19132684>
15. *APG IV.* 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. — Botanical Journal of the Linnean Society. 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
16. *Гельтман Д.В.* 2019. Современные системы цветковых растений — Бот. журн. 104(4): 503–527. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040045>

17. *Плантариум*: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2020. <http://www.plantarium.ru>
18. *The Plant List*. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/>
19. *Путеводитель* по Алма-Атинскому ботаническому саду. 1945. Алма-Ата. 32 с.
20. *Путеводитель* по Государственному Республиканскому ботаническому саду АН КазССР. 1951. Алма-Ата. 96 с.
21. *Мазулевский А.А.* 1948. Некоторые итоги работы отдела флоры Казахстана. – В кн.: Труды Республиканского ботанического сада АН КазССР. Т. 1. Алма-Ата. 166–169.
22. *Виноградова Ю.К., Ткачева Е.В.* 2011. Сравнительный анализ видов семейства *Leguminosae* Juss. разного инвазионного статуса. – В сб.: Материалы I Междунар. научной конференции “Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции”. Санкт-Петербург. С. 51–64.

Aggressive Species in the Collection of Medicinal Plants of the Almaty Main Botanical Garden (Kazakhstan)

L. M. Grudzinskaya^{a, *}, G. M. Kudabayeva^a, L. A. Dimeyeva^a

^a*Institute of Botany and Phytointroduction, Ministry of Ecology, Geology and Natural Resources,
Almaty, Republic of Kazakhstan*

^{*}*e-mail: kazwelsh@mail.ru*

Abstract—The paper evaluates degree of aggressiveness of medicinal plants grown in the Almaty Main Botanical Garden. Throughout the existence of the Medicinal plants collection site, 1115 plant taxa from around the world were tested (1078 species belonging to 410 genera of 94 families and 37 forms and varieties). It was revealed that 644 species (59.7%) have successfully adapted and continue to reproduce by seeds (less often – vegetatively) and produce full seeds. Among these species, the four groups were distinguished: 1) inactive plant species whose populations are artificially maintained – 434 species, 2) self-renewing, but not spreading species (potentially aggressive) – 162 species, 3) aggressive – 35 species, 4) highly aggressive – 13 species. Alongside with some medicinal plants spreading from the collection plot into other areas of the botanical garden, there is also an active reverse process of expansion of aggressive species into the Medicinal plants garden. There are 35 aggressive herbaceous and woody subshrub species that constantly invade the collection site. Most of them are indigenous herbaceous species, while 7 species are alien.

Keywords: medicinal plants, aggressive species, introduction

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the institutional research programme (BR05236546) of the Science Committee of Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan “Implementation of theoretical and practical priority tasks of the Global Strategy of Plants Conservation as Sustainable System of Biodiversity Maintenance by State Botanical Gardens in Kazakhstan”.

REFERENCES

1. *Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Khorun L.V.* 2010. [The Black Book of the Flora of Central Russia: alien plant species in ecosystems of Central Russia]. Moscow. 494 p. https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_26721#1 (In Russian)
2. *CBD*. 2010. Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity at its tenth meeting. <https://www.cbd.int/decisions/cop/?m=cop-10>
3. *Foxcroft L.C., Pyšek P., Richardson D.M., Genovesi P.* (Eds.) 2013. *Plant Invasions in Protected Areas: Patterns, Problems and Challenges*. Springer Netherlands. 661 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7750-7>
4. *Vinogradova Yu.K. with participation of V.H. Heywood and S. Sharrock.* 2015. [Code of conduct on invasive alien species for botanic gardens of the CIS countries]. Moscow. 68 p. <https://docplayer.ru/26544040-Kodeks-upravleniya-invazionnymi-chuzherodnymi-vidami-rasteniy-v-botanicheskikh-sadah-stran-sng.html> (In Russian)
5. *Global Strategy for Plant Conservation: 2011–2020.* 2012. Botanic Gardens Conservation International. 36 p. https://www.bgci.org/files/Plants2020/popular_guide/englishguide.pdf
6. *Neronov V.M., Lushchekina A.A.* 2001. [Alien species and conservation of biological diversity]. – *Uspekhi sovremennoy biologii*. 121(1): 121–128. <http://www.sevin.ru/Invasive/publications/UspSovrBio.pdf> (In Russian)
7. *Tkachenko K.G.* 2013. [Botanical collections as a potential source of possible new adventive and invasive species]. – *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle*. 2: 39–42. <https://elibrary.ru/item.asp?id=19132688&> (In Russian)

8. *Byrne M. J., Williams V. L., Wojtasik E. M.* 2017. The viability of propagules of alien plant species sold for traditional medicine in South Africa. — *South African Journal of Botany*. 109: 281–287. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.01.206>
9. *Geltman D.V.* 2006. The term “invasive species” as applied to vascular plants. — *Bot. zhurn.* 91(8): 1222–1232. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9241792> (In Russian)
10. *Gannibal B.K.* 2011. The terms “weed”, “alien” and “invasive” species in geobotanical context. — In: *Weedy plants in the changing world: topical issues in studying their diversity, origin and evolution: Proceedings of the I International Scientific Conference*. St. Petersburg. P. 64–67. http://vir.nw.ru/conf/c55_1.pdf (In Russian)
11. *Zhuk E.A.* 2011. Crop wild relatives composed of weed plants family Poaceae Barnhart on the territory of Murmansk region and Karelia. — In: *Weedy plants in the changing world: topical issues in studying their diversity, origin and evolution: Proceedings of the I International Scientific Conference*. St. Petersburg. P. 87–93. http://vir.nw.ru/conf/c55_1.pdf (In Russian)
12. *Grudzinskaya L.M., Gemedzhiyeva N.G., Arysbayeva R.B., Ramazanova M., Sadakmende T.* 2017. [Collection of medicinal plants in the Main Botanical Garden of the IBF MES RK]. — *Vestnik Soveta botanicheskikh sadov Kazakhstana (Eyvrazijskij botanicheskij zhurnal)*. 5: 3–59. (In Russian)
13. *Grudzinskaya L.M.* 2009. [Introduction analysis of the species of *Fabaceae* Lindl. family]. — *Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*. Kemerovo. 15: 94–102. (In Russian)
14. *Mayorov S.R., Vinogradova Yu.K.* 2013. Plant naturalization in Moscow botanical gardens. — *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle*. 2: 12–16. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19132684> (In Russian)
15. *APG IV.* 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. — *Botanical Journal of the Linnean Society*. 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.
16. *Geltman D.V.* 2019. Modern systems of flowering plants. — *Bot. zhurn.* 104(4): 503–527. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040045> (In Russian)
17. *Plantarium: an open online atlas and key to plants and lichens of Russia and neighboring countries*. 2007–2020. <http://www.plantarium.ru> (In Russian)
18. *The Plant List*. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/>
19. [Guide to Alma-Ata Botanical Garden]. 1945. Alma-Ata. 32 p. (In Russian)
20. [Guide to the State Republican Botanical Garden of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR]. 1951. Alma-Ata. 96 p. (In Russian)
21. *Mazulevskiy A.A.* 1948. [Some results of the work of the Department of the Flora of Kazakhstan]. — In: [Proceedings of the Republican botanical garden of AS of KazSSR]. V. 1. Alma-Ata. P. 166–169. (In Russian)
22. *Vinogradova Yu.K., Tkacheva E.V.* 2011. The comparative analysis of Leguminous species (*Leguminosae* Juss.) with different invasive status. — In: *Weedy plants in the changing world: topical issues in studying their diversity, origin and evolution: Proceedings of the I International Scientific Conference*. St. Petersburg. P. 51–64. http://vir.nw.ru/conf/c55_1.pdf (In Russian)

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСОВ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В ФОНОВЫХ И ДЕФОЛИИРУЮЩИХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2020 г. И. В. Лянгузова^{1, *}, П. А. Примак², Е. Н. Волкова¹, Ф. С. Салихова¹

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

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

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 23.02.2020 г.

После доработки 01.07.2020 г.

Принята к публикации 27.08.2020 г.

Приведены результаты исследования внутриценотической неоднородности почвенно-растительного покрова в средневозрастных сосновых лесах лишайниково-зеленомошной группы типов леса на фоновой территории Кольского полуострова и в пределах буферной зоны комбината “Североникель” (г. Мончегорск). Выявлены особенности в накоплении биомассы различных компонентов напочвенного покрова (лишайников, мхов, кустарничков), а также запасов растительного опада и лесной подстилки в зависимости от положения в тессере, под которой понимается совокупность приствольного, подкоронового и межкоронового пространств деревьев *Pinus sylvestris* L., различающихся локальными экологическими условиями. Показано, что существенное внутриэкосистемное варьирование этих параметров наблюдается как в фоновых условиях, так и в условиях аэротехногенного загрязнения. Вследствие адсорбции древесным пологом полиметаллической пыли, выпадающей из загрязненной атмосферы, в приствольных и подкороновых зонах деревьев *Pinus sylvestris* регистрируется повышенный уровень загрязнения почвы тяжелыми металлами, что отражается в реакции напочвенного покрова. При индексе техногенной нагрузки < 10 отн. ед. не нарушаются закономерности накопления органического вещества компонентами почвенно-растительного покрова в среднем в фитоценозе и в зависимости от положения в тессере. При увеличении индекса техногенной нагрузки в среднем до 15 отн. ед. изменяется видовой состав и структура мохово-лишайникового яруса, сокращаются запасы его биомассы, надземной биомассы кустарничков и общего запаса биомассы напочвенного покрова, а также уменьшается толщина лесной подстилки.

Ключевые слова: запас биомассы, напочвенный покров, растительный опад, лесная подстилка, северная тайга, сосновые леса, аэротехногенное загрязнение, тяжелые металлы, Кольский полуостров

DOI: 10.31857/S0033994620040068

Сообщества северотаежных лесов характеризуются ярко выраженной неоднородностью ценотической среды и мозаичностью напочвенного покрова, которая преимущественно обусловлена влиянием древесного яруса. Деревья – эдификаторы лесного фитоценоза вызывают пространственную неоднородность и временную изменчивость освещенности, микроклимата, водного, температурного и питательного режимов почвы. Микромозаика растительности в лесных экосистемах определяет пространственную гетерогенность лесных почв, что наиболее четко отражается на составе их органических горизонтов, формирующихся из растительного опада. Изучение микромозаики напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в пределах лесных биогеоцено-

зов преимущественно проводилось в северотаежных еловых лесах или в темнохвойных лесах средней тайги, где внутриценотическая мозаичность выражена наиболее контрастно [1–8]. В подзоне елово-широколиственных лесов выявлены четкие закономерности изменения в видовом составе живого напочвенного покрова ельников в зависимости от положения в тессере, под которой понимается совокупность приствольного, подкоронового и межкоронового пространства, различающихся локальными экологическими условиями. От приствольных пространств к межкороновым в составе напочвенного покрова увеличивается разнообразие экологических свит, общее число видов, доленое участие неморальных, светолюбивых и требовательных к общему содержанию эле-

ментов питания видов. Толщина и запас лесных подстилок уменьшаются от приствольных пространств к окнам. Положение в тессере определяет фракционный состав подстилок, а также соотношение величин запасов горизонтов внутри подстилки [9]. Значительно меньше работ посвящено изучению пространственной гетерогенности напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в сосновых биогеоценозах, что, по-видимому, связано с тем, что фитоценозы сосновых лесов отличаются более равномерной освещенностью [7, 10–13]. Анализ базы данных по биомассе напочвенного покрова бореальных и гемибореальных лесов России показал, что по биомассе видов сосудистых растений в наибольшей степени различаются между собой пространственные микрогруппировки, выделяемые в лесном напочвенном покрове по доминирующей эколого-ценотической группе [14]. Авторами сделан вывод о перспективности использования пространственных микрогруппировок для моделирования динамики напочвенного покрова в круговоротных моделях лесных экосистем.

Аэротехногенное загрязнение окружающей среды оказывает существенное воздействие на структуру и продуктивность фитоценозов, а также вносит дополнительный вклад в формирование пространственной неоднородности накопления и разложения органического вещества, способствует изменению фракционного состава, запасов и скорости разложения растительного опада и приводит к трансформации органических веществ лесных подстилок [15–18].

Для исследования элементов внутриценотической неоднородности растительности и почвенного покрова используют разные термины, в наших исследованиях мы придерживаемся определения “микроместообитания” [13]. В соответствии с устоявшейся терминологией [16, 18] мы называем леса на территории буферной зоны дефолирующими.

Цель данного исследования — оценка биомассы компонентов напочвенного покрова (лишайники, мхи, кустарнички), а также запасов растительного опада и лесной подстилки в разных микроместообитаниях фоновых и дефолирующих (буферная зона медно-никелевого комбината) средневозрастных северотаежных сосновых лесов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в средневозрастных сосновых лесах, расположенных в фоновом районе Кольского полуострова в среднем течении р. Ливы, и на территории буферной зоны комбината “Североникель” (Мурманская обл.). Давность последнего пожара в исследованных сообществах составляет в среднем 90 лет. Эдификатором дре-

весного яруса является *Pinus sylvestris* L., в составе древостоев присутствует *Betula pubescens* Ehrh. В травяно-кустарничковом ярусе фоновых сосновых лесов доминирующими видами являются кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, в мохово-лишайниковом — зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* sp. и лишайники *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *Cl. stellaris* (Opiz.) Pouzar & Vězda, *Cl. arbuscula* (Wallr.) Flot. На территории буферной зоны в травяно-кустарничковом ярусе доминируют те же виды кустарничков, а в мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники р. *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подециями. Согласно современной классификации почв России [19], исследуемые почвы относятся к Al-Fe-гумусовым подзолам или к Albic Rustic Podzols, согласно классификации WRB [20].

Комбинат “Североникель” вступил в строй в 1938 г. и до 1968 г. использовал руду местного происхождения, а затем перешел на руду Норильского месторождения, что привело к резкому увеличению объемов атмосферных выбросов, особенно диоксида серы. Согласно опубликованным данным, в период 1981–1990 гг. ежегодный объем атмосферных выбросов SO₂ ОАО “Североникель” превышал в среднем 220 тыс. т, твердых веществ — 16 тыс. т, затем происходило постепенное снижение объемов выбросов, и к концу XX в., согласно официальным данным (<http://www/kolagmk.ru>), они составляли соответственно 45.8 и 6.0 тыс. т в год. В настоящее время ежегодный объем выбросов SO₂ и твердых веществ на комбинате “Североникель” сократился соответственно в 8 и 5 раз по сравнению с их максимальными величинами.

Исследование проводили на постоянных пробных площадях (ППП) размером 20 × 20 м, заложенных в лишайниково-зеленомошных сосновых лесах в фоновом районе (ППП 1) на расстоянии 70 км от комбината “Североникель” и в буферной зоне — ППП 2 и ППП 3, удаленных от комбината на расстояние 35 км в юго-западном и 27 км в северо-восточном направлении соответственно. Средний возраст деревьев *Pinus sylvestris* составляет 70–80 лет, средняя высота — 8–11 м, средний диаметр ствола на высоте 1.3 м — 7.7–12 см. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем фоновом районе 22%, в буферной зоне 17–23%; мохово-лишайникового яруса — соответственно 75 и 47–65%, при этом на ППП 3 в лишайниковом покрове присутствуют довольно обильно кустистые лишайники р. *Cladonia*.

На каждой ППП были заложены трансекты, на которых с интервалом 1 м размещали учетные площадки размером 10 × 10 см. Площадки располагались в следующих типах микроместообита-

ний: А – в приствольной зоне в 20 см от стволов деревьев сосны с 4-х сторон света; В – в подкروновых пространствах деревьев; С – на межкрупных участках в “окнах” полога древостоя. Всего заложено 170 учетных площадок.

В пределах каждой учетной площадки был срезан напочвенный покров на уровне лесной подстилки и разобран на следующие компоненты: живые части кустарничков, лишайников, мхов; была измерена толщина лесной подстилки, отобран растительный опад и органогенный горизонт (О), из которого были извлечены все подземные части растений. Образцы растительного материала и лесной подстилки высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены. Запас надземной биомассы включает надземные части кустарничков, мхов и лишайников, а в общий запас живого напочвенного покрова включена биомасса подземных частей растений – подземные побеги и корни кустарничков, корни травянистых растений. Запас биомассы разных компонентов напочвенного покрова и запасы растительного опада и лесной подстилки рассчитаны в г/м².

Для оценки уровня загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами рассчитывали индекс техногенной нагрузки, который представляет собой превышение суммарного содержания кислоторастворимых форм преобладающих металлов (Ni, Cu и Co) в подстилке над их фоновым содержанием [15].

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В фоновом сосновом лесу на ППП 1 среднее значение суммарной концентрации кислоторастворимых форм Ni, Cu и Co в органогенном горизонте Al–Fe–гумусовых подзолов составляет 20.0 ± 0.5 мг/кг, при этом не выявлено достоверных различий в их содержании в разных типах микроместообитаний, поэтому при расчете индекса техногенной нагрузки суммарное содержание этих металлов было принято за 1.

Запас надземной биомассы лишайников, мхов и кустарничков в фоновом сосняке лишайниково-зеленомошном (ППП 1) в разных типах микроместообитаний достоверно не различается (табл. 1), что свидетельствует о достаточно равномерном

распределении запасов биомассы компонентов напочвенного покрова по площади фитоценоза. Однако использование объединенной выборки данных по приствольным и подкрупновым микроместообитаниям показало, что запас надземной и подземной биомассы кустарничков на этих участках достоверно больше по сравнению с межкрупновыми микроместообитаниями ($z = 2.39-2.44$, $p = 0.045-0.047$), а для запаса биомассы мхов регистрируется противоположная закономерность ($z = 2.56$, $p = 0.043$). Запас надземной биомассы травяно-кустарничкового яруса фактически совпадает с таковым кустарничков, т.к. травянистые растения практически отсутствуют в исследуемом типе северотаежных сосновых лесов.

Запас биомассы мохово-лишайникового яруса в зависимости от положения в тессере составляет соответственно 177, 135, 302 г/м² (табл. 1), но вследствие высокой степени варьирования этого показателя достоверные различия в разных типах микроместообитаний отсутствуют. Запас надземной биомассы напочвенного покрова и общая величина его биомассы с учетом подземных частей растений в рассматриваемом сообществе достоверно не различаются в разных частях тессеры и составляют в среднем 290 и 580 г/м² (рис. 1, 2).

Высокая степень варьирования запаса надземной биомассы напочвенного покрова в пределах тессер в разных типах еловых лесов выявлена в работах В.М. Телесниной с соавторами [21] и О.В. Семенюк с соавторами [9]. Авторы установили, что внутрибиогеоценозное варьирование надземной биомассы напочвенного покрова чрезвычайно высоко (2.5–1800 г/м²) и превышает межбиогеоценозное варьирование, при этом фактором, определяющим увеличение биомассы напочвенного покрова от приствольных к межкрупновым пространствам, является освещенность. В редкостойных северотаежных лесах фактор освещенности не играет столь существенной роли, как в еловых лесах южной тайги, однако как в еловых, так и в сосновых фоновых лесах Кольского полуострова влияние деревьев на формирование биомассы напочвенного покрова остается по-прежнему значительным. В.В. Никонов и др [11] указывают, что в сосняках кустарничково-лишайниковых наименьший запас надземной биомассы напочвенного покрова регистрируется в приствольных зонах (758 г/м²), а максимальный – в подкрупновых пространствах (1414–1482 г/м²) деревьев сосны, при этом, как видно из приводимой авторами таблицы, запас биомассы в межкрупновых (730 г/м²) и приствольных зонах достоверно не различается. Как показали наши предшествующие исследования [13], максимальные величины запаса надземной биомассы напочвенного покрова отмечаются в наиболее сухом лишайниковом сосновом редколесье (430 г/м²), а

Таблица 1. Запас ($\text{г}/\text{м}^2$) биомассы компонентов напочвенного покрова в разных микроместообитаниях исследуемых сосновых сообществ**Table 1.** Stock (g/m^2) of groundcover biomass components in different microhabitats of pine communities

Компонент Component	Микроместообитания Microhabitats			Критерий Краскела–Уоллиса (H) Kruskal–Wallis test (H)	Уровень значимости (p) Significance level (p)
	приствольные at tree base	подкروновые under crowns	межкroновые on canopy gaps		
ППП 1 (PSP 1)					
Лишайники Lichens	110 ± 31	101 ± 34	130 ± 39	0.04	0.98
Мхи Mosses	67 ± 35	34 ± 6	172 ± 65	1.87	0.39
Кустарнички: Dwarf shrubs					
надземные части above-ground parts	106 ± 25	91 ± 18	68 ± 10	2.31	0.32
подземные части underground parts	289 ± 32	362 ± 40	213 ± 25	8.45	0.015
ППП 2 (PSP 2)					
Лишайники Lichens	155 ± 43	139 ± 36	175 ± 35	2.77	0.25
Мхи Mosses	–	–	–	–	–
Кустарнички: Dwarf shrubs					
надземные части above-ground parts	35 ± 11	21 ± 5	32 ± 17	0.31	0.85
подземные части underground parts	136 ± 30	161 ± 50	266 ± 118	0.26	0.88
ППП 3 (PSP 3)					
Лишайники Lichens	196 ± 38	173 ± 29	210 ± 31	0.94	0.62
Мхи Mosses	42 ± 13	12 ± 7	45 ± 15	7.16	0.028
Кустарнички: Dwarf shrubs					
надземные части above-ground parts	116 ± 19	111 ± 17	56 ± 14	8.54	0.014
подземные части underground parts	414 ± 34	436 ± 36	323 ± 30	5.08	0.079

Примечание. * – Здесь и в табл. 2: жирным шрифтом выделены величины уровня значимости, указывающие на достоверные различия параметра в разных микроместообитаниях.

Note. * – Here and in tab. 2 in bold, are the values of significance level indicating significant differences of the parameter in different microhabitats.

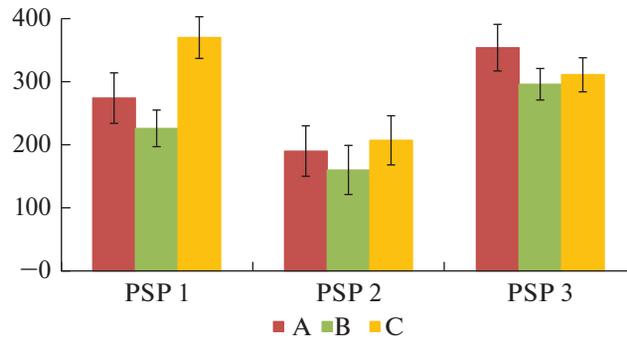


Рис. 1. Запас надземной биомассы напочвенного покрова в приствольных (А), подкروновых (В) и межкroновых (С) микроместообитаниях исследованных сосновых сообществ.

По вертикали: запас надземной биомассы, г/м²; по горизонтали: номера пробных площадей.

Fig. 1. Stock of the above-ground biomass in different microhabitats of the studied Scots pine communities: at tree base (A), under crowns (B), on canopy gaps (C)

X-axis: total stock of the above-ground biomass, g/m²; y-axis: sample plots.

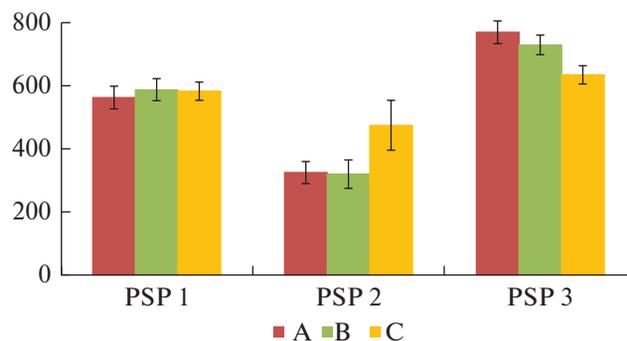


Рис. 2. Общий запас биомассы живого напочвенного покрова (с учетом подземных частей) в различных микроместообитаниях исследованных сосновых сообществ. Обозначения типов микроместообитаний как на рис. 1.

По вертикали: общий запас биомассы живого напочвенного покрова, г/м²; по горизонтали: номера пробных площадей.

Fig. 2. Total stock of the live ground cover biomass (including underground parts) in different microhabitats of the studied Scots pine communities. Designation of microhabitat types as in Fig. 1.

X-axis: total stock of the live groundcover biomass, g/m²; y-axis: sample plots.

минимальные — в более влажном сосняке зеленомошном (125 г/м²), при этом наиболее контрастно запасы биомассы нижних ярусов распределены по площади фитоценоза в сосновом редколесье, а наиболее выровнены — в сосняке зеленомошном. Рассматриваемые нами сообщества сосновых лесов находятся лишь на промежуточной стадии постпирогенного восстановления (давность последнего пожара составляет 90 лет), когда общее проективное покрытие и высота травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов еще не достигли стабилизации, регистрируемой при давности пожара свыше 100 лет [22].

В рассматриваемом фоновом сосновом сообществе (ППП 1) масса растительного опада в среднем составляет 1280 г/м², причем в приствольной зоне и в подкroновом пространстве деревьев *P. sylvestris* его запас достоверно выше, чем на межкroновых участках (табл. 2), что вполне логично,

т.к. именно на приствольные и подкroновые участки попадает основная масса древесного опада (хвоя, кора, сухие ветки, шишки). Согласно данным Н.А. Артемкиной с соавторами [6], в ельниках кустарничково-зеленомошных вклад хвои *Picea abies* × *obovata* в общий запас опада еловых элементарных биогеоареалов (ЭБГА) варьирует в пределах 56–93%, в то время как в кустарничково-зеленомошном ЭБГА, формирующемся в межкroновых пространствах, опад на 100% представлен листьями кустарничков, травами и мхами. Сходный характер изменения запаса древесного опада в тессере отмечается и в фоновых сосновых лесах [16].

Толщина лесной подстилки на ППП 1 по типам микроместообитаний достоверно не различается и в среднем составляет 4.4 см, что близко к средней величине, наблюдаемой при полном восстановлении толщины подстилки в сосняках ли-

Таблица 2. Запас ($\text{г}/\text{м}^2$) массы опада и подстилки в разных микроместообитаниях исследуемых сосновых лесов
Table 2. Stock (g/m^2) of plant waste and forest litter in different microhabitats of pine forests

Компонент Component	Микроместообитания Microhabitats			Критерий Краскела–Уоллиса (H) Kruskal–Wallis test	Уровень значимости (p) Significance level (p)
	приствольные at tree base	подкروновые under crowns	межкroновые on canopy gaps		
	ППП 1, PSP 1				
Масса опада Weight of plant waste	1653 ± 176	1446 ± 168	734 ± 65	20.6	0.000
Масса подстилки Weight of forest litter	3827 ± 640	4814 ± 472	3890 ± 316	3.90	0.14
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	5.0 ± 0.6	4.4 ± 0.3	3.9 ± 0.5	3.78	0.15
	ППП 2, PSP 2				
Масса опада Weight of plant waste	2660 ± 166	1915 ± 193	1040 ± 107	23.4	0.000
Масса подстилки Weight of forest litter	4700 ± 437	3750 ± 290	5190 ± 993	1.5	0.48
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	3.8 ± 0.5	2.7 ± 0.5	2.3 ± 0.4	6.9	0.031
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед. Index of man-made load, arb. unit	17.0 ± 1.3	16.0 ± 1.3	13.2 ± 1.6	3.4	0.19
	ППП 3, PSP 3				
Масса опада Weight of plant waste	1655 ± 164	1480 ± 76	1465 ± 159	1.89	0.39
Масса подстилки Weight of forest litter	5050 ± 654	4650 ± 413	4230 ± 441	0.69	0.71
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	5.4 ± 0.4	3.9 ± 0.3	3.1 ± 0.3	17.7	0.000
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед. Index of man-made load, arb. unit	9.6 ± 0.3	9.2 ± 0.4	7.2 ± 0.3	26.9	0.000

шайниково-зеленомошных [22]. Диапазон варьирования толщины подстилки очень широк: от 1.5 до 9.0 см. Величина запаса лесной подстилки в среднем составляет $4180 \text{ г}/\text{м}^2$, интервал варьирования этого показателя составляет от 2020 до $10200 \text{ г}/\text{м}^2$, т.е. различия достигают 5 крат. При столь значительном варьировании различия этого показателя по типам микроместообитаний, также как толщины подстилки, недостоверны, т.е. эти параметры не связаны с положением в тессере (табл. 2). Высокая степень пространственной изменчивости толщины и запаса подстилки внутри фитоценоза выявлена в работах В.М. Телесниной с соавторами [21] и О.В. Семенов с соавторами [9]: величина запасов подстилки в ельниках изменяется в 4 раза (от 1500 до $6000 \text{ г}/\text{м}^2$), при этом толщина подстилки существенно умень-

шается в ряду ствол–крона–окно. Значительные запасы и доля мелких фракций в пределах профиля в гор. F и H, а также в верхних деструктивных горизонтах свидетельствует о низкой скорости биологического круговорота и депонировании органического вещества [21]. На различия в скорости разложения растительных остатков в фоновых хвойных лесах Кольского полуострова указывают данные Е.А. Ивановой с соавторами [18]. Авторами показано, что в течение двух лет опад вечнозеленых растений в еловых лесах разлагался значительно быстрее, чем в сосновых.

Таким образом, следует подчеркнуть высокую внутриценотическую вариабельность всех исследуемых показателей в фоновом сосняке лишайниково-зеленомошном, что в большинстве слу-

чаев не позволяет выявить связь запасов компонентов лесных экосистем с положением в тессере.

Как уже отмечалось выше, на территории буферной зоны обе исследованные пробные площади (ППП 2 и 3) находятся в противоположных направлениях от комбината “Североникель”. Согласно многолетним данным, в районе исследования преобладают ветры, дующие в юго-западном направлении от г. Мончегорска, что является причиной более сильной степени загрязнения почв тяжелыми металлами на ППП 2 по сравнению с ППП 3 и нашло отражение в величине индекса техногенной нагрузки, который в среднем составляет соответственно 15.4 и 8.7 отн. ед., то есть во втором случае его среднее значение почти в 2 раза меньше. Следует подчеркнуть, что принадлежность обеих исследуемых площадей к буферной зоне не вызывает сомнений. Мониторинг индекса техногенной нагрузки на территории буферной зоны за период 2005–2019 гг. показал, что на ППП 2 и 3 интервалы его варьирования по годам в значительной степени перекрываются, составляя соответственно 9.4–28.5 и 4.6–26.1 отн. ед. Ранее мы также отмечали высокую степень погодичного варьирования содержания кислоторастворимых форм тяжелых металлов в органогенном горизонте подзолов, как на территории буферной, так и импактной зоны [23]. При анализе многолетней динамики уровня загрязнения почв в окрестностях комбината “Североникель” выявлено 1.5–7-кратное варьирование содержания тяжелых металлов в органогенном горизонте почв [24, 25]. По мнению автора, наиболее важными факторами варьирования концентрации Ni, Cu и Co являются содержание органического вещества в отобранном образце, а также количество атмосферных осадков, выпавших за предшествующий отбору образца год. При этом отмечается, что состояние экосистем в локальной зоне варьирует в широком диапазоне и не всегда согласуется с концентрациями основных металлов-загрязнителей в почве [24].

На ППП 3 величина индекса техногенной нагрузки достоверно меньше в межкрупных микроместообитаниях по отношению к приствольным и подкрупным (табл. 2). На ППП 2 различия в величине индекса техногенной нагрузки в приствольных и подкрупных зонах по сравнению с межкрупными также достоверны ($z = 2.69$, $p = 0.043$). Логично предположить, что кроны деревьев адсорбируют частицы полиметаллической пыли из загрязненного воздуха, а при опадании хвои, коры и сухих ветвей дополнительная часть тяжелых металлов переходит в подстилку из разлагающегося опада. В дефолирующих лесах коэффициент обогащения Ni и Cu растительных остатков вечнозеленых растений составлял в еловых лесах 2.85 и 7.27, в сосновых – 1.72 и 2.43 соответственно [18]. Ранее было показано, что в

пределах импактной зоны относительное содержание тяжелых металлов в разных фракциях фитомассы деревьев сосны находится в убывающем ряду: сухие ветви > неохвоенные живые ветви > > хвоя > корни > древесина [26].

Различия в уровне загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами обусловили различия в накоплении биомассы отдельными компонентами напочвенного покрова. При существенно большем среднем индексе техногенной нагрузки на ППП 2 зеленые мхи практически полностью выпали из состава мохово-лишайникового яруса, как наиболее чувствительные виды к аэротехногенному загрязнению (табл. 1). На ППП 3 величина запаса биомассы мхов в разных типах микроместообитаний в 1.5–3.8 раза меньше соответствующих значений на ППП 1, при этом в подкрупных зонах она достоверно меньше по отношению к приствольным и межкрупным зонам.

В буферной зоне на обеих исследуемых пробных площадях в разных типах микроместообитаний величины запаса биомассы лишайников достоверно не различаются, при этом они в 1.3–1.8 раз больше по отношению к этой величине в фоновом районе. Следует отметить, что, как в фоновом сосняке, так и в буферной зоне, запас биомассы мохово-лишайникового яруса достаточно равномерно распределен по площади фитоценоза и не связан с положением в тессере. Полученные результаты вполне согласуются с более ранними нашими данными [27], где на ППП 2 запас биомассы лишайников, равно как и запас биомассы мохово-лишайникового яруса, составлял в среднем 179 г/м². При этом мы констатировали процесс восстановления лишайникового покрова, поскольку запас биомассы лишайников вырос в 7.5 раз по сравнению с его запасом в период высокой аэротехногенной нагрузки, когда он составлял лишь 24 г/м² [28]. Кроме того, в условиях полевого эксперимента по искусственному загрязнению полиметаллической пылью было установлено, что в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных при индексе техногенной нагрузки ≤ 10 отн. ед. состояние мохово-лишайникового яруса оценивается как ненарушенное, и это значение индекса техногенной нагрузки является пороговым для снижения запаса биомассы мохово-лишайникового яруса [29].

На сравниваемых пробных площадях в буферной зоне запас надземной биомассы кустарничков различается более чем в 3 раза. На ППП 2 его средняя величина составляет лишь 29 г/м², что очень близко к зарегистрированному значению на этой пробной площади в 2014 г., когда оно было равно 35 г/м² [27]. На ППП 3 запас надземной биомассы кустарничков составляет 94 г/м², что практически равно запасу надземной биомассы

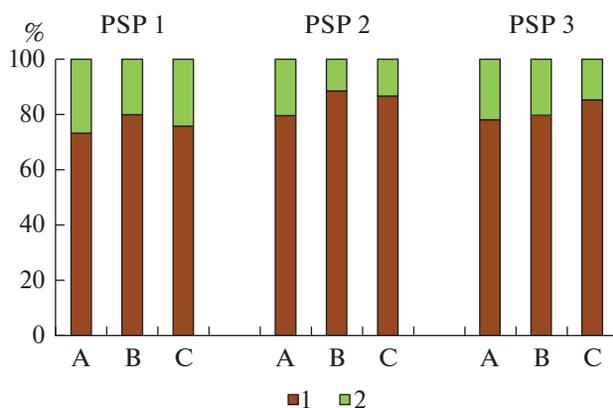


Рис. 3. Соотношение запасов биомассы подземных (1) и надземных (2) частей кустарничков в приствольном (A) и подкрановом (B) пространстве деревьев *Pinus sylvestris* и в межкрановых микроместообитаниях (C) исследованных сосновых сообществ.

По вертикали: относительный запас биомассы, %; по горизонтали: тип микроместообитания.

Fig. 3. Proportion of the stock of the above- (1) and underground (2) shrub biomass in microhabitats at tree base (A) and under crown (B) of *Pinus sylvestris* and on canopy gaps (C) of the studied Scots pine communities.

X-axis: biomass relative stock, %; y-axis: microhabitat type.

кустарничков в фоновом сосняке (88 г/м^2). На ППП 2 запас как надземной, так и подземной биомассы кустарничков распределен достаточно равномерно по площади фитоценоза, достоверные различия в этих показателях в разных типах микроместообитаний отсутствуют, при этом регистрируются наименьшие значения обоих параметров среди исследуемых сосновых лесов (табл. 1). На ППП 3 запас надземной биомассы кустарничков, равно как и травяно-кустарничкового яруса в целом, достоверно меньше в межкрановых микроместообитаниях по отношению к приствольному и подкрановым участкам. Значения запаса надземной биомассы и характер его изменения в зависимости от положения в тессере сходны с наблюдаемыми в фоновом фитоценозе. Запас подземной биомассы кустарничков на ППП 3 2-кратно превышает его величину на ППП 2, средние значения составляют соответственно 390 и 188 г/м^2 , в то время как в фоновом сосняке эта величина равна 288 г/м^2 .

Анализ соотношения запасов биомассы надземных и подземных частей кустарничков в межкрановых пространствах, под кронами и в непосредственной близости от стволов *Pinus sylvestris* выявил сходный характер его изменения, как в фоновом сосняке, так и в буферной зоне. Во всех случаях запас надземной биомассы кустарничков существенно меньше, чем запас биомассы подземных частей (рис. 3). В фоновом сосняке (ППП 1) запас надземной биомассы в разных микроместообитаниях составляет 20–27% от их общего запаса, на территории буферной зоны — 11.5–22%. На всех пробных площадях более высокая доля надземных частей в общем запасе биомассы кустарничков регистрируется в приствольной зоне, а

более низкая — в межкрановых пространствах. В ходе анализа базы данных по надземной и подземной биомассе напочвенного покрова бореальных и гемибореальных лесов России установлено, что подземная биомасса видов разных эколого-ценотических групп различается между собой в большей степени, чем надземная, причем для бореальной группы кустарничков характерны более высокие значения подземной биомассы по сравнению с надземной [14].

Запас надземной биомассы и общий запас живого напочвенного покрова с учетом подземных частей в буферной зоне достоверно различается на ППП 2 и ППП 3 ($z = 2.31-5.90$, $p = 0.000-0.021$): на ППП 3 эти величины (соответственно 320 и 710 г/м^2) почти в 2 раза больше, чем на ППП 2 (185 и 375 г/м^2) и сопоставимы со значениями, регистрируемыми в фоновом сосняке (290 и 580 г/м^2). В условиях экспериментального загрязнения почвы полиметаллической пылью при среднем значении индекса техногенной нагрузки 15 отн. ед. (таком же, как на ППП 2) общий запас надземной биомассы напочвенного покрова варьировал от 250 (в лишайниково-зеленомошном сосняке) до 350 г/м^2 (в старовозрастном лишайниковом сосняке) и достоверно не различался в разных сообществах [29].

Запас надземной биомассы напочвенного покрова достоверно не различается в разных типах микроместообитаний как на ППП 2, так и на ППП 3. В фоновом сосняке в межкрановых зонах величина этого показателя примерно в 1.5 раза выше его среднего значения на приствольных и подкрановых участках (рис. 1). Характер изменения запаса живого напочвенного покрова с учетом подземных частей от приствольных к меж-

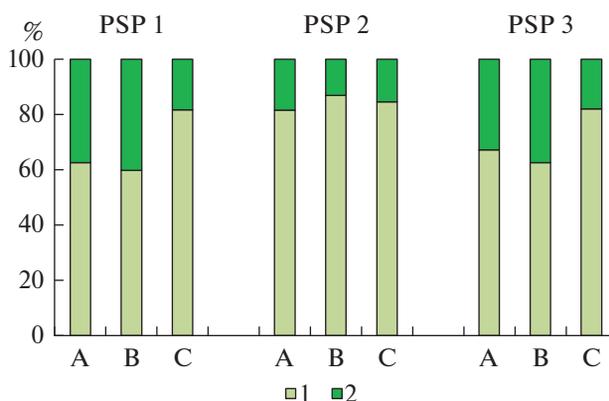


Рис. 4. Соотношение запасов биомассы мохово-лишайникового (1) и травяно-кустарничкового (2) ярусов в приствольном (A) и подкроновом (B) пространстве деревьев *Pinus sylvestris* и межкروновых микроместообитаниях (C) исследованных сосновых сообществ.

По вертикали: относительный запас биомассы, %; по горизонтали: тип микроместообитания.

Fig. 4. Proportion of the stock of lichen-moss (1) and grass-dwarf shrub (2) layers biomass in microhabitats at tree base (A) and under crown (B) of *Pinus sylvestris* and on canopy gaps (C) of the studied Scots pine communities.

X-axis: biomass relative stock, %; y-axis: microhabitat type.

кроновым участкам несколько различается в исследуемых сообществах (рис. 2). В фоновом сосняке за счет увеличения массы подземных частей кустарничков пространственные различия в общем запасе нивелируются. На территории буферной зоны прослеживаются противоположные тенденции изменения этого показателя в зависимости от положения в тессере. На ППП 2 запас биомассы с учетом подземных частей на приствольных и подкроновых участках достоверно меньше ($z = 2.35, p = 0.023$), а на ППП 3, напротив, достоверно больше ($z = 3.15, p = 0.011$) по отношению к его величине в межкроновых микроместообитаниях, что связано с разнонаправленными тенденциями изменения запасов подземных частей растений в тессере на сравниваемых пробных площадях.

Соотношение запасов надземной биомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в межкроновых пространствах, под кронами и в непосредственной близости от стволов *Pinus sylvestris* оказалось различным в фоновом сосняке и на наиболее загрязненной ППП 2 в буферной зоне (рис. 4). Основной вклад в общий запас надземной биомассы напочвенного покрова во всех исследуемых сосновых лесах вносит мохово-лишайниковый ярус, и аэротехногенное загрязнение не оказывает влияния на это соотношение, что согласуется с данными других исследователей [11]. Сходную закономерность преобладания вклада мохово-лишайникового яруса в общий запас надземной биомассы отмечали и другие исследователи при изучении мозаики напочвенного покрова в сосновых лесах [10, 11, 27, 28]. Напротив, в темнохвойных лесах северной и средней тайги вклад сосудистых расте-

ний в общий запас надземной биомассы может достигать 57–90%, что значительно больше, чем вклад мхов [3, 4, 6, 10, 11].

Доля травяно-кустарничкового яруса на ППП 1 и на ППП 3 является более высокой (33–40%) в приствольных и подкроновых микроместообитаниях, а на межкроновых участках его вклад одинаков на обеих ППП и не превышает 18.5%. Наиболее низкая доля биомассы растений травяно-кустарничкового яруса в общем запасе надземной биомассы (13–18%), которая остается постоянной в разных микроместообитаниях, наблюдается на ППП 2, что, возможно, обусловлено большей долей участия шиловидных и бокальчатых видов лишайников р. *Cladonia* в проективном покрытии мохово-лишайникового яруса. Аналогичная закономерность снижения доли участия травяно-кустарничкового яруса в общем запасе надземной биомассы от приствольных к межкроновым зонам выявлена в фоновых сосновых (от 38 до 20%) и еловых лесах (от 90 до 57%) [11].

Несмотря на почти 2-кратные различия в уровне загрязнения органогенного горизонта почв тяжелыми металлами в буферной зоне, масса опада достоверно не различается на ППП 2 и ППП 3, средние величины составляют соответственно 1870 и 1535 г/м², что почти в 1.5 раза больше, чем в фоновом сосняке. Характерно, что в исследуемых сообществах в приствольных микроместообитаниях накапливается больше опада по сравнению с межкроновыми, за исключением ППП 3, где масса опада на связана с положением в тессере (табл. 2). Полученные результаты хорошо согласуются с данными других авторов, согласно которым в дефолирующих сосновых лесах суммарная масса опада в среднем в 1.2 раза

превышает ее значение в фоновых условиях, при этом в подкروновых пространствах по сравнению с межкroновыми регистрируется 3.5-кратное возрастание запаса опада [16]. Увеличение мортмассы опада в условиях аэротехногенного загрязнения обусловлено более медленным его разложением, при этом особенно ярко эта закономерность проявляется в техногенном редколесье [18]. Кроме того, аэротехногенное загрязнение тормозит процессы разложения крупных древесных остатков (КДО). Так, вблизи медеплавильного завода в елово-пихтовых лесах в 3–4 раза увеличивается доля фрагментов КДО на начальных этапах разложения, что свидетельствует о сильном торможении их деструкции [30].

Средние значения запасов подстилки (4180, 4545 и 4770 г/м²) на всех исследуемых пробных площадях достоверно не различаются, так же, как и в разных типах микроместообитаний. В то время толщина подстилки имеет достоверные различия в буферной зоне. Самая тонкая подстилка наблюдается на ППП 2 – ее толщина в среднем не превышает 3 см; на ППП 3 средняя толщина подстилки (4.1 см) достоверно не отличается от ее величины в фоновом сосняке (4.4 см), что может свидетельствовать о более благоприятных условиях увлажнения на ППП 3 по сравнению с ППП 2. Корреляционный анализ данных выявил значимые связи между толщиной и запасом лесной подстилки только для буферной зоны ($r = 0.50–0.64$, $p < 0.05$), в фоновом сосняке такая связь отсутствует. Кроме того, следует подчеркнуть, что на всех исследуемых пробных площадях отсутствуют закономерности в изменении запаса лесной подстилки в зависимости от положения в тессере (табл. 2). Возможно, достоверные различия в запасах лесной подстилки в разных типах микроместообитаний сложно выявить из-за высокой степени вариабельности данного показателя, что отмечается и другими исследователями, как в еловых, так и сосновых лесах [9, 21, 31].

Таким образом, аэротехногенное загрязнение оказывает как прямое негативное воздействие на компоненты напочвенного покрова и верхнего горизонта почв, так и опосредованное через изменение биогеоценотических условий. К прямому негативному воздействию можно отнести увеличение содержания тяжелых металлов в разных компонентах наземных экосистем, что отмечалось многими исследователями, при этом необходимо подчеркнуть, что уровень загрязнения почв непосредственно связан не только с расстоянием от источника атмосферных выбросов, но и с розой ветров. Преобладание в Мончегорском районе ветров, дующих в юго-западном направлении, привело к 2-кратному повышению индекса техногенной нагрузки на ППП 2 по отношению к его величине на ППП 3, расположенной в северо-восточном направлении от комбината

“Североникель”, хотя обе пробные площади находятся на территории буферной зоны.

Все исследуемые растительные сообщества относятся к группе типов лишайниково-зеленомошных сосновых лесов, для которых, начиная с 80–100 лет после пожара, характерно восстановление соотношения лишайников и мхов в напочвенном покрове [22]. При этом доля мхов в общем покрытии мохово-лишайникового яруса составляет в среднем от 40 до 60%. Однако воздействие аэротехногенного загрязнения диоксидом серы совместно с полиметаллической пылью привело к изменению видового состава и структуры яруса, вплоть до полного выпадения доминанта мохового покрова *Pleurozium schreberi* на ППП 2. В свою очередь, эти нарушения обусловили изменение гидротермического режима верхних горизонтов почв. Известно, что в сосняках лишайниково-зеленомошных плотный сомкнутый мохово-лишайниковый ярус и довольно значительный по толщине, обладающий высокой порозностью и влагоемкостью слой подстилки и опада, характеризуются более высокими водоудерживающими и теплоизолирующими свойствами по сравнению с лишайниковым покровом и более тонким слоем подстилки и опада в лишайниковых сообществах [31–33]. В результате нарушения сложения мохово-лишайникового яруса под воздействием аэротехногенного загрязнения на территории буферной зоны создаются более контрастные гидротермические условия. Сочетанное воздействие этих факторов привело к 1.5–2-кратным различиям в запасах биомассы этого яруса, а также общем запасах напочвенного покрова на ППП 2 и ППП 3 и способствовало замедлению скорости разложения растительных остатков и накоплению мортмассы опада, которая в 1.2–1.5 раза превышает соответствующую величину в фоновом сосняке.

Логично предположить, что распределение по площади фитоценоза толщины и запаса лесной подстилки должно быть связано с запасом растительного опада, однако, как оказалось, согласованное изменение перечисленных параметров регистрируется не всегда. Если толщина подстилки и масса опада в большинстве случаев закономерно снижаются от приствольных к межкroновым зонам, то масса подстилки никак не связана ни с положением в тессере, ни с уровнем загрязнения местообитания. Возможно, это обусловлено высокой степенью вариабельности параметров лесных подстилок, что отмечается в ряде работ [9, 21, 31].

Сравнительный анализ различий в накоплении органического вещества компонентами сообществ лишайниково-зеленомошных сосновых лесов в разных типах микроместообитаний позволяет сделать ряд заключений, касающихся изменения средообразующей роли древесного яруса в условиях аэротехногенного загрязнения. Если

Таблица 3. Соотношение запасов биомассы разных компонентов, толщины подстилки и индекса техногенной нагрузки в разных типах микроместообитаний исследуемых сосновых лесов**Table 3.** Ratio of the biomass stock of different components, thickness of forest litter and index of man-made load in different microhabitats of pine forests

Компонент Component	ППП 1 PSP 1	ППП 2 PSP 2	ППП 3 PSP 3
Лишайники Lichens	0.8 : 0.8 : 1	0.9 : 0.8 : 1	0.9 : 0.8 : 1
Мхи Mosses	0.4 : 0.2 : 1	—	0.9 : 0.3 : 1
Кустарнички: Dwarf-shrubs			
надземные части above-ground parts	1.6 : 1.3 : 1	1.1 : 0.7 : 1	2.1 : 2 : 1
подземные части underground parts	1.4 : 1.7 : 1	0.5 : 0.6 : 1	1.3 : 1.3 : 1
Напочвенный покров в целом Groundcover	0.6 : 0.4 : 1	0.9 : 0.8 : 1	0.9 : 0.7 : 1
Масса опада Weight of plant waste	2.3 : 2 : 1	2.6 : 1.8 : 1	1.1 : 1 : 1
Масса подстилки Weight of forest litter	1 : 1.2 : 1	0.9 : 0.7 : 1	1.2 : 1.1 : 1
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	1.3 : 1.1 : 1	1.7 : 1.2 : 1	1.7 : 1.3 : 1
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед. Index of man-made load, arb. unit	1 : 1 : 1	1.3 : 1.2 : 1	1.3 : 1.3 : 1

принять за 1 величины исследованных параметров на межкрупных участках, то оказывается, что запас биомассы лишайников достаточно равномерно распределен по площади фитоценоза как в фоновой, так и в буферной зоне (табл. 3). В то же время хорошо выраженная в фоновой зоне контрастность величин запаса биомассы мхов в подкрупном и межкрупном пространстве сглаживается в буферной зоне за счет исчезновения различий между приствольными и межкрупными участками. Различия в запасе надземной биомассы кустарничков в разных частях тессеры более четко выражены в фоновом сосняке и на ППП 3, где уровень загрязнения почвы еще не превышает порогового значения, по сравнению с ППП 2. Соотношение биомассы подземных частей растений в разных частях тессеры свидетельствует, что в пределах буферной зоны на ППП 2 подземные органы кустарничков слабее развиты на наиболее загрязненных подкрупных участках по сравнению с межкрупными, тогда как в фоновом сообществе наблюдается обратное соотношение. Величина общего запаса биомассы напочвенного покрова наиболее ясно отражает тенденцию сглаживания различий между разными типами микроместообитаний в буферной зоне по сравнению с фоновыми условиями (табл. 3), что

свидетельствует о снижении средообразующей роли древесного яруса в условиях умеренного загрязнения.

Контрастность в распределении запаса растительного опада и подстилки по типам микроместообитаний в сообществах буферной зоны по сравнению в фоновым сообществом существенно не изменяется. В то же время различия по толщине подстилки между приствольными и межкрупными участками заметно усиливаются в дефолирующих лесах по сравнению с фоновым сообществом (табл. 3).

В буферной зоне древесный ярус способствует неравномерному пространственному распределению загрязнителей по территории фитоценоза: в приствольных и подкрупных зонах уровень загрязнения органического горизонта почвы достоверно больше по сравнению с межкрупным пространством. Определенные трудности в оценке влияния древесного яруса на формирование мозаики напочвенного покрова в северотаежных сосновых лесах в значительной мере обусловлены особенностями структуры крон сосны обыкновенной, их более низкой плотностью, ажурностью по сравнению с кронами ели. Тем не менее, полученные результаты показывают, что в

дефолирующих сосновых лесах средообразующая роль древесного яруса, формирующая пространственную неоднородность нижних ярусов сообществ, снижается. Это особенно четко проявляется в изменении соотношения величин общей биомассы напочвенного покрова по типам микроместообитаний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова позволило оценить общие закономерности и отличительные черты внутриценотической неоднородности распределения запасов биомассы компонентов напочвенного покрова, мортмассы опада и лесной подстилки в фоновых условиях и при умеренном уровне аэротехногенного загрязнения в буферной зоне медно-никелевого комбината.

В фоновом сосняке лишайниково-зеленомошном выявлена высокая вариабельность запасов биомассы лишайников, мхов и кустарничков, растительного опада и лесной подстилки, что в определенной степени затрудняет оценку связи запасов компонентов лесных экосистем с положением в тессере.

Подтверждено предположение, что роза ветров является одним из факторов, определяющим уровень загрязнения органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов, что проявилось в почти 2-кратном различии индекса техногенной нагрузки в сообществах сосновых лесов на территории буферной зоны комбината «Североникель», расположенных в разных направлениях от источника выбросов. Указанные различия повлекли за собой неодинаковую реакцию напочвенного покрова на воздействие аэротехногенного загрязнения. При индексе техногенной нагрузки < 10 отн. ед. не нарушаются закономерности накопления органического вещества компонентами почвенно-растительного покрова в среднем в фитоценозе и

в разных частях тессеры. При увеличении индекса техногенной нагрузки в среднем до 15 отн. ед. изменяется по сравнению с фоновыми условиями видовой состав и структура мохово-лишайникового яруса, сокращаются запасы его биомассы, надземной биомассы кустарничков и общего запаса биомассы напочвенного покрова, а также уменьшается толщина лесной подстилки. Полог древостоя адсорбирует выпадающие из атмосферы частицы полиметаллической пыли, которые впоследствии накапливаются в растительном опаде, что приводит к повышенному уровню загрязнения органогенного горизонта подзолов тяжелыми металлами в приствольных и подкороновых зонах деревьев *Pinus sylvestris* по отношению к межкороновому пространству. В условиях аэротехногенного загрязнения, регистрируемого на территории буферной зоны, средообразующая роль древесного яруса заметно ослабляется. Запас биомассы мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов более равномерно распределен по площади фитоценоза по сравнению с его распределением в фоновом сосняке. В то же время в буферной зоне толщина лесной подстилки более контрастно различается в приствольных к межкороновым микроместообитаниям, однако ее запас не связан с положением в тессере. Для более полного выявления влияния древесного яруса на микромозаику напочвенного покрова необходимы дальнейшие исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках выполнения государственного задания по плановой теме лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН. Авторы благодарят сотрудников Лапландского государственного биосферного заповедника за помощь в сборе полевого материала и выражают искреннюю благодарность анонимному рецензенту.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. 2011. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв. — Лесоведение. 6: 39–48. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097643&>
2. Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А. 2016. Влияние ели на кислотность и содержания элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Почвоведение. 11: 1355–1367. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16110071>
3. Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. 2011. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике. — Лесоведение. 6: 67–78. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097645>
4. Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В., Алейников А.А., Смирнов В.Э. 2013. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника. — Экология. 1: 3–10. <https://elibrary.ru/item.asp?doi=10.7868/S0367059713010083>
5. Лебедева В.Х., Инатов В.С., Тиходева М.Ю. 2015. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах. — Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2: 32–46. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>

6. *Артемкина Н.А., Орлова М.А., Лукина Н.В.* 2018. Микромозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов подстилки северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Лесоведение. 2: 97–106. <https://doi.org/10.7868/S002411481802002X>
7. *Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г., Тебенькова Д.Н.* 2018. Оценка состава почвенных вод северотаежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона. — Почвоведение. 3:284–296. <https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
8. *Данилова М.А., Лукина Н.В., Кузнецова А.И., Смирнов В.Э.* 2019. Влияние древесных растений на плодородие почв таежных лесов. — В сб.: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всеросс. научн. конф. с международ. участием. Апатиты. С. 18–19. http://inerp.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
9. *Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д.* 2020. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. — Почвоведение. 1: 31–43. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
10. *Никонов В.В., Лукина Н.В.* 1994. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты. 315 с.
11. *Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г.* 2002. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова. — Ботан. журн. 87(8):107–119.
12. *Иванова Е.А., Артемкина Н.А., Лукина Н.В.* 2019. Разложение опада в сосновых лесах на северном пределе распространения на Кольском полуострове. — В сб.: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всеросс. научн. конф. с международ. участием. Апатиты. С. 30–32. http://inerp.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
13. *Лянгузова И.В., Примак П.А.* 2019. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова. — Растительные ресурсы. 4: 473–489. <https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
14. *Ханина Л.Г., Грозовская И.С., Смирнов В.Э., Романов М.С., Бобровский М.В.* 2013. Анализ базы данных по биомассе лесного напочвенного покрова для моделирования его динамики в круговоротных моделях лесных экосистем. — Хвойные бореальной зоны. XXXI (1–2): 22–29. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20285336>
15. *Динамика лесных сообществ Северо-Запада России.* 2009. СПб. 276 с.
16. *Иванова Е.А., Лукина Н.В.* 2017. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении. — Лесоведение. 5: 47–58. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1049>
17. *Одинцов П.Е., Караванова Е.И., Степанова А.А.* 2018. Трансформация водорастворимых органических веществ подстилок подзолов фоновых и техногенных территорий Кольского полуострова. — Почвоведение. 8: 1022–1032. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18080099>
18. *Иванова Е.А., Лукина Н.В., Данилова М.А., Артемкина Н.А., Смирнов В.Э., Ершов В.В., Исаева Л.Г.* 2019. Влияние аэротехногенного загрязнения на скорость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения. — Лесоведение. 6: 533–546. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1214>
19. *Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.* 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с. https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_28031#7
20. *Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014, исправленная и дополненная версия 2015.* Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Доклады о мировых почвенных ресурсах №106. ФАО, Рим. 203 с. <http://www.fao.org/3/i3794ru/I3794RU.pdf>
21. *Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г.* 2017. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмоскovie (на примере УОПЭЦ “Чашниково”). — Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 4: 11–20. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30267046>
22. *Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю.* 2009. Основные этапы восстановительной динамики северотаежных лесов. — В кн.: Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. С. 228–236.
23. *Лянгузова И.В.* 2017. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки. — Экология. 4: 250–260. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040114>
24. *Кашулина Г.М.* 2017. Экстремальное загрязнение почв выбросами медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове. — Почвоведение. 7: 860–873. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17070036>

25. Кашулина Г.М. 2018. Мониторинг загрязнения почв тяжелыми металлами в окрестностях медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове. — Почвоведение. 4: 493–505. <https://doi.org/10.7868/S0032180X1804010X>
26. Лянгузова И.В. 2016. Тяжелые металлы в северотаежных экосистемах России. Saarbrücken (Германия). 260 с.
27. Лянгузова И.В., Ярмишко В.Т., Евдокимов А.С., Беляева А.И. 2018. Состояние сосновых лесов Кольского полуострова на фоне снижения объемов атмосферных выбросов предприятием цветной металлургии. — Растительные ресурсы. 54(4): 516–531. <https://doi.org/10.1134/S0033994618040039>
28. Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. 2002. Влияние пожаров и атмосферного загрязнения на структуру и продуктивность напочвенного покрова и травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов на европейском севере России. — Растительные ресурсы. 38(2): 40–54. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29012198>
29. Бондаренко М.С., Лянгузова И.В., Горшков В.В., Баккал И.Ю. 2018. Изменение фитомассы нижних ярусов северотаежных сосновых лесов при экспериментальном загрязнении почв тяжелыми металлами. — Растительные ресурсы. 54(1): 59–74. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32328491>
30. Бергман И.Е., Воробейчик Е.Л. 2017. Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах. — Лесоведение. 1: 24–38.
31. Демаков Ю.П., Исаев А.В., Шарафутдинов Р.Н. 2017. Роль лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и вариabельность ее параметров. — В сб.: Научные Труды Государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. Вып. 8. С. 15–43. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30729474>
32. Семко А.П. 1982. Гидротермический режим почв лесной зоны Кольского полуострова. Апатиты. 142 с.
33. Ипатов В.С., Трофимец В.И. 1988. Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках — Экология. 1:19–23.

Spatial Distribution of the Ground Cover and Forest Litter Stocks in Background and Defoliating Pine Forests of the Kola Peninsula

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

^a*Komarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia*

^b*Saint-Petersburg State Forest Technical University, Saint Petersburg, Russia*

^{*}*e-mail: Ilyanguzova@binran.ru*

Abstract—The results of the study of intra-cenotic heterogeneity of soil and vegetation cover in middle-aged pine forests of lichen-green moss type in the background area of the Kola Peninsula and within the buffer zone of the ‘Severonikel’ smelter (Monchegorsk) are presented. The features of the biomass accumulation by various groundcover components (lichens, mosses, dwarf shrubs), as well as stock of plant waste and forest litter in dependence on the position in the tesserae, were identified. In this study tessera is understood as an aggregate of *Pinus sylvestris* L. tree base, under-crown and canopy gap areas with different local environmental conditions. Comparison of the forest ecosystem components stock weight in various micro-habitats revealed significant intra-ecosystem variation of this parameter, both under background conditions and in areas affected by air pollution. In response to the adsorption of polymetallic dust from the air by tree canopies, an increased level of soil contamination by heavy metals is registered at *Pinus sylvestris* tree base and under-crown areas. Almost 2-fold difference in the level of contamination of the Al-Fe-humus podzol organic horizons in the pine forest communities of buffer zone are caused by the prevailing wind patterns. These differences are the reason for the uneven response of ground cover to the human-induced air pollution. When man-made load index is < 10 arb. units, the trends in accumulation of organic matter by the soil and vegetation cover are not violated both in the phytocenosis on the whole and in dependence on the position in tessera. When the man-made load index increases to an average of 15 arb. units, the species composition and structure of the moss-lichen layer changes, its biomass stock, the aboveground biomass of dwarf shrubs and the total ground cover biomass decrease, as well as the thickness of the forest litter.

Keywords: biomass stock, ground cover, plant waste, forest litter, northern taiga, pine forests, aerotechnogenic pollution, heavy metals, Kola peninsula

ACKNOWLEDGMENTS

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

REFERENCES

1. Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O., Smirnov V.E., Kravchenko T.V. 2011. Forest ecosystem mosaics and soil fertility. – Russian J. Forest Science. 6: 39–48. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097643&> (In Russian)
2. Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Artemkina N.A. 2016. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of northern taiga dwarf shrub–green moss spruce forests. – Eurasian Soil Science. 3: 327–339. (In Russian) <https://doi.org/10.1134/S1064229316110077>
3. Smirnova O.V., Aleinikov A.A., Semikolennykh A.A., Bovkunov A.D., Zaprudina M.V., Smirnov N.S. 2011. Spatial heterogeneity of the soil–plant cover in dark coniferous forests of the Pechoro-Ilychskii reserve. – Russian J. Forest Science. 6: 67–78. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097645> (In Russian)
4. Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleynikov A.A., Smirnov V.E. 2013. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora–Ilych state nature reserve. – Russ. J. Ecol. 44(1): 1–8. <https://doi.org/10.1134/S1067413613010086>
5. Lebedeva V.Kh., Ipatov V.S., Tikhodeeva M.Yu. 2015. Heterogeneity of the spatial structure of the living ground cover in forest communities. – Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology. 2: 32–46. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750> (In Russian)
6. Artemkina N.A., Orlova M.A., Lukina N.V. 2018. Microscale structure of vegetation and variability of the chemical composition of L layer of the litter in dwarf shrub–green moss spruce forests of the Northern taiga. – Contemp. Probl. Ecol. 11: 754–761. <https://doi.org/10.1134/S1995425518070028>
7. Lukina N.V., Ershov V.V., Gorbacheva T.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Teben'kova D.N. 2018. Assessment of soil water composition in the Northern taiga coniferous forests of background territories in the industrially developed region. – Eurasian Soil Sc. 51(3):277–289. <https://doi.org/10.1134/S1064229318030079>
8. Danilova M.A., Lukina N.V., Kuznetsova A.I., Smirnov V.E. 2019. The effect of woody plants on soil fertility in taiga forests. – In: Ecological problems of the Northern regions and ways of their solution: Abstr. of the VII Russian scientific conference with international participation. Apatity. P. 18–19. (In Russian) http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
9. Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Ya. D. 2020. Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litter and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands. – Eurasian Soil Sc. 53(1): 27–38. <https://doi.org/10.1134/S1064229320010135>
10. Nikonov V.V., Lukina N.V. 1994. Biogeokhimicheskiye funktsii lesov na severnom predele rasprostraneniya [Biogeochemical functions of forests at the Northern limit of their distribution]. Apatity. 315 p. (In Russian)
11. Nikonov V.V., Lukina N.V., Smirnova E.V., Isaeva L.G. 2002. The influence of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* on primary productivity of lower layers of coniferous forests in Kola Peninsula. – Botanicheskii Zhurnal. 87(8): 107–119. <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&v=t&start=200> (In Russian)
12. Ivanova E.A., Artemkina N.A., Lukina N.V. 2019. Litter decomposition in the pine forests at the Northern tree line on the Kola Peninsula. – In: Ecological problems of Northern regions and ways of their solution: Abstr. of the VII Russian scientific conference with international participation. Apatity. P. 30–32. (In Russian) http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
13. Lyanguzova I.V., Primak P.A. 2019. Distribution of ground vegetation and forest litter stock in middle-aged pine forests of the Kola Peninsula. – Plant resources. 4: 473–489. <https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
14. Khanina L.G., Grozovskaya I.S., Smirnov V.E., Romanov M.S., Bobrovskiy M.V. 2013. [Analysis of databases on forest ground cover biomass for modelling its dynamics in forest ecosystems circulation models]. – Khvoynye boreal'noi zony. XXXI (1–2): 22–29. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20285336> (In Russian)
15. Dynamics of forest communities in Northwest Russia. 2009. SPb. 276 p. (In Russian)
16. Ivanova E.A., Lukina N.V. 2017. Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub–lichen pine forests under aerial technogenic pollution. – Russian J. Forest Science. 5: 47–58. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1049> (In Russian)
17. Odintsov P.E., Karavanova E.I., Stepanov A.A. 2018. Transformation of water-soluble organic substances in litters of podzols in the background and technogenic areas of the Kola Peninsula. – Eurasian Soil Sc. 51(8): 955–964. <https://doi.org/10.1134/S1064229318080094>
18. Ivanova E.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Artemkina N.A., Smirnov V.E., Ershov V.V., Isaeva L.G. 2019. The effect of air pollution on the rate of decomposition of plant litter at the Northern limit of pine forests. – Russian J. Forest Science. 6: 533–546. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1214>
19. Shishov L.L., Tonkonogova V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. 2004. [Classification and diagnostics of Russian soils]. Smolensk. 342 p. https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_28031#7 (In Russian)
20. World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Update 2015. World soil resources reports 106. FAO, Rome. 192 p. <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>

21. *Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G.* 2017. Features of forest litters in conjunction with ground cover in the forest ecosystems of Moscow oblast (based on the example of the Chashnikovo Educational-Experimental Soil-Ecological Center). – Moscow Univ. Soil Sci. Bull. 72(4): 151–160. <https://doi.org/10.3103/S0147687417040068>
22. *Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Bakkal I.Yu.* 2009. [The main stages of the restoration dynamics of the North taiga forests]. – In: [Dynamics of forest communities in North-West Russia]. St. Petersburg. P. 228–236. (In Russian)
23. *Lyanguzova I.V.* 2017. Dynamic Trends of Heavy Metal Contents in Plants and Soil under Different Industrial Air Pollution Regimes. – Russ. J. Ecol. 48(4): 311–320. <https://doi.org/10.1134/S1067413617040117>
24. *Kashulina G.M.* 2017. Extreme pollution of soils by emissions of the copper–nickel industrial complex in the Kola Peninsula. – Eurasian Soil Sc. 50(7): 837–849. <https://doi.org/10.1134/S1064229317070031>
25. *Kashulina G.M.* 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper–nickel smelter on the Kola Peninsula. – Eurasian Soil Sc. 51(4): 467–478. <https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
26. *Lyanguzova I.V.* 2016. [Heavy metals in Northern taiga ecosystems in Russia]. Saabrucken. 260 p. (In Russian)
27. *Lyanguzova I.V., Yarmishko V.T., Evdokimov A.S., Belyaeva A.I.* 2018. State of the Kola Peninsula pine forest ecosystems following reduced atmospheric emissions from the nonferrous smelter. – Rastitelnye resursy. 54(4): 516–531. <https://doi.org/10.1134/S0033994618040039>
28. *Yarmishko V.T., Yarmishko M.A.* 2002. Influence of fires and atmospheric pollution on the structure and productivity of ground cover and grass-shrub layer of pine forests in the European North of Russia. – Rastitelnye resursy. 38(2): 40–54. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29012198> (In Russian)
29. *Bondarenko M.S., Lyanguzova I.V., Gorshkov V.V., Bakkal I.Yu.* 2018. Changes in the phytomass of the lower layers of Northern taiga pine forests under experimental pollution of soil by heavy metals. – Rastitelnye resursy. 54(1): 59–74. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32328491> (In Russian)
30. *Bergman I.E., Vorobeichik E.L.* 2017. The effect of a copper emissions on the stock and decomposition of coarse woody debris in the spruce and fir woodland. – Contemp. Probl. Ecol. 10(7): 790–803. <https://doi.org/10.1134/S1995425517070022>
31. *Demakov Yu.P., Isaev A.V., Sharafutdinov R.N.* 2017. Forest cover role in pine forests of Mari Trans-Volga region and variability of soil cover parameters. – Nauchnyye Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Bolshaya Kokshaga”. 8: 15–43. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30729474> (In Russian)
32. *Semko A.P.* 1982. Gidrotermicheskiy rezhim pochv Kolskogo poluostrova [Hydrothermal regime of soils in the forest zone of the Kola Peninsula]. Apatity. 142 p. (In Russian)
33. *Ipatov V.S., Trofimets V.I.* 1988. Influence of lichen and moss cover on water regime of upper rhizosphere in dry pine forest soil. – Soviet Journal of Ecology. 19(1): 16–20.

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ФИТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФРАКЦИЙ
СЕМЯН *SALVIA HISPANICA* (LAMIACEAE)

© 2020 г. А. С. Панова¹, Д. С. Дергачёв², М. А. Суботьялов^{1,3, *}

¹Новосибирский государственный педагогический университет, г. Новосибирск, Россия

²ООО “Медицинские Системы”, г. Санкт-Петербург, Россия

³Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия

*e-mail: subotyalov@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2020 г.

После доработки 10.05.2020 г.

Принята к публикации 10.06.2020 г.

Salvia hispanica (шалфей испанский, или чиа) — однолетнее травянистое растение, принадлежащее к сем. Яснотковые (Lamiaceae). Исследования по всему миру изучают преимущества использования семян чиа в медицинской, фармацевтической и пищевой промышленности. Цель настоящей работы — изучение компонентного состава различных фракций семян *S. hispanica* и профилей входящих в них основных классов биологически активных веществ. Объектами исследования являлись образцы, полученные в результате холодного отжима семян шалфея испанского (масло, отжим, шрот). Проведенное исследование показало, что масло *S. hispanica* и сопутствующие продукты содержат набор биологически значимых веществ, который включает белки, аминокислоты, липиды и полифенольные соединения. Масло и отжим состоят, в основном, из чистых или смешанных триглицеридов линоленовой и линолевой кислот. Белки, аминокислоты и глицерофосфолипиды локализованы преимущественно в отжиме и шроте. Представители класса полифенольных соединений распределены в исследованных образцах достаточно равномерно.

Ключевые слова: шалфей испанский, чиа, *Salvia hispanica*, линолевая кислота, линоленовая кислота, лейцин, изолейцин, кверцетин, кемпферол, компонентный состав, фитохимия

DOI: 10.31857/S0033994620030061

Шалфей испанский *Salvia hispanica* L., также известный как чиа, является однолетним травянистым растением, родом из Южной Мексики и Северной Гватемалы. Принадлежит к сем. Яснотковые (Lamiaceae), или Губоцветные (Labiatae), роду Шалфей (*Salvia*). Род *Salvia* состоит из приблизительно 900 видов, которые в течение тысячелетий широко распространялись в нескольких регионах мира, включая Южную Африку, Центральную Америку, Северную и Южную Америку и Юго-Восточную Азию. Чиа культивировалась месопотамскими культурами, была одним из важнейших компонентов рациона майя и ацтеков [1], но затем исчезла на столетия до середины XX в., когда она была вновь открыта. Сегодня *S. hispanica* культивируется не только в Мексике и Гватемале, но и в Австралии, Боливии, Колумбии, Перу, Аргентине, Америке и Европе. В настоящее время Мексика признана крупнейшим в мире производителем чиа [2].

Семена шалфея испанского характеризуются высоким содержанием пищевых волокон и белков, богатых многими экзогенными аминокисло-

тами. Кроме того, семена чиа характеризуются высоким содержанием полиненасыщенных жирных кислот, относящихся к группе ω-3 жирных кислот, в основном α-линоленовой кислоты. Эти семена также являются хорошим источником многих минералов и витаминов (А, В1, В2 и В3), а также биоактивных соединений с высокой антиоксидантной активностью, особенно полифенолов, токоферолов и флавоноидов, таких как хлорогеновая и кофейная кислоты, кверцетин, кемпферол и т.д. [3, 4].

В последние годы семена чиа стали одним из самых узнаваемых продуктов питания в мире благодаря своим питательным и лекарственным свойствам [2]. Пищевые и терапевтические свойства семян *S. hispanica* в настоящее время исследуются многими научными центрами.

Метаболизм глюкозы и липидный профиль

Многочисленные исследования показали, что чиа и его производные восстанавливают сниженную чувствительность клеток к инсулину, вызванную ожирением [5], способствуют снижению

уровня глюкозы в крови и дискретному снижению веса [6], а также увеличению выносливости у бегунов на длинные дистанции [7].

Исследование, проведенное на инсулинорезистентных (IR) крысах с дислипидемией, получавших рацион, богатый сахарозой (SRD), показывают, что сердца крыс, получавших SRD, проявляют липотоксичность, что свидетельствует о нарушении утилизации липидов миокарда; по сравнению с группой SRD, чиа нормализует артериальное давление, а также улучшает, либо полностью устраняет липотоксичность сердца [8–10]. Показано снижение гипертрофии адипоцитов, улучшение активности липогенных ферментов, липолиза и антилиполитического действия инсулина, нормализация фосфорилирования и окисления глюкозы в хранилище липидов скелетных мышц [11], изменение профиля фосфолипидов жирных кислот, уменьшение отложенного коллагена в левом желудочке [12].

Результаты исследования влияния шалфея испанского на массу тела, висцеральное ожирение и факторы риска, связанные с ожирением, у людей с избыточным весом и ожирением с диабетом II типа подтверждают полезную роль семян чиа в содействии снижению веса и уменьшению факторов риска, связанных с ожирением, при сохранении хорошего гликемического контроля. Чиа может быть полезным диетическим дополнением к традиционной терапии ожирения при диабете [13–15].

Показано, что включение чиа в рационы пациентов с ожирением, страдающих дислипидемией и/или неалкогольной жировой болезнью печени (НАЖБП), а также неалкогольным стеатогепатитом (НАСГ), может улучшить состояние их здоровья и предотвратить развитие цирроза и гепатоцеллюлярной карциномы (ГЦК) печени [16].

Противовоспалительное и антиоксидантное действие

Такие экстрактивные компоненты в *S. hispanica*, как фенольные кислоты (розмариновая кислота, кофейная кислота, даншенсу, хлорогеновая кислота, кверцетин, мирицетин и кемпферол) и липофильные соединения (каротиноиды, токоферолы, фосфолипиды и α -липовая кислота) связаны с антиоксидантными эффектами [5]. Потребление чиа взрослыми самками крыс, получавших рацион с высоким содержанием жиров, улучшало антиоксидантную активность за счет увеличения экспрессии супероксиддисмутазы и каталазы. Кроме того, потребление чиа снижало концентрацию маркеров воспаления IL-1 β , IL-6 и TNF- α и холестерина [17, 18]. Хотя антиоксидантная активность и количество фенольных соединений семян и масла чиа различны, исследования выявили сходные эффекты как семян, так и масла в

модуляции окислительного стресса. Благоприятный эффект, продемонстрированный для обеих фракций, может быть обусловлен взаимодействием между химическими компонентами в семени и синергетической активностью между липофильными соединениями в масле чиа [5, 19].

Результаты рандомизированного двойного слепого клинического исследования 30 детей с ожирением показывают, что семена чиа могут оказывать противовоспалительное действие [20].

Разные фракции семян шалфея испанского приводят к различным эффектам. Так гидролизованные экстракты чиа обладают большим антиоксидантным действием. Также показано, что масло чиа действует быстрее, чем семена чиа, однако при этом следует соблюдать методы экстракции, чтобы избежать потерь в отношении антиоксидантных соединений. Показано, что масло чиа, полученное из жареных семян, имеет более низкое содержание α -, β -, γ -, δ -токоферолов, β и γ -токотриенолов. Последние данные показали, что тепло действует отрицательно на физико-химические и биоактивные свойства масла чиа [5].

Кардиозащитные эффекты

ω -3-линоленовая кислота играет важную роль в образовании некоторых жизненно важных биохимических соединений, таких как лейкотриены и тромбоксаны, которые связаны с многочисленными физиологическими функциями в организме человека. Кроме того, ω -3 жирные кислоты обладают способностью блокировать дисфункции кальциевых и натриевых каналов, которые в противном случае могут привести к гипертонии, улучшать парасимпатический тонус и имеют антиаритмическое действие. Потребление муки чиа способно снизить артериальное давление у людей с гипертонической болезнью, причем, как у пациентов, ранее получавших лекарства, так и у тех, кто лекарства не принимал [22, 23]. Кроме того, употребление семян чиа во время беременности способствует развитию сетчатки и мозга плода [2, 21].

Результаты исследований, проведенных на самцах крыс линии Wistar, показали, что кормление семенами чиа повышало полезный уровень холестерина липопротеинов высокой плотности (ЛПВП). Кроме того, кормление семенами чиа приводило к снижению содержания ω -6 в плазме, что в результате приводило к снижению отношения ω -6 : ω -3 и оказывало последующее кардиозащитное действие [2].

Прочие эффекты *S. hispanica*

Считается, что полифенолы и ω -3 жирные кислоты имеют терапевтический потенциал при болезни Альцгеймера. Однако известно, что добавление чиа, богатого данными соединениями,

во время прогрессирования болезни Альцгеймера может усугубить течение данного заболевания [24]. Более поздние исследования показывают, что *S. hispanica* способствует улучшению памяти, а также проявляет антидепрессантную активность при хроническом введении [25].

Показано увеличение концентрации IgE вследствие применения чиа в форме семян или масла в качестве источника ω -3 жирных кислот. Также известно, что местное применение 4% масла чиа улучшает гидратацию кожных покровов [21]. Известно, что шалфей испанский ингибирует рост и метастазирование аденокарциномы молочной железы мыши [26]. Однако на модели Walker 256 добавление муки чиа не предотвращало эффекты опухолей [27].

Таким образом, *S. hispanica* обладает биологически активным потенциалом, и его ежедневное употребление может снизить риск развития хронического заболевания, главным образом из-за антиоксидантного, противовоспалительного, гипогликемического и гиполлипидемического эффектов семян. Потребление семян чиа может улучшить липидный профиль, толерантность к инсулину и глюкозе и снизить риск сердечно-сосудистых заболеваний.

Учитывая широкое распространение и применение шалфея испанского в научной и народной медицине, представляет интерес исследование компонентного состава различных производных данного растительного ресурса.

Цель работы – изучение компонентного состава различных фракций семян *S. hispanica* и профилей входящих в них основных классов биологически активных веществ.

МАТЕРИАЛ И АНАЛИТИЧЕСКОЕ ОБОРУДОВАНИЕ

Объекты исследования

Исследованы три образца, обозначенные номерами “1”, “2” и “3”. Первый образец – прозрачная маслянистая жидкость желтого цвета – масло, полученное в результате холодного отжима из семян шалфея испанского. Второй образец – отжим, состоящий из двух несмешивающихся жидких фаз. При этом верхний слой по внешнему виду похож на образец 1. Третий образец – аморфное вещество черного цвета – является осадком, выделенным из отжима, шрот.

Страна-производитель: Аргентина. Физико-химические исследования образцов выполнены на базе ФГБУН “Институт токсикологии ФМБА России” в 2016 г.

Средства измерений

- Ультраэффективный жидкостный хроматограф Acquity UPLC H-class с тандемным масс-спектрометром Xevo TQD (Waters, США).
- Масс-спектрометр MALDI-TOF/TOF Ultraflex (Bruker, Германия).
- Хроматограф газовый GCMS-QP2010 Plus (Япония).
- Весы лабораторные электронные Adventurer AR 2140 (Ohaus, США) с погрешностью взвешивания 0.0001 г.
- Колбы мерные вместимостью 50, 100 и 1000 мл.
- Пипетки автоматические Proline (Biohit, Финляндия).

Вспомогательные устройства

- Комбинированная мембранная установка серии УВОИ-“М-Ф” для получения деионизированной воды (Медиана-Фильтр, Россия).
- Аппарат для встряхивания образцов (Chirana, Чехия).
- Центрифуга лабораторная, мод. ОПН-8УХЛ4.2 (Россия).
- Пробирки Vacuette, 9 мл.

Реактивы и материалы

- Ацетонитрил для хроматографии, сорт 0, ос. ч., (Криохром, Россия).
- Вода деионизированная, аналитической степени чистоты (не более 5 мкСим/см).
- Кислота трифторуксусная (Fluka, Швейцария).
- Метиленхлорид, х. ч., ТУ 2631-019-444931179-98.
- Метанол (Sigma-Aldrich, США).
- Гексан, ТУ 6-09-06-657-84.
- Нингидрин, х. ч., (Chemapol, Чехия).
- Фосфорно-молибденовая кислота ГОСТ Р 51018-97.
- Стандартный образец БСА (Sigma-Aldrich, США).
- Натрия гидроксид, х. ч., (Sigma-Aldrich, США).
- Фенилизотиоцианат (Fluka, Швейцария).

МЕТОДЫ АНАЛИЗА, РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определение интегральных характеристик

Определение суммарного содержания липидов

К навескам по 1 г образцов 1–3 прибавляли по 5 мл воды и хлористого метилена. Пробы встряхивали на аппарате в течение 20 мин, центрифугировали и отделяли органические слои. Экстракты хлористого метилена упаривали и остатки

Таблица 1. Суммарное содержание липидов в семенах *Salvia hispanica***Table 1.** The total lipid content in seeds of *Salvia hispanica*

№	Образец Sample	Содержание липидов, % Lipid content, %
1	1	97.5
2	2 (верх) 2 (top)	98.7
3	2 (низ) 2 (bottom)	66.5
4	3	2.3

Таблица 2. Определение общего белка в семенах *Salvia hispanica* по методу Лоури**Table 2.** Determination of total protein in seeds of *Salvia hispanica* by the Lowry assay

№	Образец Sample	Содержание белка, мг/г Protein content, mg/g
1	1	0.04
2	2 (верх) 2 (top)	0.105
3	2 (низ) 2 (bottom)	33.90
4	3	41.30

сушили в течение 3 ч при температуре 90 °С. Общее содержание липидов в образцах определяли с помощью гравиметрического анализа (табл. 1).

Определение общего белка

Для определения содержания белка в образцах 1 и 2 (верх) отбирали по 1 мл водных экстрактов, полученных аналогично методике определения суммарного содержания липидов, и проводили анализ по методу Лоури [28¹].

При анализе образцов 2 (низ) и 3 использовали другую процедуру подготовки проб в связи с их быстрым набуханием в воде. К навескам по 1 г прибавляли по 5 мл гексана, встряхивали на аппарате в течение 10 мин и центрифугировали. Удаляли количественно гексан и к остаткам прибавляли по 5 мл ацетонитрила и воды. Пробы встряхивали на аппарате в течение 1 ч, центрифугировали и отбирали по 100 мкл супернатантов для анализа по методу Лоури.

Количественный спектрофотометрический анализ производили методом внешнего стандарта, используя в качестве стандартного образца бычий сывороточный альбумин (табл. 2).

Согласно литературным данным, содержание белка в семенах *S. hispanica* достигает 25% [29].

¹ Государственная Фармакопея СССР. XI. Вып. 2. 1990. М. 385 с.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что в процессе переработки белковые вещества локализируются преимущественно во 2-й и 3-й фракциях.

Определение свободных аминокислот методом ВЭЖХ-СФ

Качественные реакции с нингидрином показали, что аминокислоты присутствуют в нижнем слое образца 2 и в образце 3. Поэтому испытание проведено только для двух объектов исследования – отжима и шрота (табл. 3).

Подготовка проб: к навескам образцов (около 1.0 г) прибавляли по 5 мл гексана и встряхивали на аппарате в течение 15 мин. После центрифугирования гексановые экстракты, содержащие липофильные соединения, удалили, а к остаткам прибавили по 10 мл смеси ацетонитрила и 0.1 М раствора соляной кислоты в соотношении 50 : 50. Пробы встряхивали на аппарате в течение 1 ч и центрифугировали при 4000 об./мин в течение 10 мин. К аликватам супернатантов по 10 мкл прибавляли по 15 мкл 0.1 М гидроксида натрия, 15 мкл ацетонитрила и 2 мкл фенилизотиоцианата. Пробы выдерживали при комнатной температуре в темном месте в течение 20 мин и упаривали досуха в высоком вакууме. Сухие остатки растворяли в 100 мкл водно-ацетонитрильной смеси в соотношении 19 : 1 и вводили в хроматограф.

Условия хроматографирования:

Колонка: Hypersil Gold aQ, заполненная октадецилсиликагелем (150 × 2.1) мм, 5 мкм;

Подвижная фаза: смесь 0.05% раствора трифторуксусной кислоты и ацетонитрила;

Градиент: увеличение доли ацетонитрила от 0 до 55% за 20 мин;

Скорость потока: 0.2 мл/мин;

Температура колонки: 40 °С;

Длина волны УФ-детектора: 254 нм;

Объем пробы: 10 мкл.

Данные таблицы показывают, что суммарное содержание аминокислот в отжиме и шроте примерно одинаковое и составляет 1.5–2.0%. Тем не менее, по разнообразию перечень идентифицированных соединений в образце 3 оказался более полным.

Количественный анализ, выполненный методом внешнего стандарта, свидетельствует о высокой степени совпадения концентраций отдельных аминокислот в двух образцах. Наиболее наглядно это проявляется в случае главных компонентов – лейцина и изолейцина.

Таблица 3. Содержание аминокислот в отжиме и шроте семян *Salvia hispanica*
Table 3. Amino acid content in *Salvia hispanica* seed pulp and oil cake

№	Аминокислота Amino acid	Содержание, мг/г Content, mg/g	
		образец 2 (низ) sample 2 (bottom)	образец 3 sample 3
1	Серин + Аспарагин Serine + Asparagine	—	0.18
1	Аргинин + Треонин Arginine + Threonine	—	2.41
2	Тирозин Tyrosine	0.57	0.91
3	Валин Valine	1.37	0.90
4	Метионин Methionine	—	1.27
5	Цистеин Cysteine	0.23	0.52
6	Изолейцин Isoleucine	8.76	6.86
7	Лейцин Leucine	4.03	4.90
8	Фенилаланин Phenylalanine	0.52	0.37
9	Триптофан Tryptophan	0.26	0.32
	Итого: Total:	15.74	18.64

Исследование методом ГЖХ-МС

Изучение образцов 1 и 2

Подготовка проб для анализа: навески испытуемых образцов по 0.05 г выдерживали в герметично закрытых сосудах с 2 мл метанола, насыщенного хлористым водородом, при температуре 80 °С в течение 1 ч. К реакционным массам прибавляли по 2 мл воды и по 2 мл гексана. Полученный гексановый экстракт сушили безводным сульфатом натрия, упаривали в токе азота до объема 50 мкл и использовали для анализа.

При изучении образца 2 исследовали по отдельности верхний и нижний слой.

Условия хроматографирования:

Капиллярная колонка: Ultra-2 (25 м × 0.2 мм);

Температура инжектора и детектора: 280 °С;

Начальная температура колонки: 160 °С (3 мин);

Скорость нагрева колонки: 4 °С/мин;

Конечная температура колонки: 280 °С (10 мин);

Газ-носитель: гелий, 0.9 мл/мин;

Деление потока: 1 : 50;

Объем пробы: 1 мкл.

Хроматограммы образцов регистрировали по полному ионному току в диапазоне масс от 35 до 450.

Обработка экспериментальных данных и идентификация компонентов пробы произведены с помощью программного обеспечения GCMSsolution, библиотеки масс-спектров NIST08 и на основании анализа спектральной информации.

Результаты количественной оценки содержания жирных кислот или их производных объединены в табл. 4.

Полученные данные показывают, что в исследованных образцах присутствует один и тот же ограниченный набор из 6 жирных кислот с похожим распределением. Основным компонентом является α-линоленовая кислота (53–58%). Кроме того, обнаружены линолевая, пальмитиновая, олеиновая и стеариновая кислоты, а также изомер олеиновой кислоты. Перечень дан в порядке уменьшения относительного содержания компонентов.

Изучение образца 3

Подготовка пробы для анализа: к навеске 1 г образца 3 прибавляли 5 мл хлористого метилена и встряхивали на аппарате в течение 20 мин. Экстракт декантировали и упаривали досуха. Сухой остаток перерастворяли в 100 мкл хлористого метилена.

Таблица 4. Определение жирных кислот в масле и отжиме семян *Salvia hispanica*
Table 4. Fatty acid composition of *Salvia hispanica* seed oil and pulp

№	Время удерживания, мин Retention time, min	Компонент Compound	Содержание жирных кислот Fatty acid content, %		
			образец 1 sample 1	образец 2 (верх) sample 2 (top)	образец 2 (низ) sample 2 (bottom)
1	12.497	Гексадекановая кислота, метиловый эфир Hexadecanoic acid, methyl ester	9.82	9.97	9.09
2	16.023	9,12-октадекадиеновая кислота (Z,Z)-, метиловый эфир 9,12-Octadecadienoic acid (Z,Z)-, methyl ester	21.33	21.21	18.89
3	16.114	9,12,15-октадекатриеновая кислота, метиловый эфир, (Z,Z,Z)- 9,12,15-Octadecatrienoic acid, methyl ester, (Z,Z,Z)-	53.22	55.34	58.24
4	16.210	9-октадеценовая кислота (Z)-, метиловый эфир 9-Octadecenoic acid (Z)-, methyl ester	9.29	8.09	8.50
5	16.329	Октадеценовая кислота, метиловый эфир Octadecenoic acid, methyl ester	1.44	0.99	0.96
6	16.843	Октадекановая кислота, метиловый эфир Octadecanoic acid, methyl ester	4.91	4.41	4.32
		Итого: Total:	100.00	100.00	100.00

Условия хроматографирования:

Капиллярная колонка: Ultra-2 (25 м × 0.2 мм);

Температура инжектора и детектора: 280 °С;

Начальная температура колонки: 50 °С (3 мин);

Скорость нагрева колонки: 10 °С/мин;

Конечная температура колонки: 280 °С (20 мин);

Газ-носитель: гелий, 1 мл/мин;

Деление потока: 1 : 20;

Объем пробы: 1 мкл.

Регистрация хроматограммы и обработка данных производились аналогично таковым при изучении образцов 1 и 2 (табл. 5).

Подобно образцам 1 и 2 в экстракте образца 3 также обнаружены предельные и непредельные жирные кислоты с числом атомов углерода 16 и 18 и преобладанием α -линоленовой кислоты. Кроме того, в пробе идентифицированы стероидные соединения: ситостерол (19.5%) и стигмастерол (2.6%) и ряд их производных, а также γ -токоферол (2.8%).

Масс-спектрометрическое исследование испытуемых образцов

В предыдущем разделе идентифицированы жирные кислоты, являющиеся структурными

элементами липидов разных классов. Химическое строение их представителей в составе образцов 1–3 установлено с помощью метода МАЛДИ.

Подготовка проб: для испытаний готовили 0.4% растворы анализируемых веществ в ацетонитриле. При исследовании образца 2 состав каждой фракции изучали по отдельности.

Условия регистрации масс-спектров:

Матрица: диоксибензойная кислота;

Диапазон массовых чисел: 200–1500 Да;

Мощность лазера: 30%;

Число импульсов: 1500.

Идентификация соединений производилась по положительным ионам на основании результатов Milman et al. [30] и применения электронной базы LIPID MAPS [31]. При этом использованы данные высокого разрешения, полученные при внутренней калибровке прибора по массе с добавлением в анализируемые образцы смеси пептидов известного состава. В указанных условиях точность определения массы составляет 5–15 ppm (табл. 6, 7).

Таблица 5. Идентификация летучих компонентов в шроте семян *Salvia hispanica*
Table 5. Identification of volatile components in the meal of seeds of *Salvia hispanica*

№	Время удерживания, мин Retention time, min	Компонент Compound	%
1	20.493	n-гексадекановая кислота n-Hexadecanoic acid	5.37
2	22.197	9,12,15-октадекатриеновая кислота 9,12,15-Octadecatrienoic acid, (Z,Z,Z)-	56.75
3	22.393	Октадекановая кислота Octadecanoic acid	1.53
4	26.490	9,12-октадекадиеновая кислота, 2,3-дигидроксипропиловый эфир 9,12-Octadecadienoic acid (Z,Z)-, 2,3-dihydroxypropyl ester	2.38
5	26.762	Октадекановая кислота, 2,3-дигидроксипропиловый эфир Octadecanoic acid, 2,3-dihydroxypropyl ester	0.32
6	30.834	Гамма-токоферол Gamma-Tocopherol	2.93
7	31.977	Str MW = 396	1.07
8	34.206	Эргоста-5-ен-3-ол, (3.бета)- Ergost-5-en-3-ol, (3.beta.)-	3.07
9	34.913	Стигмастерол Stigmasterol	2.72
10	36.375	Гамма-ситостерол Gamma-Sitosterol	20.36
11	36.644	Стигмаста-5,24(28)-диен-3-ол, (3.бета)- Stigmasta-5,24(28)-dien-3-ol, (3.beta.)-	1.45
12	38.033	4,22-стигмастадиен-3-он 4,22-Stigmastadiene-3-one	0.35
13	39.826	Стигмаст-4-ен-3-он Stigmast-4-en-3-one	1.23
14	40.023	9,19-циклоланостан-3-ол, 24-метилен-, (3.бета)- 9,19-Cyclolanostan-3-ol, 24-methylene-, (3.beta.)-	0.47
		Итого: Total:	100.00

Таблица 6. Идентификация жиров в масле и отжиге семян *Salvia hispanica*
Table 6. Identification of fats in *Salvia hispanica* seed oil and pulp

№	Масса иона Ion mass, m/z	Брутто-формула Molecular formula	Идентификация Identification
1	895.7	$[C_{57}H_{92}O_6 + Na]^+$	Триглицерид, эфир линоленовой кислоты (18:3) Triglyceride, linolenic acid ester (18:3)
2	897.7	$[C_{57}H_{94}O_6 + Na]^+$	Триглицерид, смешанный эфир линоленовой (два остатка) и линолевой кислот (18:2) Triglyceride, mixed ester of linolenic (two residues) and linoleic acids (18:2)
3	911.7	$[C_{57}H_{92}O_6 + K]^+$	Триглицерид, эфир линоленовой кислоты Triglyceride, linolenic acid ester
4	913.7	$[C_{57}H_{94}O_6 + K]^+$	Триглицерид, смешанный эфир линоленовой (два остатка) и линолевой кислот Triglyceride, mixed ester of linolenic (two residues) and linoleic acids
5	915.7	$[C_{57}H_{96}O_6 + K]^+$	Триглицерид, смешанный эфир линоленовой (один остаток) и линолевой кислот Triglyceride, mixed ester of linolenic (one residue) and linoleic acids
6	917.7	$[C_{57}H_{98}O_6 + K]^+$	Триглицерид, эфир линолевой кислоты Triglyceride, linoleic acid ester

Таблица 7. Идентификация глицерофосфолипидов в семенах *Salvia hispanica*
Table 7. Identification of glycerophospholipids in *Salvia hispanica* seeds

№	Масса иона Ion mass, <i>m/z</i>	Брутто-формула Molecular formula	Идентификация Identification
1	496.5	[C ₂₄ H ₅₀ NO ₇ P + H] ⁺	Лизофосфатидилхолин, производное пальмитиновой кислоты (ЛФХ 16:0) Lysophosphatidylcholine, palmitic acid derivative (LPC 16:0)
2	518.5	[C ₂₆ H ₄₈ NO ₇ P + H] ⁺	Лизофосфатидилхолин, производное линоленовой кислоты (ЛФХ 18:3) Lysophosphatidylcholine, linolenic acid derivative (LPC 18:3)
3	520.5	[C ₂₆ H ₅₀ NO ₇ P + H] ⁺	Лизофосфатидилхолин, производное линолевой кислоты (ЛФХ 18:2) Lysophosphatidylcholine, linoleic acid derivative (LPC 18:2)
4	522.5	[C ₂₆ H ₅₂ NO ₇ P + H] ⁺	Лизофосфатидилхолин, производное олеиновой кислоты (ЛФХ 18:1) Lysophosphatidylcholine, oleic acid derivative (LPC 18:1)
5	556.3	[C ₂₆ H ₄₈ NO ₇ P + K] ⁺	Лизофосфатидилхолин, производное линоленовой кислоты (ЛФХ 18:3) Lysophosphatidylcholine, linolenic acid derivative (LPC 18:3)
6	558.3	[C ₂₆ H ₅₀ NO ₇ P + K] ⁺	Лизофосфатидилхолин, производное линолевой кислоты (ЛФХ 18:2) Lysophosphatidylcholine, linoleic acid derivative (LPC 18:2)
7	756.5	[C ₄₂ H ₇₈ NO ₈ P + H] ⁺	Фосфатидилхолин, производное пальмитиновой и линоленовой кислот (ФХ 16:0/18:3) Phosphatidylcholine, palmitic and linolenic acids derivative (PC 16:0/18:3)
8	758.5	[C ₄₂ H ₈₀ NO ₈ P + H] ⁺	Фосфатидилхолин, производное пальмитиновой и линолевой кислот (ФХ 16:0/18:2) Phosphatidylcholine, palmitic and linoleic acids derivative (PC 16:0/18:2)
9	778.5	[C ₄₄ H ₇₆ NO ₈ P + H] ⁺	Фосфатидилхолин, производное линоленовой кислоты (ФХ 18:3/18:3) Phosphatidylcholine, linolenic acid derivative (PC 18:3/18:3)
10	780.5	[C ₄₄ H ₇₈ NO ₈ P + H] ⁺	Фосфатидилхолин, производное линолевой и линоленовой кислот (ФХ 18:2/18:3, ФХ 18:3/18:2) Phosphatidylcholine, linoleic and linolenic acids derivative (PC 18:2/18:3, PC 18:3/18:2)
11	782.5	[C ₄₄ H ₈₀ NO ₈ P + H] ⁺	Фосфатидилхолин, производное олеиновой и линоленовой кислот (ФХ 18:1/18:3, ФХ 18:3/18:1) и линолевой кислоты (ФХ 18:2/18:2) Phosphatidylcholine, oleic and linolenic (PC 18:1/18:3, PC 18:3/18:1) and linoleic acids derivative (PC 18:2/18:2)
12	816.5	[C ₄₄ H ₇₆ NO ₈ P + K] ⁺	Фосфатидилхолин, производное линоленовой кислоты (ФХ 18:3/18:3) Phosphatidylcholine, linolenic acid derivative (PC 18:3/18:3)
13	818.5	[C ₄₄ H ₇₈ NO ₈ P + K] ⁺	Фосфатидилхолин, производное линолевой и линоленовой кислот (ФХ 18:2/18:3, ФХ 18:3/18:2) Phosphatidylcholine, linoleic and linolenic acids derivative (PC 18:2/18:3, PC 18:3/18:2)
14	820.5	[C ₄₄ H ₈₀ NO ₈ P + K] ⁺	Фосфатидилхолин, производное олеиновой и линоленовой кислот (ФХ 18:1/18:3, ФХ 18:3/18:1) и линолевой кислоты (ФХ 18:2/18:2) Phosphatidylcholine, oleic and linolenic (PC 18:1/18:3, PC 18:3/18:1) and linoleic acids derivative (PC 18:2/18:2)

Экспериментальные данные позволяют отметить следующее:

1. Триглицериды детектируются в образце 1 и в обеих фракциях образца 2 в виде комплексов с ионами Na⁺ и K⁺. Во всех случаях идентифицирован один и тот же набор из 6 производных, состоящий из чистых или смешанных триглицеридов линоленовой и линолевой кислот. Постоянным источником ионов щелочных металлов могут

быть минорные примеси соответствующих солей в растворителях и в самом масле, а также стеклянная посуда.

2. Другие липиды в процессе переработки попадают исключительно в отжим (фосфатидилхолины) или шрот (лизо- и фосфатидилхолины), что, вероятно, объясняется их цвиттер-ионной природой. Всего в пробах идентифицировано 14 глицерофосфолипидов, представляющих все-

Таблица 8. Определение полифенольных соединений в семенах *Salvia hispanica*
Table 8. Determination of polyphenolic compounds in *Salvia hispanica* seeds

№	Соединение Compound	Брутто-формула Molecular formula	<i>m/z</i> [M-H] ⁻	Результаты идентификации Identified			
				обр. 1 sample 1	обр. 2 (верх) sample 2 (top)	обр. 2 (низ) sample 2 (bottom)	обр. 3 sample 3
1	Кемпферол Kaempferol	C ₁₅ H ₁₀ O ₆	285	+			
2	Кверцетин Quercetin	C ₁₅ H ₁₀ O ₇	301	+	+	+	
3	Мирицетин Myricetin	C ₁₅ H ₁₀ O ₈	317	+	+		
4	Хлорогеновая кислота Chlorogenic acid	C ₁₆ H ₁₈ O ₉	353		+	+	+
5	Олеуропеин агликон Oleuropeinaglycon	C ₁₉ H ₂₂ O ₈	377		+	+	+

возможные комбинации четырех главных жирных кислот, обнаруженных при анализе методом ГЖХ-МС. Количественную оценку распределения жиров по классам можно сделать, используя данные таблицы 1. Они показывают, что основная масса на 97–98% состоит из триглицеридов, а совокупное содержание глицерофосфолипидов составляет около 2%.

Следует отметить хорошее совпадение результатов исследования, по составу жирнокислотных остатков в испытуемых образцах, полученных методами ГЖХ и масс-спектрометрии.

Определение полифенольных соединений

Все испытуемые образцы дают положительную качественную реакцию на фенолы с фосфорномолибденовой кислотой [32²]. Идентификация соединений этого класса произведена с помощью прямого масс-спектрометрического анализа метанольных экстрактов образцов в нижеуказанных условиях:

- температура ионного источника: 125 °С;
- температура десольватации: 550 °С;
- расход газа (азот): 500 л/час;
- напряжение на источнике: 1 kV.

Подготовка проб из образцов 1 и 2 (верх): к навескам по 1 г прибавляли по 1 мл гексана и 10 мл метанола, встряхивали на аппарате в течение 3 ч и центрифугировали. Метанольный экстракт отделяли и вспыскивали непосредственно в масс-детектор.

Подготовка проб из образцов 2 (низ) и 3: к навескам по 1 г прибавляли по 5 мл гексана, экстра-

гировали на аппарате в течение 15 мин и центрифугировали. Гексановые слои количественно отделяли и отбрасывали. К остаткам прибавляли по 10 мл метанола и пробы встряхивали на аппарате в течение 3 ч. Полученные супернатанты вводили в масс-детектор. Идентификация фенольных производных произведена по массам молекулярных ионов и с помощью литературных данных [29]. Результаты анализа приведены в табл. 8.

Для количественной оценки содержания отдельных производных фенола в испытуемых образцах необходимо располагать аналитическими стандартами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что масло *Salvia hispanica* и сопутствующие продукты содержат набор биологически значимых веществ, который включает белки, аминокислоты, липиды и полифенольные соединения. Распределение указанных классов характеризуется следующими тенденциями:

1. Масло и отжим семян *S. hispanica* состоят, в основном, из чистых или смешанных триглицеридов линоленовой и линолевой кислот.

2. Ионогенные биологически активные компоненты (белки, аминокислоты и глицерофосфолипиды) локализованы преимущественно в отжиме и шроте.

3. Представители класса полифенольных соединений распределены в исследованных образцах достаточно равномерно.

Биологическая роль производных фенола, вероятно, связана с их антиоксидантной активностью, способствующей снижению уровня продуктов автоокисления липидов.

² Файгель Ф. 1962. Капельный анализ органических веществ. М. 837 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

См. REFERENCES

Phytochemical Research of Various Processed Fractions of *Salvia hispanica* (Lamiaceae) Seeds

A. S. Panova^a, D. S. Dergachev^b, M. A. Subotyalov^{a, c, *}

^aNovosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

^bMedical Systems LLC, St. Petersburg, Russia

^cNovosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

*e-mail: subotyalov@yandex.ru

Abstract—*Salvia hispanica* (or chia) is an annual herbaceous plant in the family *Lamiaceae*. In recent years, there has been a drastic increase in the use of the seeds of *Salvia hispanica*, owing to their high nutritional and medicinal value. Research worldwide is focused on the benefits of chia seeds with regard to their use in the medical, pharmaceutical and food industries. The purpose of this work is to study the component composition of various fractions of *S. hispanica* seeds and profiles of their main classes of biologically active substances. The studied objects are the samples obtained in the course of cold pressing of the seeds of *S. hispanica* (oil, pulp and oil cake). The research showed that the oil of *S. hispanica* and its byproducts contain a range of biologically significant substances, including proteins, amino acids, lipids and polyphenolic compounds. Oil and pulp mostly contain pure or mixed triglycerides of linolenic and linoleic acids. Proteins, amino acids and glycerophospholipids are mainly found in pulp and oil cake. The distribution of the representative polyphenolic compounds in the studied samples is fairly uniform.

Keywords: Spanish sage, chia, *Salvia hispanica*, linoleic acid, linolenic acid, leucine, isoleucine, quercetin, kaempferol, component composition, phytochemistry

REFERENCES

1. Marcinek K., Krejpcio Z. 2017. Chia seeds (*Salvia hispanica*): health promoting properties and therapeutic applications – a review. – Rocz. Panstw. Zakl. Hig. 68(2): 123–129.
http://wydawnictwa.pzh.gov.pl/roczniki_pzh/chia-seeds-salvia-hispanica-health-promoting-properties-and-therapeutic-applications-a-review?lang=en
2. Knez Hrnčič M., Ivanovski M., Cör D., Knez Ž. 2019. Chia Seeds (*Salvia hispanica* L.): An Overview-Phytochemical Profile, Isolation Methods, and Application. – Molecules. 25(1): E11.
<https://doi.org/10.3390/molecules25010011>
3. Kulczyński B., Kobus-Cisowska J., Taczanowski M., Kmieciak D., Gramza-Michałowska A. 2019. The Chemical Composition and Nutritional Value of Chia Seeds – Current State of Knowledge. – Nutrients. 11(6): E1242.
<https://doi.org/10.3390/nu11061242>
4. Melo D., Machado T.B., Oliveira M.B.P.P. 2019. Chia seeds: an ancient grain trending in modern human diets. – Food Funct. 10(6): 3068–3089.
<https://doi.org/10.1039/C9FO00239A>
5. Enes B.N., Moreira L.P.D., Silva B.P., Grancieri M., Lúcio H.G., Venâncio V.P., Mertens-Talcott S.U., Rosa C.O.B., Martino H.S.D. 2020. Chia seed (*Salvia hispanica* L.) effects and their molecular mechanisms on unbalanced diet experimental studies: A systematic review. – J. Food Sci. 85(2): 226–239.
<https://doi.org/10.1111/1750-3841.15003>
6. Tavares Toscano L., Tavares Toscano L., Leite Tavares R., Oliveira da Silva C.S., Silva A.S. 2014. Chia induces clinically discrete weight loss and improves lipid profile only in altered previous values. – Nutr. Hosp. 31(3): 1176–1182.
<https://doi.org/10.3305/nh.2015.31.3.8242>
7. Parker J., Schellenberger A.N., Roe A.L., Oketch-Rabah H., Calderón A.I. 2018. Therapeutic Perspectives on Chia Seed and Its Oil: A Review. – Planta Med. 84(9–10): 606–612.
<https://doi.org/10.1055/a-0586-4711>
8. Chicco A.G., D'Alessandro M.E., Hein G.J., Oliva M.E., Lombardo Y.B. 2009. Dietary chia seed (*Salvia hispanica* L.) rich in alpha-linolenic acid improves adiposity and normalises hypertriglycerolaemia and insulin resistance in dyslipaemic rats. – Br. J. Nutr. 101(1): 41–50.
<https://doi.org/10.1017/S000711450899053X>
9. Creus A., Ferreira M.R., Oliva M.E., Lombardo Y.B. 2016. Mechanisms Involved in the Improvement of Lipotoxicity and Impaired Lipid Metabolism by Dietary α -Linolenic Acid Rich *Salvia hispanica* L (Salba) Seed in the Heart of Dys-

- lipemic Insulin-Resistant Rats. – J. Clin. Med. 5(2): E18.
<https://doi.org/10.3390/jcm5020018>
10. Creus A., Chicco A., Alvarez S.M., Giménez M.S., Bolzón de Lombardo Y. 2020. Dietary *Salvia hispanica* L. reduces cardiac oxidative stress of dyslipemic insulin-resistant rats. – Appl. Physiol. Nutr. Metab. <https://doi.org/10.1139/apnm-2019-0769>
 11. Oliva M.E., Ferreira M.R., Chicco A., Lombardo Y.B. 2013. Dietary Salba (*Salvia hispanica* L) seed rich in α -linolenic acid improves adipose tissue dysfunction and the altered skeletal muscle glucose and lipid metabolism in dyslipidemic insulin-resistant rats. – Prostaglandins, Leukot. Essent. Fatty Acids. 89(5): 279–89.
<https://doi.org/10.1016/j.plefa.2013.09.010>
 12. Creus A., Benmelej A., Villafañe N., Lombardo Y.B. 2017. Dietary Salba (*Salvia hispanica* L) improves the altered metabolic fate of glucose and reduces increased collagen deposition in the heart of insulin-resistant rats. – Prostaglandins, Leukot. Essent. Fatty Acids. 121: 30–39.
<https://doi.org/10.1016/j.plefa.2017.06.002>
 13. Vuksan V., Jenkins A.L., Brissette C., Choleva L., Jovanovski E., Gibbs A.L., Bazinet R.P., Au-Yeung F., Zurbau A., Ho H.V., Duvnjak L., Sievenpiper J.L., Josse R.G., Hanna A. 2017. Salba-chia (*Salvia hispanica* L.) in the treatment of overweight and obese patients with type 2 diabetes: A double-blind randomized controlled trial. – Nutr. Metab. Cardiovas. Dis. 27(2): 138–146.
<https://doi.org/10.1016/j.numecd.2016.11.124>
 14. Vuksan V., Whitham D., Sievenpiper J.L., Jenkins A.L., Rogovik A.L., Bazinet R.P., Vidgen E., Hanna A. 2007. Supplementation of conventional therapy with the novel grain Salba (*Salvia hispanica* L.) improves major and emerging cardiovascular risk factors in type 2 diabetes: results of a randomized controlled trial. – Diabetes Care. 30(11): 2804–2810.
<https://doi.org/10.2337/dc07-1144>
 15. Sosa Crespo I., Laviada Molina H., Chel Guerrero L., Ortiz Andrade R., Betancur Ancona D. 2018. Efecto inhibitorio de fracciones peptídicas derivadas de la hidrólisis de semillas de chía (*Salvia hispanica*) sobre las enzimas α -amilasa y α -glucosidasa [Inhibitory effect of peptide fractions derivatives from chia (*Salvia hispanica*) hydrolysis against α -amylase and α -glucosidase enzymes]. – Nutr. Hosp. 35(4): 928–935. (In Spanish)
<https://doi.org/10.20960/nh.1713>
 16. Fernández-Martínez E., Lira-Islas I.G., Cariño-Cortés R., Soria-Jasso L.E., Pérez-Hernández E., Pérez-Hernández N. 2019. Dietary chia seeds (*Salvia hispanica*) improve acute dyslipidemia and steatohepatitis in rats. – J. Food Biochem. 43(9): e12986.
<https://doi.org/10.1111/jfbc.12986>
 17. da Silva B.P., Toledo R.C.L., Mishima M.D.V., Moreira M.E.C., Vasconcelos C.M., Pereira C.E.R., Favarrato L.S.C., Costa N.M.B., Martino H.S.D. 2019. Effects of chia (*Salvia hispanica* L.) on oxidative stress and inflammation in ovariectomized adult female Wistar rats. – Food Funct. 10(7): 4036–4045.
<https://doi.org/10.1039/C9FO00862D>
 18. Ferreira M.R., Alvarez S.M., Illesca P., Giménez M.S., Lombardo Y.B. 2018. Dietary Salba (*Salvia hispanica* L.) ameliorates the adipose tissue dysfunction of dyslipemic insulin-resistant rats through mechanisms involving oxidative stress, inflammatory cytokines and peroxisome proliferator-activated receptor γ . – Eur. J. Nutr. 57(1): 83–94.
<https://doi.org/10.1007/s00394-016-1299-5>
 19. Marineli R.D.S., Lenquist S.A., Moraes É.A., Maróstica M.R.Jr. 2015. Antioxidant potential of dietary chia seed and oil (*Salvia hispanica* L.) in diet-induced obese rats. – Food Res. Int. 76(3): 666–674.
<https://doi.org/10.1016/j.foodres.2015.07.039>
 20. Silva C.S.D., Monteiro C.R.A., Silva G.H.F.D., Sarni R.O.S., Souza F.I. S., Feder D., Messias M.C.F., Carvalho P.O., Alberici R.M., Cunha I.B.S., Eberlin M.N., Rosa P.C.P., Fonseca F.L.A. 2020. Assessing the Metabolic Impact of Ground Chia Seed in Overweight and Obese Prepubescent Children: Results of a Double-Blind Randomized Clinical Trial. – J. Med. Food. 23(3): 224–232.
<https://doi.org/10.1089/jmf.2019.0055>
 21. Ullah R., Nadeem M., Khalique A., Imran M., Mehmood S., Javid A., Hussain J. 2016. Nutritional and therapeutic perspectives of Chia (*Salvia hispanica* L.): a review. – J. Food Sci. Technol. 53(4): 1750–1758.
<https://doi.org/10.1007/s13197-015-1967-0>
 22. Toscano L.T., da Silva C.S., Toscano L.T., de Almeida A.E., Santos A. da C., Silva A.S. 2014. Chia flour supplementation reduces blood pressure in hypertensive subjects. – Plant Food Hum. Nutr. 69(4): 392–398.
<https://doi.org/10.1007/s11130-014-0452-7>
 23. Teoh S.L., Lai N.M., Vanichkulpitak P., Vuksan V., Ho H., Chaiyakunapruk N. 2018. Clinical evidence on dietary supplementation with chia seed (*Salvia hispanica* L.): a systematic review and meta-analysis. – Nutr. Rev. 76(4): 219–242.
<https://doi.org/10.1093/nutrit/nux071>
 24. Bilgic Y., Demir E. A., Bilgic N., Dogan H., Tutuk O., Tumer C. 2018. Detrimental effects of chia (*Salvia hispanica* L.) seeds on learning and memory in aluminum chloride-induced experimental Alzheimer's disease. – Acta Neurobiol. Exp. 78(4): 322–331.
<https://doi.org/10.21307/ane-2018-031>
 25. Adel A., Ikram R., Wasi N. 2019. *Salvia hispanica* (White chia): A new window for its antidepressant and memory boosting activity. – Pak. J. Pharm. Sci. 32(3): 1005–1009. <http://www.pjps.pk/wp-content/uploads/pdfs/32/3/Paper-17.pdf>

26. *Espada C.E., Berra M.A., Martinez M.J., Eynard A.R., Pasqualini M.E.* 2007. Effect of Chia oil (*Salvia Hispanica*) rich in omega-3 fatty acids on the eicosanoid release, apoptosis and T-lymphocyte tumor infiltration in a murine mammary gland adenocarcinoma. – *Prostaglandins, Leukot. Essent. Fatty Acids.* 77(1): 21–28.
<https://doi.org/10.1016/j.plefa.2007.05.005>
27. *Carnier M., Silva F.P., Miranda D.A., Hachul A.C. L., Silva Rischitelli A.B., Pinto Neto N.I., Boldarine V.T., Seelaender M., Oller do Nascimento C.M., Oyama L.M.* 2018. Diet Supplemented with Chia Flour did not Modified the Inflammatory Process and Tumor Development in Wistar Rats Inoculated with Walker 256 Cells. – *Nutrition and Cancer.* 70(7): 1007–1016.
<https://doi.org/10.1080/01635581.2018.1502329>
28. [*State Pharmacopoeia of the USSR. XI.*] 1990. Moscow. 385 p. (In Russian)
29. *da Silva Marineli R., Moraes É.A., Lenquiste S.A., Godoy A.T., Eberlin M.N., Maróstica Jr. M. R.* 2014. Chemical characterization and antioxidant potential of Chilean chia seeds and oil (*Salvia hispanica* L.). – *LWT-Food Science and Technology.* 59(2): 1304–1310.
<https://doi.org/10.1016/j.lwt.2014.04.014>
30. *Milman B.L., Utsal V.A., Lugovkina N.V., Kotryakhov I.A., Zhurkovich I.K.* 2015. Comparative determination of fatty acid composition of low-molecular components of blood plasma by three mass spectrometry techniques: the ‘old-new’ exercise in lipidomics. – *J. Analytical Chemistry.* 70(14): 1601–1613.
<https://doi.org/10.1134/S1061934815140099>
31. *LIPID MAPS Structure Database (LMSD);* http://www.lipidmaps.org/tools/ms/LMSD_search_mass_options.php
32. *Feigl F.* 1962. [Spot tests in organic analysis]. Transl. from English Moscow. 837 p. (In Russian)

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ПЕРСПЕКТИВНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИСТОЧНИКИ ФРУКТОЗОСОДЕРЖАЩИХ УГЛЕВОДОВ

© 2020 г. Е. С. Васфилова¹, *, Т. А. Воробьева¹

¹Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия

*e-mail: euyas@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2020 г.

После доработки 04.06.2020 г.

Принята к публикации 10.09.2020 г.

Проанализировано содержание глюкофруктанов у видов из различных семейств покрытосеменных растений. В классе Dicotyledones особенно перспективными оказались изученные виды сем. Campanulaceae (*Campanula rapunculoides* L., *C. latifolia* L., *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.), накапливавшие в подземных органах большое количество высокомолекулярных глюкофруктанов, которое достоверно выше, чем у изученных видов семейств Asteraceae и Boraginaceae. В сем. Asteraceae представляют интерес *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., B. Mey. & Scherb, *Tussilago farfara* L. Перспективными оказались *Symphytum officinale* L. и *Lithospermum officinale* L. из сем. Boraginaceae. У изученных видов Monocotyledones более высоко содержание низкомолекулярных глюкофруктанов, но меньше количество высокомолекулярных глюкофруктанов, чем у видов Dicotyledones. В подавляющем большинстве случаев глюкофруктаны накапливались в подземных органах растений. В листьях в период цветения глюкофруктанов не оказалось, но во время активного роста, до бутонизации, низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в листьях видов *Allium* L., что, вероятно, связано с их участием в процессах метаболизма. В соцветиях некоторых видов низкомолекулярные глюкофруктаны содержались в значительных количествах.

Ключевые слова: фруктозосодержащие углеводы, низкомолекулярные глюкофруктаны, высокомолекулярные глюкофруктаны

DOI: 10.31857/S0033994620040081

Растения, продуцирующие фруктозосодержащие углеводы (глюкофруктаны), составляют около 15% всей мировой флоры покрытосеменных [1, 2]. Функции этих соединений в растительном организме довольно разнообразны. Они издавна рассматривались как резервные углеводы, источник запасных питательных веществ. В последние десятилетия выявлены другие важные функции глюкофруктанов: они имеют большое значение для адаптации растений к неблагоприятным воздействиям окружающей среды, в первую очередь к дефициту влаги (засухе), а также к низким температурам; участвуют в процессах осморегуляции [1–4]. Кроме того, эти соединения способны повышать устойчивость растительного организма к биотическим стрессам, например грибным инфекциям [1]. В организме человека и животных глюкофруктаны могут избирательно стимулировать рост полезных микроорганизмов, действуя как пребиотики, и оказывать иммуностимулирующее действие [4].

Лекарственные растения, накапливающие данные соединения, представляют интерес для

химического изучения и фармакологического скрининга с целью создания эффективных и малотоксичных препаратов с разнообразной фармакологической активностью – иммуномодулирующей, пребиотической, противодиабетической и т.д. [5, 6]. Эти соединения обладают также выраженными антиоксидантными, противовоспалительными и гепатозащитными свойствами, на их основе разработаны различные лекарственные препараты, а также биологически активные добавки [7]. В России в последнее время наблюдается рост потребления функциональных продуктов питания для профилактики различных заболеваний. Значительное место в их ассортименте занимают продукты, содержащие инулин и олигофруктаны, которые используются в диетическом и диабетическом питании, как пребиотики, структуро- и вкусообразователи. Увеличение объемов производства и потребления функциональных пищевых продуктов, обогащенных инулином и фруктоолигосахаридами, является актуальной задачей. Получение новых, в том числе функциональных, продуктов на основе нетрадиционных

видов растительного сырья является перспективным направлением развития пищевой промышленности, поэтому изучение и интродукция нетрадиционных инулин-содержащих культур является весьма актуальной задачей [8]. В связи с этим необходим поиск наиболее перспективных видов растений, которые могут быть источниками этих биологически активных веществ, для использования в медицине, фармации, пищевой промышленности.

В ряде литературных обзоров приводятся сведения о содержании глюкофруктанов в покрытосеменных растениях. По данным G.A.F. Hendry [3], фруктаны широко распространены у видов из 10 крупных семейств (содержащих не менее 50 родов). Семейством, включающим наибольшее количество фруктан-содержащих видов, является Compositae (Asteraceae). Как отмечает ряд исследователей [1, 2, 9–11], глюкофруктаны характерны и для видов из семейств Boraginaceae, Campanulaceae, Poaceae (Gramineae), Liliaceae. В некоторых работах отмечается также и семейство Iridaceae. По мнению C.J. Pollock [10] и W. Van den Ende [4], растения, синтезирующие фруктаны, присутствуют, главным образом, в наиболее эволюционно продвинутых семействах – Asteraceae (Compositae) и Poaceae (Gramineae), которые являются также самыми крупными по количеству видов. При этом W. Van den Ende [4] указывает на полифилетическое происхождение биосинтеза фруктанов у высших растений. По данным Д.Н. Оленникова и Н.И. Кашенко [12], глюкофруктаны содержатся примерно у 5% от общего количества официальных для России видов растений.

Очевидно, что для эффективного использования растительного сырья наряду с содержанием данных соединений необходимо учитывать также степень распространения конкретного вида и возможность (простоту) его культивирования.

Целью данной работы явился анализ накопления низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов у ряда видов покрытосеменных растений из различных семейств для выявления наиболее перспективных ресурсных объектов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для анализа собирали в 2015–2019 гг. в условиях культуры в открытом грунте в Ботаническом саду Уральского отделения РАН (Екатеринбург) от растений, находившихся в генеративном возрастном состоянии. Количество фруктозосодержащих углеводов в подземных органах определяли в период плодоношения – начала отмирания надземной части; у ширококолокольчика крупноцветкового (*Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.), в связи с особенностями сезонного раз-

вития, сбор материала проводили в период цветения–завязывания плодов (в конце сентября). В листьях определение глюкофруктанов проводили в период активного роста и во время цветения растений; в соцветиях некоторых видов, а также в корнях ромашки аптечной – в период цветения.

Для каждого образца брали усреднённую пробу от 5–10 (15) особей. Свежесобранные и отмытые от почвы подземные органы, либо надземные части растений (листья, соцветия) измельчали до частиц размером 7–10 мм и выдерживали 30 мин в сушильном шкафу при температуре 100 °С для инактивации ферментов; затем сырье досушивали при температуре 60 °С до воздушно-сухого состояния. Непосредственно перед анализом сырье дополнительно измельчали и ситовым методом отбирали фракцию с размерами частиц 0.5–1 мм.

Для количественного определения фруктозосодержащих углеводов за основу взяли методику, разработанную Д.Н. Оленниковым и Л.М. Танхаевой [13]. Анализ проводили спектрофотометрическим методом, который широко применяется рядом исследователей для определения содержания глюкофруктанов, с использованием различных реагентов [14, 15], в том числе – резорцина [13, 16].

Следует отметить, что объем понятий “олигофруктаны” (низкомолекулярные фруктаны) и “полифруктаны” (высокомолекулярные фруктаны) несколько различается у разных авторов. Принято считать, что у олигофруктанов степень полимеризации варьирует от 3 до 10, DP_{av} равна 4 (средняя степень полимеризации); у полифруктанов (высокомолекулярный инулин, inulin HP) она колеблется от 10 до 60, DP_{av} равна 25 [15, 17].

В ходе анализа мы выделяли две фракции глюкофруктанов: низкомолекулярную (GF_L) и высокомолекулярную (GF_H). Низкомолекулярную фракцию получали трехкратной экстракцией сухого растительного материала 95%-ным этанолом (30, 15 и 15 мин., на водяной бане при температуре 80 °С), упаривали досуха и растворяли осадок в дистиллированной воде. Поскольку высокомолекулярные фруктаны практически не растворяются в этаноле высокой концентрации [13], можно предполагать, что в состав этой фракции входили только фруктоза и низкомолекулярные глюкофруктаны, хорошо растворимые в спирте. Далее из растительного остатка водой экстрагировали высокомолекулярные глюкофруктаны (трижды по 60 мин. на кипящей водяной бане). Затем проводили гидролиз до фруктозы концентрированной хлористоводородной кислотой в течение 8 мин. при температуре 100 °С. Содержание фруктозы определяли спектрофотометрическим методом, используя реакцию с резорцином.

Содержание низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов рассчитывали в процентах на воздушно-сухое сырье. Данные по каждому образцу представлены в виде среднеарифметического значения из трех измерений и его стандартной ошибки ($\pm SE$). Для каждого образца сырья вычисляли также индекс полимеризации: отношение содержания высокомолекулярных глюкофруктанов к сумме высокомолекулярных и низкомолекулярных глюкофруктанов: $GF_H / (GF_H + GF_L)$.

Различия в содержании глюкофруктанов (низкомолекулярных и высокомолекулярных) между видами, относящимися к различным семействам и классам (Dicotyledones и Monocotyledones), оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа, с использованием программы StatSoft STATISTICA for Windows 6.0. Для оценки влияния систематической принадлежности использовали также ранговый критерий Краскела–Уоллиса, представляющий собой непараметрическую альтернативу однофакторного дисперсионного анализа (позволяющий обрабатывать данные выборок малого объема с неизвестным типом распределения). Влияние фактора (систематической принадлежности) на накопление глюкофруктанов признавалось статистически достоверным, если оно подтверждалось и параметрическим, и непараметрическим методами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Содержание глюкофруктанов у представителей Dicotyledones (Magnoliopsida)

Содержание высокомолекулярных глюкофруктанов и индекс их полимеризации, по нашим данным, оказались высокими в подземных частях ряда видов сем. Asteraceae: цикория обыкновенного *Cichorium intybus* L., эхинацеи бледной *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt., белокопытника гибридного *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., В. Mey. & Scherb., мать-и-мачехи обыкновенной *Tussilago farfara* L. (табл. 1). Первый вид широко используется как источник инулина в европейских странах [18]; в России сырье цикория обыкновенного применяется для производства биологически активных добавок [19]. В научной медицине России у этого вида, а также у мать-мачехи и белокопытника гибридного используются только надземные органы. Следует отметить, что вышеупомянутые виды Asteraceae, накапливающие глюкофруктаны в значительном количестве, либо довольно широко распространены, либо достаточно легко культивируются.

Почти все изученные виды сем. Asteraceae отнесли к подсемейству Asteroideae, кроме *C. intybus*, входящего в подсемейство Cichorioideae [11]. В подсемействе Asteroideae изменчивость содержания глюкофруктанов весьма значительна, при этом

обнаруживается определенная связь с систематическим положением изученных видов¹. Повышенным содержанием этих соединений характеризовались виды триб Senecioneae (*P. hybridus*, *T. farfara*) и Heliantheae (*E. pallida*). Но у видов трибы Anthemideae – тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L., пижма обыкновенная *Tanacetum vulgare* L. содержание глюкофруктанов оказалось небольшим (табл. 1).

Как уже упоминалось, в ряде работ отмечалось наличие глюкофруктанов у видов сем. Boraginaceae, однако оно в этом плане изучено довольно слабо и литературные данные крайне ограничены. Makhatadze et al. [21] сообщили о содержании полисахаридов (нейтральный глюкофруктан и кислый арабиногалактан) в корнях окопника шершавого *Symphytum asperum* Lerech. в общем количестве 11.4% (на сухую биомассу). В нашем исследовании выявлено большое содержание высокомолекулярных глюкофруктанов и очень значительный индекс полимеризации – до 1.0 – у окопника лекарственного *S. officinale* L. (табл. 1). Близкие данные приводил С.Д. Pollock [10], отмечая, что в запасающих органах окопника лекарственного полифруктаны составляли 93% от общего количества углеводов, а сахароза и моносахариды – только 6%. Большое количество низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов обнаружено в корнях воробейника лекарственного *Lithospermum officinale* L. (табл. 1). Оба указанных вида широко распространены на территории России; в культуре они прекрасно размножаются самосевом, их возделывание не представляет сложностей. Однако другие изученные нами виды сем. Boraginaceae – бруннера сибирская *Brunnera sibirica* Steven и медуница неясная *Pulmonaria obscura* Dumort. почти не содержали в корневищах и корнях олигофруктаны и накапливали довольно мало полифруктанов: 13.1 и 8.2% соответственно. Но индекс полимеризации глюкофруктанов при этом оказался высоким (табл.1).

Очень богаты глюкофруктанами виды сем. Campanulaceae: колокольчик рапунцеливидный *Campanula rapunculoides* L., колокольчик широколистный *C. latifolia* L., кодонопсис мелковолосястый *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf., ширококолокольчик крупноцветковый *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. По нашим данным, в корнях этих видов содержание высокомолекулярных глюкофруктанов является высоким: от 35.2 до 44.9% (табл. 1). При этом содержание низкомолекулярных глюкофруктанов крайне низкое, поэтому индекс полимеризации оказался очень высоким: от 0.93 до 1.0. Следует отметить, что все эти виды хорошо культивируются, а виды колокольчиков довольно широко распространены на

¹ Систематика Asteroideae приводится по Флоре европейской части СССР [20].

Таблица 1. Содержание низкомолекулярных (GF_L) и высокомолекулярных (GF_H) глюкофруктанов в подземной части различных видов растений при выращивании на Среднем Урале
Table 1. The content of low (GF_L) and high (GF_H) molecular glucofructans in the underground parts of various plant species grown in the Middle Urals

Семейство Family	Вид Species	GF_L , % на воздушно-сухое сырье Content of GF_L , % on air-dry weight basis	GF_H , % на воздушно-сухое сырье Content of GF_H , % on air-dry weight basis	Индекс полимеризации Polymerization index $GF_H/(GF_H + GF_L)$
Dicotyledons				
Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i>	0	6.4 ± 0.5*	1.0
Asteraceae	<i>Cichorium intybus</i> **	8.0 ± 0.1	25.1 ± 1.0	0.76
Asteraceae	<i>Echinacea pallida</i>	0.8 ± 0.2— 10.2 ± 0.1***	18.3 ± 0.9— 35.7 ± 0.4***	0.64–0.97***
Asteraceae	<i>Petasites hybridus</i>	0.6 ± 0.01	31.8 ± 0.8	0.98
Asteraceae	<i>Tanacetum vulgare</i>	0	13.3 ± 0.3	1.0
Asteraceae	<i>Tussilago farfara</i>	3.1 ± 0.2	26.1 ± 0.5	0.89
Boraginaceae	<i>Brunnera sibirica</i>	0	13.1 ± 0.5	1.0
Boraginaceae	<i>Lithospermum officinale</i>	15.4 ± 0.3— 16.3 ± 0.5***	18.7 ± 0.4— 27.1 ± 0.8***	0.55–0.63***
Boraginaceae	<i>Pulmonaria obscura</i>	0.9 ± 0.1	8.2 ± 0.3	0.90
Boraginaceae	<i>Symphytum officinale</i>	0–7.4 ± 0.3***	32.0 ± 0.1— 45.5 ± 0.5***	0.81–1.0***
Campanulaceae	<i>Campanula rapunculoides</i>	2.7 ± 0.5	35.5 ± 0.3	0.93
Campanulaceae	<i>Campanula latifolia</i>	0	35.2 ± 0.2	1.0
Campanulaceae	<i>Codonopsis pilosula</i>	0	44.2 ± 0.3	1.0
Campanulaceae	<i>Platycodon grandiflorus</i>	0.6 ± 0.2— 1.8 ± 0.04***	40.4 ± 1.1— 44.9 ± 0.5***	0.96–0.99***
Polemoniaceae	<i>Polemonium caeruleum</i>	0–2.4 ± 0.6***	0–2.2 ± 1.7***	0–0.49***
Monocotyledones				
Asparagaceae	<i>Asparagus officinalis</i>	20.1 ± 0.3	0	0
Asparagaceae	<i>Polygonatum odoratum</i>	4.8 ± 0.2	13.3 ± 0.4	0.73
Iridaceae	<i>Iris × germanica</i>	0	0	0
Iridaceae	<i>Iris pseudacorus</i>	5.9 ± 0.4	7.6 ± 0.1	0.56

Примечание. * Данные по каждому образцу представлены в виде среднего арифметического значения и его стандартной ошибки.

** Жирным шрифтом выделены виды с общим содержанием глюкофруктанов не менее 20%; у *Asparagus officinalis* все глюкофруктаны низкомолекулярные, но при этом их содержание высокое.

*** Указан диапазон данных за несколько лет изучения.

Note. * The data for each sample are presented as the arithmetic mean and its standard error.

** The bold font indicates species with a total content of glucofructans of at least 20%; in *Asparagus officinalis*, all glucofructans are low molecular, but their content is high.

*** Data range for several years of research is given.

территории нашей страны, что дает возможность обеспечить необходимую сырьевую базу для их практического использования. Таким образом, данные растения представляют большой интерес.

В сем. Polemoniaceae нами довольно подробно изучался вид синюха голубая *Polemonium caeruleum* L. Анализ проводили в разные годы и на протяжении всего вегетационного периода. С. J Pol-lard, K. S. Amuti [9] отмечают, что некоторые виды сем. Polemoniaceae содержат два типа олигосахаридов на основе фруктозы (тип инулина и тип левана). По нашим данным, содержание как низко-, так и высокомолекулярных глюкофруктанов у этого вида крайне низкое (табл. 1): оно составляло чуть более 2% и только в конце вегетационного сезона. Практически отсутствовали глюкофруктаны и у многоколосника морщинистого *Agastache ru-*

gosa (Fisch. & C. A. Mey.) Kuntze из сем. Lamiaceae. Об отсутствии фруктанов у видов рассматриваемого семейства упоминает и G. A. F. Hendry [3].

2. Содержание глюкофруктанов у представителей Monocotyledones (Liliopsida)

Нами изучены представители двух семейств этого класса: Asparagaceae и Iridaceae². Кроме того, в предыдущей нашей работе [23] получены данные о содержании глюкофруктанов у видов сем. Amaryllidaceae.

У спаржи лекарственной *Asparagus officinalis* L. из сем. Asparagaceae глюкофруктаны, по данным

² Систематика видов приводится в соответствии с The Plant List [22].

N. Shiomi [24], представлены смесью полисахаридов, степень их полимеризации варьировала от 12 до 22 (преимущественно 13–16). Большинство глюкофруктанов представляло собой олигосахариды со степенью полимеризации 3–8, их доля в общем количестве глюкофруктанов со степенью полимеризации больше 3 составляла от 72 до 83% (в сентябре–ноябре); содержание полифруктанов со степенью полимеризации более 9 – 12.8–21.7% общей суммы глюкофруктанов. Согласно A.J. Cairns [25], у семи сортов аспарагуса содержание в корнях глюкофруктанов со степенью полимеризации 5 и более составляло 81–98% от их общего количества. По нашим данным (табл. 1), в конце периода вегетации в корневищах и корнях аспарагуса лекарственных высокомолекулярные глюкофруктаны отсутствовали, а содержание низкомолекулярных глюкофруктанов оказалось весьма значительным – 20.1%. Вероятно, подземные органы этого вида могут использоваться как источник олигофруктанов. Этому способствует и простота культивирования данного вида.

Другой вид этого же семейства – купена душистая *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce содержал небольшое количество низкомолекулярных глюкофруктанов, содержание высокомолекулярных соединений было довольно невысоким (табл. 1). О наличии у этого вида высокомолекулярных глюкофруктанов, обладающих иммуномодулирующим действием, сообщали P. Zhao et al [26].

По данным некоторых авторов у видов сем. Iridaceae также присутствуют глюкофруктаны. G.A.F. Hendry [3] для британской флоры приводил 20 видов, у которых фруктаны составляли значительную часть резервных углеводов и среди них, в частности, ирис ложноаирный *Iris pseudacorus* L. Наличие фруктанов, как единственных полисахаридов в корневищах этого вида, отмечал также Н.К. Archbold [27], причем их содержание, по его данным, составляло около 4% (на сырую массу). В то же время у декоративного растения ириса германского *Iris × germanica* L. в корневищах присутствовал исключительно крахмал. У шафрана золотистоцветкового *Crocus chrysanthus* (Herbert) Herbert из этого же семейства фруктаны отмечались лишь в следовых количествах [3].

Нами изучено содержание глюкофруктанов у двух видов сем. Iridaceae – ириса германского и ириса ложноаирного. У первого вида глюкофруктаны не обнаружены, что соответствует данным Н.К. Archbold [27], а у ириса ложноаирного они присутствовали (при этом незначительно преобладали высокомолекулярные соединения – 7.6%), хотя в целом содержание данных соединений у этого вида вряд ли можно считать высоким (табл. 1).

Полученные данные позволяют предположить существование взаимосвязи между систематической принадлежностью изученных видов и содер-

жанием глюкофруктанов в их подземных органах. В пределах класса Dicotyledones изучены различия в накоплении глюкофруктанов у проанализированных видов из семейств Asteraceae, Boraginaceae, Campanulaceae. На основе однофакторного дисперсионного анализа полученных данных установлено достоверное различие между семействами по накоплению высокомолекулярных глюкофруктанов (табл. 2). При этом наиболее высоко содержание этих соединений выявлено у видов сем. Campanulaceae – $39.4 \pm 4.8\%$.

Далее было проведено сравнение видов классов Dicotyledones и Monocotyledones. Для более обоснованного суждения о различиях между классами в анализ включили материалы о содержании глюкофруктанов у 8 видов рода *Allium* L. (класс Monocotyledones, сем. Amaryllidaceae), полученные в ходе наших предыдущих исследований [23]. Выявлены статистически достоверные различия между классами по содержанию глюкофруктанов и по индексу полимеризации (табл. 2). У изученных видов класса Monocotyledones содержание низкомолекулярных глюкофруктанов составило в среднем $8.7 \pm 1.6\%$, высокомолекулярных глюкофруктанов – $14.2 \pm 3.5\%$. У изученных видов класса Dicotyledones соответствующие величины составляли 2.9 ± 1.4 и $26.3 \pm 3.3\%$. Это привело к значительному различию индекса полимеризации глюкофруктанов: у представителей класса Monocotyledones он составлял 0.56 ± 0.07 , а у видов Dicotyledones – 0.91 ± 0.06 . Таким образом, у изученных видов Monocotyledones, по сравнению с видами Dicotyledones, заметно снижена полимеризация глюкофруктанов (в конце вегетационного периода).

В связи с небольшим числом изученных видов, полученные данные о взаимосвязи между их систематической принадлежностью и содержанием глюкофруктанов в подземных органах можно рассматривать лишь как гипотезу, требующую проверки на большем количестве таксонов.

3. Глюкофруктаны в различных органах растений

Одной из основных функций подземных органов является запасание питательных веществ при переходе растения в период покоя. Гиперконцентрация глюкофруктанов в корнях, корневищах, луковицах объясняется, в первую очередь, тем, что при возобновлении роста весной растению требуются источники энергии в виде биодоступных моно- и олигосахаридов [12]. Однако есть данные о накоплении фруктозосодержащих углеводов и в надземных органах растений. По мнению W. Van den Ende [4], двудольные обычно накапливают глюкофруктаны в подземных органах, однако для однодольных характерно их накопление в надземных частях. Как отмечают Д.Н. Оленников, Н.И. Кащенко [12], фруктаны являются

Таблица 2. Влияние систематической принадлежности видов на накопление глюкофруктанов (по данным дисперсионного анализа; F – критерий Фишера, p – уровень значимости влияния фактора)

Table 2. The effect of the species systematic affiliation on the accumulation of glucofructans (according to the analysis of variance; F – Fisher test, p – significance level of the factor)

Факторы Factors	Содержание олигофруктанов GF_L Content of oligofructans GF_L	Содержание полифруктанов GF_H Content of polyfructans GF_H	Индекс полимеризации Polymerization index
Принадлежность видов к разным семействам в пределах класса Dicotyledons Species affiliation with different families of Dicotyledons	$F = 0.72$ $p = 0.507$	$F = 5.14^*$ $p = 0.026$	$F = 1.03$ $p = 0.387$
Принадлежность видов к разным классам (Dicotyledons и Monocotyledons) Species affiliation with different classes (Dicotyledons and Monocotyledons)	$F = 7.48$ $p = 0.012$	$F = 6.37$ $p = 0.019$	$F = 14.7$ $p = 0.0009$

Примечание. * Жирным шрифтом выделены уровни значимости тех факторов, влияние которых на накопление глюкофруктанов оказалось статистически достоверным ($p < 0.05$).

Note. * The bold font indicates the significance levels of the factors the effect of which on the accumulation of glucofructans was found to be statistically significant ($p < 0.05$).

редкими компонентами в цветках и частыми компонентами в листьях; но при этом их содержание в надземных органах составляет всего 1–4%. Н.К. Archbold [27] отмечал, что у злаков фруктаны присутствуют в листьях, но обычно в малых количествах. По данным С.Д. Pollock [10], в листьях злаков может содержаться довольно много фруктанов. Р.И. Багаутдинова с соавторами [28] приводили данные о значительном содержании низкомолекулярных глюкофруктанов в период активного роста в листьях некоторых видов сем. *Amaryllidaceae*: от 9.3 до 16%. По данным N. Shio-mi et al. [29], у лука репчатого *Allium cepa* L. олигофруктаны присутствовали в основаниях листьев, особенно молодых (внутренних). По мнению М.А. Machado De Carvalcho, S.M.C. Dietrich [30], наличие низкомолекулярных фруктанов в листьях указывает на их роль как краткосрочного резерва.

Нами проведено изучение накопления глюкофруктанов в надземных органах некоторых видов (табл. 3). В листьях окопника лекарственного (*Dicotyledones*) в период цветения эти соединения отсутствовали, в то же время в корнях их содержание было очень высоким. У спаржи лекарственной (*Monocotyledones*) во время цветения низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в клубнях (видоизмененных побегах с уплощенными стеблями, которые выполняют функции листьев), но их содержание оказалось небольшим (табл. 3); высокомолекулярные глюкофруктаны в этот период отсутствовали как в надземной, так и в подземной части.

В листьях другого представителя *Monocotyledones* – лука косого *Allium obliquum* L. в период цветения глюкофруктанов не оказалось, но в пе-

риод активного роста, до бутонизации, низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в листьях всех изученных нами видов рода *Allium*: у лука победного *Allium victorialis* L. они составляли 4.5%, у *A. obliquum* – 4.6%, у лука поникающего *Allium nutans* L. – 5.2%. Особенно много их было в листьях видов луковичной жизненной формы – лука афлатунского *Allium aflatunense* B. Fedtsch. и лука голубого *Allium caeruleum* Pall. – 10.9–11.4% (табл. 3). Очевидно, это связано с активным участием фруктанов в процессах метаболизма во время интенсивного роста. Высокомолекулярные глюкофруктаны в листьях в этот период отсутствовали, за исключением лука победного, где их концентрация оказалась необычно высокой.

Что касается генеративных органов, то, как отмечают Д.Н. Оленников, Н.И. Кашенко [12], для нормального функционирования цветка необходимо большое количество энергии, получаемой из легкогидролизуемых полисахаридов, в частности фруктанов. R. Vergauwen et al. [31] отмечали наличие фруктозы и фруктоолигосахаридов в чашелистиках и лепестках закрытых бутонов колокольчика рапунцелейвидного и значительное увеличение содержания фруктозы в лепестках в первые дни после раскрытия цветков, указывая на большую роль глюкофруктанов в регуляции осмотического потенциала и в процессах метаболизма в период цветения.

Нами обнаружено довольно значительное содержание низкомолекулярных глюкофруктанов в соцветиях лука косого (наряду с небольшим количеством высокомолекулярных глюкофруктанов), ромашки аптечной *Matricaria recutita* L. и особенно колокольчика широколистного (табл. 3). При этом у последнего вида после раскрытия

Таблица 3. Содержание низкомолекулярных (GF_L) и высокомолекулярных (GF_H) глюкофруктанов в различных органах растений в период цветения
Table 3. The content of low (GF_L) and high (GF_H) molecular glucofructans in plant organs during flowering

Вид Species	Орган Organ	GF _L , % на воздушно-сухое сырье Content of GF _L , % on air-dry weight basis	GF _H , % на воздушно-сухое сырье Content of GF _H , % on air-dry weight basis	Индекс полимеризации Polymerization index GF _H /(GF _H + GF _L)
<i>Symphytum officinale</i>	Листья Leaves	0	0	0
	Корни Roots	0	34.3 ± 0.4–47.4 ± 1.2	1.0
<i>Asparagus officinalis</i>	Кладодии Cladophylls	3.4 ± 0.3*	0	0
	Корневища и корни Rhizomes and roots	4.8 ± 0.3	0	0
<i>Allium aflatunense</i>	Листья Leaves**	11.4 ± 0.2	0	0
<i>Allium caeruleum</i>	Листья Leaves**	10.9 ± 0.6	0	0
	Луковицы Bulbs	6.8 ± 0.1	24.6 ± 0.3	0.78
<i>Allium obliquum</i>	Листья Leaves**	4.6 ± 0.1	0	0
	Листья Leaves	0	0	0
<i>Allium victorialis</i>	Соцветия Inflorescences	9.1 ± 0.2	2.6 ± 0.2	0.22
	Луковицы и корневища Bulbs and rhizomes	14.2 ± 0.6	17.0 ± 0.3	0.54
	Листья Leaves**	4.5 ± 0.1	13.3 ± 0.2	0.75
<i>Campanula latifolia</i>	Бутоны Buds	5.6 ± 0.3	1.1 ± 0.4	0.17
	Соцветия Inflorescens	16.2 ± 0.2	0	0
<i>Matricaria recutita</i>	Соцветия Inflorescens	8.2 ± 0.1	0	0
	Корни Roots	2.8 ± 0.4	2.6 ± 0.6	0.48

Примечание. * Данные по каждому образцу представлены в виде среднего арифметического значения и его стандартной ошибки.

** Активный рост до бутонизации.

Note. * The data for each sample are presented as the arithmetic mean and its standard error.

** Active growth before the flower bud formation.

цветков высокомолекулярные глюкофруктаны полностью исчезали, а содержание низкомолекулярных глюкофруктанов заметно увеличивалось, что может быть связано с их активным участием в осморегуляции.

Представляет интерес изучение способности к накоплению фруктозосодержащих углеводов в различных органах у однолетних растений. G.A.F. Hendry [3] отмечал значительное содержание фруктанов у некоторых однолетних растений британской флоры из семейств Compositae (Asteraceae) и Boraginaceae, не указывая однако, о каких органах растений идет речь. В то же время этот автор приволил данные других исследователей, обнаруживших фруктаны только у многолетних видов из вышеуказанных семейств во флоре Франции. По данным P.F. Stevens [11], фруктаны отсутствуют у однолетних представителей сем.

Boraginaceae. C.J. Pollock [10] упоминает о присутствии фруктанов, главным образом, у многолетних растений.

Если исходить из представления о роли фруктанов только как резервных углеводов, то предполагать их наличие у однолетних, очевидно, нецелесообразно. Однако, как отмечалось выше, фруктозосодержащие углеводы могут выполнять в организме растений и другие важные функции (защитную, осморегулирующую); в этом случае их присутствие у однолетних растений вполне объяснимо. Мы проанализировали наличие фруктанов в соцветиях и корнях ромашки аптечной *M. recutita*. Этот вид очень широко используется в научной медицине России и многих других стран. Chaves et al., [32] обнаружили в цветках ромашки аптечной (Asteraceae) фруктоолигосахариды со степенью полимеризации от 2 до 10 и по-

лифруктаны типа инулина. По нашим данным, в цветках этого вида содержались низкомолекулярные глюкофруктаны, высокомолекулярные глюкофруктаны отсутствовали (табл. 3). В корнях содержание обеих групп глюкофруктанов было очень низким. Таким образом, данный вид не представляет большого интереса как источник фруктанов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проанализировано содержание низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов у видов из различных семейств покрытосеменных растений. Среди класса Dicotyledones особенно перспективными оказались все изученные виды сем. Campanulaceae (*Campanula rapunculoides*, *C. latifolia*, *Codonopsis pilosula*, *Platycodon grandiflorus*), накапливающие в подземных органах большое количество высокомолекулярных глюкофруктанов. В сем. Asteraceae представляют интерес *Echinacea pallida*, *Petasites hybridus*, *Tussilago farfara*; перспективными также оказались виды сем. Boraginaceae *Symphytum officinale* и *Lithospermum officinale*. В классе Monocotyledones заслуживает внимания *Asparagus officinalis* как источник низкомолекулярных глюкофруктанов.

Получены предварительные данные о взаимосвязи между систематической принадлежностью изученных видов и содержанием глюкофруктанов в их подземных органах: у изученных видов сем. Campanulaceae наблюдается более высокое содержание этих соединений по сравнению с видами семейств Asteraceae и Boraginaceae. Кроме того, у изученных видов Monocotyledones более высоко содержание низкомолекулярных глюкофруктанов, но меньше количество высокомолекулярных глюкофруктанов, чем у видов Dicotyledones, т.е. заметно снижена полимеризация глюкофруктанов (в конце вегетационного периода).

В подавляющем большинстве случаев глюкофруктаны накапливались в подземных органах растений. В листьях в период цветения их не оказалось, но в период активного роста, до бутонизации, низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в листьях изученных видов рода *Allium*. В соцветиях некоторых видов низкомолекулярные глюкофруктаны содержались в заметных количествах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ АААА-А17-117072810010-4) Ботанического сада Уральского отделения РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hendry G.A.F. 1993. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. – *New Phytol.* 123(1): 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x>
2. Versluys M., Kirte O., Öner E.T., Van den Ende W. 2018. The fructan syndrome: Evolutionary aspects and common themes among plants and microbes. – *Plant Cell Environ.* 41: 16–38. <https://doi.org/10.1111/pce.13070>
3. Hendry, G.A.F. 1987. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. – *New Phytol.* 106(s1): 201–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04690.x>
4. Van den Ende W. 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. – *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00247>
5. Burick J., Quick H., Wilson T. 1998. Лечебные свойства эхинацеи. – *ЭЖ Провизор.* 4. http://www.provisor.com.ua/archive/1998/N4/ekhinac.php?part_code=8&art_code=1034
6. Митрофанова И.Ю., Яницкая А.В. 2013. Определение суммарного содержания полифруктанов и динамики их накопления в корневищах и корнях девясила высокого (*Inula helenium* L.), произрастающего в Волгоградской области. – *Химико-фармацевтический журнал.* 47(3): 45–47. <http://chem.folium.ru/index.php/chem/article/view/1170>
7. Кайшев В.Г., Лукин Н.Д., Серегин С.Н., Корниенко А.В. 2018. Рынок инулина в России: возможности развития сырьевой базы и необходимые ресурсы для создания современного отечественного производства. – *Пищевая промышленность.* 5: 8–17. <http://www.foodprom.ru/journals/pischevaya-promyshlennost/1265-pishchevaya-promyshlennost-5-2018>
8. Уфимцева М.Г. 2018. Скорцонера (*Scorzonera hispanica*) как источник инулинсодержащего сырья. – *Агропродовольственная политика России.* 3(75): 34–37. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36301195>
9. Pollard, C.J., Amuti, K.S. 1981. Fructose oligosaccharides: Possible markers of phylogenetic relationships among dicotyledonous plant families. – *Biochem. Syst. Ecol.* 9(1): 69–78. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(81\)90062-4](https://doi.org/10.1016/0305-1978(81)90062-4)
10. Pollock C.J. 1986. Tansley Review No.5: Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. – *New Phytol.* 104(1): 1–24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x>

11. *Stevens P.F.* 2017. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14. <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>
12. *Оленников Д.Н., Кащенко Н.И.* 2014. Полисахариды. Современное состояние изученности: экспериментально-научометрическое исследование. – Химия растительного сырья. 1: 5–26. <https://doi.org/10.14258/jcprm.1401005>
13. *Оленников Д.Н., Танхаева Л.М.* 2008. Исследование колориметрической реакции инулина с резорцином в зависимости от условий ее проведения. – Химия растительного сырья. 1: 87–93. https://www.elibrary.ru/download/elibrary_9933200_44776894.pdf
14. *Saengkanuk A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S.* 2011. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. – Eur. Food Res. Technol. 233(4): 609–616. <https://doi.org/10.1007/s00217-011-1552-3>
15. *Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L.* 2016. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (*Aloe vera*) grown under water stress. – PLoS One. 11(7): 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159819>
16. *Petkova N., Ivanova L., Filova G., Ivanov I., Denev P.* 2017. Antioxidants and carbohydrate content in infusions and microwave extracts from eight medicinal plants. – J. App. Pharm. Sci. 7(10): 55–61. <https://doi.org/10.7324/JAPS.2017.71008>
17. *Roberfroid M.B.* 2007. Inulin – type fructans: functional food ingredients. – J. Nutr. 137(11): 2493–2502. <https://doi.org/10.1093/jn/137.11.2493S>
18. *Kozhukhova M.A., Nazarenko M.N., Barkhatova T.V., Khripko I.A.* 2015. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. – Foods and Raw Materials. 3(2): 13–22. <https://doi.org/10.12737/13115>
19. Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека. http://fp.crc.ru/gosregfr/?oper=s&type=max&text_prodnm=%F6%E8%EA%EE%F0%E8%FF&text_ff_firm=&text_firmget=&text_firmmade=&text_usearea=&text_gighark=&pdk=on&text_n_state=&text_n_org=&text_n_otd_el=&text_n_okp=&text_n_type=%D3&text_n_currnumb=&text_n_char=&text_n_year=&text_serialnumb=
20. Флора европейской части СССР. 1994. Т. 7 / отв. ред. Цвелев Н.Н. Спб. 317 с.
21. *Makhatadze M., Vostoganashvili M., Barbakadze V., Kemertelidze E., Dekanosidze H.* 1993. Immunopharmacologic study of glucofructan from *Symphytum asperum* roots. – Ann. New York Acad. Sci. 685: 383–385. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1993.tb35894.x>
22. *The Plant List.* 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org>
23. *Васфилова Е.С., Воробьева Т.А.* 2018. Особенности накопления фруктозосодержащих углеводов у видов рода *Allium* L. (Amaryllidaceae). – Вестник Томского гос. университета. Биология. 42: 160–175. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/8>
24. *Shiomi N.* 1993. Structure of fructopolysaccharide (asparagosin) from roots of asparagus (*Asparagus officinalis* L.). – New Phytol. 123(2): 263–270. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03734.x>
25. *Cairns A.J.* A reconsideration of fructan biosynthesis in storage roots of *Asparagus officinalis* L. 1992. – New Phytol. 120(4): 463–473. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01794.x>
26. *Zhao P., Zhou H., Zhao H., Li X., Wang Y., Huang L., Gao W.* 2019. Purification, characterization and immunomodulatory activity of fructans from *Polygonatum odoratum* and *P. cyrtoneuma*. – Carbohydr. Polym. 214: 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.014>
27. *Archbold H.K.* 1940. Fructosans in the monocotyledons: a review. – New Phytol. 39: 185–219. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1940.tb07132.x>
28. *Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Оконешникова Т.Ф.* 2001. Фруктозосодержащие углеводы растений разных семейств – локализация и состав. – Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения. 2(5): 13–16. <https://butlerov.com/stat/reports/details.asp?lang=ru&id=104>
29. *Shiomi N., Onodera S., Sakai H.* 1997. Fructo-oligosaccharide content and fructosyltransferase activity during growth of onion bulbs. – New Phytol. 136(1): 105–113. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x>
30. *Machado De Carvalho M.A., Dietrich S.M.C.* 1992. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Veil.) Rusby at different phenological phases. – New Phytol. 123(4): 735–740. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03784.x>
31. *Vergauwen R., Van den Ende W., Van Laere A.* 2000. The role of fructan in flowering of *Campanula rapunculoides*. – J. Exp. Bot. 51(348): 1261–1266. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.348.1261>
32. *Chaves P.F.P., Iacomini M., Cordeiro L.M.C.* 2019. Chemical characterization of fructooligosaccharides, inulin and structurally diverse polysaccharides from chamomile tea. – Carbohydr. Polym. 214: 269–275. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.050>

Promising Plant Sources of Fructose-Containing Carbohydrates

E. S. Vasilova^a, *, T. A. Vorob'eva^a

^aInstitute Botanic Garden, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

*e-mail: euvas@mail.ru

Abstract—Fructose-containing carbohydrates (glucofructans) are the storage nutrients, increasing plant resistance to water stress and low temperatures. In medicine they are used as probiotics and exert immunostimulatory, antidiabetic and other types of pharmacological effects. Products containing glucofructans are widely used in dietary nutrition. So it is important to determine plant species that can be a source of these biologically active substances. The aim of our work was to assess the accumulation of low and high molecular glucofructans in angiosperms. Material for analysis was collected in 2015–2019, from plants cultivated in the open ground. The content of glucofructans in the underground organs was determined during fruiting stage and at the beginning of the aerial parts withering; in the leaves – during the periods of active growth and flowering. The low molecular (GF_L) and high molecular (GF_H) fractions of glucofructans were isolated. The fructose content was determined spectrophotometrically using a reaction with resorcinol. Differences in the content of glucofructans (low and high molecular) between species affiliated to different families and classes (Dicotyledonous and Monocotyledonous) were evaluated by the method of one-way analysis of variance. The Kruskal–Wallis rank test was also used. According to our data among the class of Dicotyledons all studied Campanulaceae species (*Campanula rapunculoides* L., *C. latifolia* L., *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.) accumulate a large amount of GF_H in underground organs (35–45%). In Asteraceae family *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., B. Mey. & Scherb, *Tussilago farfara* L. are of interest as potential source of glucofructans (the content of GF_H was from 18 to 36%). Species of Boraginaceae – *Symphytum officinale* L., *Lithospermum officinale* L. – also proved to be promising. In Monocotyledons, *Asparagus officinalis* L. is to be noted as a potential source of GF_L (up to 20%). A statistically significant difference in the accumulation of GF_H in the underground organs was shown between different families of Dicotyledons. The content of these compounds was highest in Campanulaceae species as compared to Asteraceae and Boraginaceae. In the studied Monocotyledons species the content of GF_L was higher, but the amount of GF_H was lower than in the studied Dicotyledons. Thus, in the studied Monocotyledons the polymerisation of glucofructans was markedly reduced by the end of the growing season. In most cases, glucofructans were accumulated in the underground organs of species, belonging both to Dicotyledons and Monocotyledons. Low molecular glucofructans were found in the leaves of *Allium* L. species during the stage of active growth, before the flower bud formation, but they were not observed in leaves during flowering. This is probably due to these compounds being actively involved in metabolic processes during the stage of intensive growth. However, in inflorescences of some species, low molecular glucofructans were present in appreciable quantities, probably because of their role in the regulation of the osmotic potential.

Keywords: fructose-containing carbohydrates, low molecular glucofructans, high molecular glucofructans, inulin, fructan content

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the research project AAAA-A17-117072810010-4 of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. Hendry G.A.F. 1993. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. – *New Phytol.* 123(1): 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x>
2. Versluys M., Kirte O., Öner E.T., Van den Ende W. 2018. The fructan syndrome: Evolutionary aspects and common themes among plants and microbes. – *Plant Cell Environ.* 41: 16–38. <https://doi.org/10.1111/pce.13070>
3. Hendry G.A.F. 1987. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. – *New Phytol.* 106(s1): 201–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04690.x>
4. Van den Ende W. 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. – *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00247>
5. Burick J., Quick H., Wilson T. 1998. [The healing properties of *Echinacea*] – *EZH Provizor.* 4. http://www.provisor.com.ua/archive/1998/N4/ekhinac.php?part_code=8&art_code=1034 (In Russian)
6. Mitrofanova I.Yu., Yanitskaya A.V. 2013. Determining total content and accumulation dynamics of polyfructans in rhizome and roots of *Inula helenium* herbs growing in Volgograd region. – *Khimiko-Farmatsevticheskii Zhurnal.* 47(3): 45–47. <http://chem.folium.ru/index.php/chem/article/view/1170> (In Russian)

7. *Kaishev V.G., Lukin N.D., Seregin S.N., Kornienko A.V.* 2018. Inulin market in Russia: possibilities of raw materials base development and necessary resources for creation of modern domestic production. – *Pishchevaya promyshlennost.* 5: 8–17. <http://www.foodprom.ru/journals/pischevaya-promyshlennost/1265-pishchevaya-promyshlennost-5-2018> (In Russian)
8. *Ufimtseva M.G.* 2018. Scorzonera (*Scorzonera hispanica*) as a source of inulin-containing raw materials. – *Agri-Food Policy in Russia.* 3(75): 34–37. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36301195> (In Russian)
9. *Pollard, C.J., Amuti, K.S.* 1981. Fructose oligosaccharides: Possible markers of phylogenetic relationships among dicotyledonous plant families. – *Biochem. Syst. Ecol.* 9(1): 69–78. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(81\)90062-4](https://doi.org/10.1016/0305-1978(81)90062-4)
10. *Pollock C.J.* 1986. Tansley Review No.5: Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. – *New Phytol.* 104(1): 1–24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x>
11. *Stevens, P.F.* 2017. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14. <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>
12. *Olennikov D.N., Kashchenko N.I.* 2014. Polisaharidy. Polysaccharides. Current state of knowledge: an experimental and scientometric investigation. – *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja.* 1: 5–26. <https://doi.org/10.14258/jcprm.1401005> (In Russian)
13. *Olennikov D.N., Tanhaeva L.M.* 2008. [Study of the colorimetric reaction of inulin with resorcinol, depending on the conditions of its implementation]. – *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja.* 1: 87–93. https://www.elibrary.ru/download/elibrary_9933200_44776894.pdf (In Russian)
14. *Saengkanuk A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S.* 2011. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. – *Eur. Food Res. Technol.* 233(4): 609–616. <https://doi.org/10.1007/s00217-011-1552-3>
15. *Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L.* 2016. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (*Aloe vera*) grown under water stress. – *PLoS One.* 11(7): 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159819>
16. *Petkova N., Ivanova L., Filova G., Ivanov I., Denev P.* 2017. Antioxidants and carbohydrate content in infusions and microwave extracts from eight medicinal plants. – *J. App. Pharm. Sci.* 7(10): 55–61. <https://doi.org/10.7324/JAPS.2017.71008>
17. *Roberfroid M.B.* 2007. Inulin – type fructans: functional food ingredients. – *J. Nutr.* 137(11): 2493–2502. <https://doi.org/10.1093/jn/137.11.2493S>
18. *Kozhukhova M.A., Nazarenko M.N., Barkhatova T.V., Khripko I.A.* 2015. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. – *Foods and Raw Materials.* 3(2): 13–22. <http://doi.org/10.12737/13115>
19. [Federal Service for Supervision of Consumer Rights Protection and Human Well-Being]. http://fp.crc.ru/gosregfr/?oper=s&type=max&text_prodnm=%F6%E8%EA%EE%F0%E8%FF&text_ff_firm=&text_firmget=&text_firmmade=&text_usearea=&text_gighark=&pdk=on&text_n_state=&text_n_org=&text_n_otd_el=&text_n_okp=&text_n_type=%D3&text_n_currrnumb=&text_n_char=&text_n_year=&text_serialnumb= (In Russian)
20. [Flora of the European part of the USSR]. 1994. Vol. 7. St. Petersburg. 317 p. (In Russian)
21. *Makhatadze M., Boctoganashvili M., Barbakadze V., Kemertelidze E., Dekanosidze H.* 1993. Immunopharmacologic study of glucofructan from *Symphytum asperum* roots. – *Ann. New York Acad. Sci.* 685: 383–385. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1993.tb35894.x>
22. *The Plant List.* 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org>
23. *Vasfilova E.S., Vorob'eva T.A.* 2018. Peculiarities of accumulation of glucofructans in *Allium* L. (Amaryllidaceae) species. – *Vestnik Tomskogo gos. universiteta. Biologiya.* 42: 160–175. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/8> (In Russian)
24. *Shiomi N.* 1993. Structure of fructopolysaccharide (asparagosin) from roots of asparagus (*Asparagus officinalis* L.). – *New Phytol.* 123(2): 263–270. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03734.x>
25. *Cairns A.J.* A reconsideration of fructan biosynthesis in storage roots of *Asparagus officinalis* L. 1992. – *New Phytol.* 120(4): 463–473. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01794.x>
26. *Zhao P., Zhou H., Zhao H., Li X., Wang Y., Huang L., Gao W.* 2019. Purification, characterization and immunomodulatory activity of fructans from *Polygonatum odoratum* and *P. cyrtoneuma*. – *Carbohydr. Polym.* 214: 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.014>
27. *Archbold H.K.* 1940. Fructosans in the monocotyledons: a review. – *New Phytol.* 39(2): 185–219. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1940.tb07132.x>

28. *Bagautdinova R.I., Fedoseeva G.P., Okoneshnikova T.F.* 2001. Fructose-containing carbohydrates of plants of different families – localization and composition. – *Khimiya i komp'yuternoe modelirovanie. Butlerovskie soobshcheniya.* 2(5): 13–16. <https://butlerov.com/stat/reports/details.asp?lang=ru&id=104> (In Russian)
29. *Shiomi N., Onodera S., Sakai H.* 1997. Fructo-oligosaccharide content and fructosyltransferase activity during growth of onion bulbs. – *New Phytol.* 136(1): 105–113. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x>
30. *Machado De Carvalho M.A., Dietrich S.M.C.* 1992. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Veil.) Rusby at different phenological phases. – *New Phytol.* 123(4): 735–740. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03784.x>
31. *Vergauwen R., Van den Ende W., Van Laere A.* 2000. The role of fructan in flowering of *Campanula rapunculoides*. – *J. Exp. Bot.* 51(348): 1261–1266. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.348.1261>
32. *Chaves P.F.P., Iacomini M., Cordeiro L.M.C.* 2019. Chemical characterization of fructooligosaccharides, inulin and structurally diverse polysaccharides from chamomile tea. – *Carbohydr. Polym.* 214: 269–275. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.050>

МОЖНО ЛИ ХРАНИТЬ СЕМЕНА В ЛЕДНИКАХ В ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЕ?

© 2020 г. Г. Е. Левицкая¹, *, С. В. Губин²

¹Институт биофизики клетки РАН, г. Пущино, Россия

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пущино, Россия

*e-mail: levitskaya_g@mail.ru

Поступила в редакцию 08.06.2020 г.

После доработки 13.07.2020 г.

Принята к публикации 10.09.2020 г.

Изучено влияние хранения при различных температурных условиях (в бытовом леднике в слое вечной мерзлоты при температуре сезонно меняющейся от -35 до -8 , в морозильной камере при температуре -20 ± 2 и в холодильнике при 5 ± 1 °C) на ортодоксальные семена 16 дикорастущих видов (*Alyssum gmelinii* Jord., *Anemone sylvestris* L., *Arabis pendula* L., *Campanula rapunculoides* L., *Dianthus barbatus* Vandas, *D. fisheri* Spreng., *Hypericum hirsutum* L., *Iris sibirica* L., *Melica picta* C. Koch, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Saponaria officinalis* L., *Silene alba* (Mill.) E.L. Krause, *S. dioica* (L.) Clairv., *S. nutans* L., *S. tatarica* (L.) Pers., *Vincetoxicum hirsutum* Medic.). Установлено, что сезонные изменения температуры в отрицательном диапазоне ($-35 \dots -8$ °C) ведут к быстрому снижению всхожести семян. В таких условиях семена стареют быстрее, чем при относительно стабильной температуре -20 ± 2 и 5 ± 1 °C. Показано, что семена разных видов растений обладают разной устойчивостью к хранению в условиях сезонно изменяющейся отрицательной температуры. Наименее устойчивы к хранению в леднике семена микробиотиков *Pulsatilla patens* и *Anemone sylvestris*, наиболее устойчивы – семена *Silene nutans*.

Ключевые слова: ортодоксальные семена, длительное хранение, всхожесть, дикорастущие виды, отрицательная температура, вечная мерзлота, колебания температуры

DOI: 10.31857/S0033994620040056

В настоящее время в мире насчитывается более 1700 банков семян, в которых хранится более 7 млн образцов [1]. Проблема длительного хранения жизнеспособных семян стала актуальной еще столетие назад и актуальность ее только растет в связи со снижением биологического разнообразия на нашей планете. В XX в. эта проблема решалась различными методами: уменьшением влажности семян, снижением температуры хранения, герметизацией и использованием инертных газов в качестве среды хранения для снижения интенсивности окислительных процессов. Во второй половине XX в., после изобретения рефрижераторов, для длительного хранения семян стали использоваться отрицательные температуры, в последней четверти XX в. начали изучать и применять ультранизкие температуры. Хранение в жидком азоте (-196 °C) или его парах ($-140 \dots -180$ °C) не только исключает метаболизм, но и более надежно обеспечивает стабильную температуру хранения по сравнению с рефрижераторами. Это направление сейчас активно развивается, несмотря на то, что информации о результатах длительного хранения семян при ультранизких температурах пока мало и она неоднозначна. Получены данные

о быстром старении семян некоторых видов при ультранизких температурах [2, 3].

Наиболее надежным и экономичным в настоящее время считается хранение семян с использованием естественных условий вечной мерзлоты. Возможность длительного, около 30 тыс. лет, сохранения живой ткани в условиях вечной мерзлоты доказано восстановлением растения методом культуры клеток из ткани фуникулуса плода *Silene* sp., извлеченного из погребенной норы суслика в Якутии [4, 5].

С 2008 г. на архипелаге Шпицберген на параллели около 76° с.ш. действует международное хранилище семян культурных видов растений, расположенное под скалой на глубине 40–60 м в многолетнемерзлых горных породах. Хранилище оборудовано рефрижераторами, обеспечивающими температуру хранения -18 °C. Расположение хранилища в условиях вечной мерзлоты даже при отказе в работе рефрижераторов обеспечит сохранение температуры ниже -3 °C. Хранилище рассчитано на 4.5 млн образцов семян, в 2018 г. количество хранящихся в нем образцов превысило 1 млн [6].

Таблица 1. Характеристики семян, хранившихся с 2003 по 2011 г.
Table 1. Characteristics of the seeds stored from 2003 to 2011

Вид Species	Дата сбора Collection date	Длительность пребывания в комнатных условиях* до эксперимента, мес. Storage time in room conditions* before experiment, months	Масса 100 шт., мг 100-seed weight, mg	Влажность, % Moisture, %
<i>Alyssum gmelinii</i>	8.07.03	1	123	12.7
<i>Anemone sylvestris</i>	2.07.03	1	59	11.5
<i>Dianthus fisheri</i>	19.09.00	35	44	13.5
<i>Pulsatilla patens</i>	17.06.03	2	258	11.3
<i>Silene alba</i>	31.07.01	12	54	13.0
<i>Silene nutans</i>	7.08.01	12	24	12.6

Примечание. * – температура 18–24 °С (летом краткосрочно до 30 °С) и относительная влажность воздуха 15–50%.
 Note. * – temperature 18–24 °С (short rise in summer up to 30 °С) and relative humidity 15–50%.

В 2013 г. в России на базе Института мерзлотоведения СО РАН в Якутии начало действовать федеральное криохранилище семян в толще многолетнемерзлых пород на глубине 9 м с воздушными охлаждающими устройствами конвективного действия. Поддержание в хранилище низкой температуры за счет охлаждения естественным потоком низкотемпературного воздуха в зимний период дает большой экономический эффект и не зависит от подачи электроэнергии [7].

Наши эксперименты по изучению влияния на жизнеспособность семян хранения в условиях отрицательных температур, обеспечиваемых природными факторами: вечной мерзлотой и климатом, были начаты в 2003 г., до организации названных криохранилищ. Местное население в Якутии для хранения продуктов использует так называемые “ледники” – глубокие, заходящие в слой многолетнемерзлых пород погреба-туннели, которые зимой открывают для большего охлаждения морозным воздухом. Эти ледники можно рассматривать как упрощенную модель Якутского криохранилища семян. Задачей работы было выяснить – можно ли использовать для длительного хранения семян такие ледники в условиях их традиционной эксплуатации с дополнительным зимним охлаждением.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для экспериментального хранения семян мы использовали ледник, находящийся в п. Черский на севере Якутии (65.5° с.ш.), имеющий глубину около 9 м. Температуру в леднике измеряли в 1999 и 2002 гг. ежемесячно. Она изменяется сезонно в зависимости от летнего прогрева и зимнего охлаждения грунта, а также зимнего охлаждения воздухом. В октябре, когда до глубины расположения ледника доходит волна летнего прогрева, температура может подниматься до –8 °С (макси-

мальное зафиксированное значение). Когда зимой ледник открывают для большего охлаждения воздухом, температура в нем может опускаться до –35 °С (минимальное зафиксированное значение). Среднегодовое значение температуры в леднике около –23 °С.

Семена 16 дикорастущих видов, относящихся к 12 родам из 8 семейств: перловник пестрый *Melica picta* С. Koch – сем. Poaceae, ирис сибирский *Iris sibirica* L. – сем. Iridaceae, гвоздика Борбаша *Dianthus borbasii* Vandas, гвоздика Фишера *D. fisheri* Spreng., мыльнянка обыкновенная *Saponaria officinalis* L., смолевка белая *Silene alba* (Mill.) E.L. Krause, смолевка двудомная *S. dioica* (L.) Clairv., смолевка поникшая *S. nutans* L., смолевка татарская *S. tatarica* (L.) Pers. – сем. Caryophyllaceae, ветреница лесная *Anemone sylvestris* L., прострел раскрытый *Pulsatilla patens* (L.) Mill. – сем. Ranunculaceae, бурачок Гмелина *Alyssum gmelinii* Jord., резуха повислая *Arabis pendula* L. – сем. Brassicaceae, зверобой жестковолосистый *Hypericum hirsutum* L. – сем. Hypericaceae, ластовень ласточкин *Vincetoxicum hirundinaria* Medic. – сем. Asclepiadaceae, колокольчик рапунцеливидный *Campanula rapunculoides* L. – сем. Campanulaceae – были собраны в природных сообществах в Серпуховском р-не Московской обл. Для эксперимента использовали как свежесобранные семена, так и семена, хранившиеся несколько лет в комнатных условиях при температуре 18–24 °С (летом краткосрочно до 30 °С) и относительной влажностью воздуха 15–50%. Искусственное подсушивание семян не применялось. Длительность пребывания семян в комнатных условиях приведена в табл. 1, 2.

Перед закладкой семян на хранение была определена их масса (среднее 3-х взвешиваний 100 штук), влажность (высушиванием при 105 °С, среднее 3-х проб).

Таблица 2. Характеристики семян, хранившихся с 2012 по 2015 г.
Table 2. Characteristics of seeds stored from 2012 to 2015

Вид Species	Дата сбора Collection date	Длительность пребывания в комнатных условиях* до эксперимента, мес. Storage time in room conditions* before experiment, months	Масса 100 шт., мг 100-seed weight, mg	Влажность, % Moisture, %
<i>Anemone sylvestris</i>	22.07.12	1	42	7.6
<i>Arabis pendula</i>	29.08.11	12	18	6.2
<i>Campanula rapunculoides</i>	16.09.11	11	13	7.5
<i>Dianthus borbasii</i>	12.07.12	1	20	10.2
<i>Hypericum hirsutum</i>	5.09.08	47	8	7.5
<i>Iris sibirica</i>	15.09.04	95	1206	6.9
<i>Melica picta</i>	25.06.10	26	241	7.6
<i>Pulsatilla patens</i>	23.05.12	3	232	7.7
<i>Saponaria officinalis</i>	15.09.11	11	163	8.2
<i>Silene dioica</i>	7.07.12	1	57	10.3
<i>Silene tatarica</i>	26.07.12	1	21	10.3
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	4.08.11	12	668	6.2

Примечание. * – температура 18–24 °С (летом краткосрочно до 30 °С) и относительная влажность воздуха 15–50%.
 Note. * – temperature 18–24 °С (short rise in summer up to 30 °С) and relative humidity 15–50%.

Исходное качество семян оценивали по их лабораторной всхожести и динамике прорастания. Динамика прорастания является более чувствительным параметром старения семян по сравнению с их всхожестью. Проращивание семян осуществляли в чашках Петри на ватно-бумажных матрасиках. Увлажняли водопроводной водой с жесткостью около 8 мгэкв/л. Проращивали семена в соответствии с ранее разработанными и опубликованными рекомендациями по проращиванию семян изучавшихся видов [8]. Прорастание семян проверяли от 2 до 6 раз в неделю (в зависимости от вида), что дало возможность оценить динамику прорастания – скорость прорастания и ее изменения за время проращивания. Лабораторную всхожесть семян определяли на выборке 200 шт. – по 50 шт. в одной чашке Петри в 4-кратной повторности.

На хранение семена закладывались дважды в 2003 и 2012 гг., оба раза в августе. Параллельно первой партии семян, помещенной в лёдник, образцы семян хранились в лабораторных условиях в холодильнике при температуре 5 ± 1 °С, второй партии – в холодильнике при 5 ± 1 °С и в морозильнике при -20 ± 2 °С. Первая партия семян (6 видов) хранилась 8 лет, вторая (12 видов) – 3 года. Изначально эксперимент планировался на более длительный срок, но был прерван по техническим причинам. Семена двух видов (*Anemone sylvestris* и *Pulsatilla patens*) были в обеих партиях.

Для хранения семена были упакованы герметично в многослойную пластиковую упаковку.

После извлечения из лёдника они доставлялись для исследования в лабораторию в замороженном состоянии.

После указанных сроков хранения была определена лабораторная всхожесть и динамика прорастания семян по тем же, что и до хранения, методикам. Температура проращивания семян до и после хранения могла незначительно отличаться, условия освещенности могли отличаться существенно, так как семена проращивали при естественном освещении. Пробы семян конкретного образца, хранившихся в разных условиях определенного срока, проращивали одновременно в одинаковых условиях. Во всех случаях, до и после хранения, контролировал прорастание один специалист.

Достоверность различий значений всхожести по вариантам хранения попарно оценивали по критерию Стьюдента с уровнем достоверности 0.95. В таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Семена, используемые в эксперименте, существенно – на 3 порядка значений различались по массе (табл. 1, 2). Влажность разных образцов семян была от 6.2 до 13.5% (табл. 1, 2), то есть все семена были ортодоксальными. Ортодоксальными называются семена, хорошо переносящие подсушивание, их влажность в воздушно сухом состоянии не более 15%.

Таблица 3. Изменение всхожести семян, хранившихся 8 лет (2003–2011 гг.) в лёднике* и в холодильнике при температуре $5 \pm 1^\circ\text{C}$ **Table 3.** Change in germination capacity of seeds stored for 8 years (2003–2011) in permafrost cellar* and refrigerator at $5 \pm 1^\circ\text{C}$

Вид Species	Всхожесть, % Germination capacity, %		
	исходная initial	после хранения 8 лет after storage for 8 years	
		в лёднике* in permafrost cellar*	при $5 \pm 1^\circ\text{C}$ at $5 \pm 1^\circ\text{C}$
<i>Alyssum gmelinii</i>	97.0 ± 1.7	36.5 ± 2.6	86.5 ± 3.0
<i>Anemone sylvestris</i>	64.0 ± 5.9	0	77.5 ± 2.5
<i>Dianthus fisheri</i>	86.5 ± 2.2	56.5 ± 2.1	81.5 ± 2.5
<i>Pulsatilla patens</i>	92.0 ± 3.3	0	61.5 ± 3.3
<i>Silene alba</i>	81.0 ± 2.9	59.0 ± 1.9	79.5 ± 1.6
<i>Silene nutans</i>	96.5 ± 2.4	83.0 ± 3.9	97.0 ± 0.6

Примечание. * – температура от -35°C зимой до -8°C в октябре.

Note. * – temperature from -35°C in winter to -8°C in October.

В результате 8-летнего хранения в лёднике снизилась всхожесть семян всех 6 видов (табл. 3). Семена *Anemone sylvestris* и *Pulsatilla patens* полностью утратили всхожесть. Всхожесть семян *Silene alba*, *Dianthus fisheri*, *Alyssum gmelinii* снизилась в 1.3–2.5 раза. При таком существенном изменении всхожести семян сравнивать динамику их прорастания не имеет смысла. Набухшие семена *A. gmelinii* не имели слизистой капсулы, которая есть у них в норме для обеспечения стабильной влажности набухших семян при нестабильной влажности окружающей среды. Проростки *A. gmelinii* хуже развивались по сравнению с проростками из семян, хранившихся при $5 \pm 1^\circ\text{C}$, были мелкими и желтыми. Лучше других сохранились в лёднике семена *Silene nutans*, но и у них выявлено статистически достоверное снижение всхожести на 14%. Ухудшилась динамика их прорастания: время прорастания 50% семян (T^{50}) – 8 дней было вдвое больше исходного значения T^{50} – 4 дня.

Хранившиеся в холодильнике при температуре $5 \pm 1^\circ\text{C}$ 8 лет образцы семян 4-х видов (*Anemone sylvestris*, *Dianthus fisheri*, *Silene alba*, *S. nutans*) сохранили динамику прорастания и всхожесть на уровне исходной. Всхожесть семян *Alyssum gmelinii* снизилась на 10%, T^{50} – 4 дня, против исходного T^{50} – 1 день. Всхожесть семян *Pulsatilla patens* снизилась в 1.5 раза.

Следует добавить, что по нашим данным, полученным в другом эксперименте, но с этими же образцами, семена данных 6 видов полностью сохранили всхожесть, динамику прорастания и качество проростков после 9-летнего хранения в морозильнике при $-20 \pm 2^\circ\text{C}$ [3, 9].

В результате 3-летнего хранения в лёднике семена 12 видов на исходном уровне сохранили всхожесть и динамику прорастания семена 10 видов (табл. 4). Полностью утратили всхожесть семена *Pulsatilla patens*, почти полностью – *Hypericum hirsutum*.

Образцы семян всех видов, хранившиеся 3 года в морозильнике при температуре $-20 \pm 2^\circ\text{C}$, сохранили динамику прорастания и всхожесть на уровне исходной.

Образцы семян 11 из 12 видов, хранившиеся в холодильнике при температуре $5 \pm 1^\circ\text{C}$ сохранили динамику прорастания и всхожесть на уровне исходной, а всхожесть семян *Campanula rapunculoides*, имеющих физиологический покой, даже немного повысилась за счет уменьшения глубины покоя в процессе хранения.

Основное отличие условий хранения в морозильнике и лёднике заключалось в относительно стабильной температуре $-20 \pm 2^\circ\text{C}$ в морозильнике и ее изменении в лёднике в течение года в диапазоне от -35 до -8°C . Очевидно, что такие колебания температуры в лёднике негативно повлияли на семена, ускорив их старение.

Мы намеренно использовали в эксперименте семена дикорастущих видов как более разнообразные по своим биологическим свойствам по сравнению с семенами культурных видов. Немногочисленные эксперименты по хранению семян ряда культурных видов в условиях вечной мерзлоты показали сохранение всхожести семян длительное время [10–16]. Однако, необходимо учитывать, что свойства семян большинства культурных видов растений – это результат длительного искусственного отбора в культуре, в том

Таблица 4. Изменение всхожести семян, хранившихся 3 года (2012–2015 гг.) в лёднике*, в морозильнике при температуре -20 ± 2 °С и в холодильнике при температуре 5 ± 1 °С**Table 4.** Changes in germination capacity of seeds stored for 3 years (2012–2015) in permafrost cellar*, freezer at -20 ± 2 °С and refrigerator at 5 ± 1 °С

Вид Species	Всхожесть, % Germination capacity, %			
	исходная initial	после хранения 3 года after storage for 3 years		
		в лёднике* in permafrost cellar*	при -20 ± 2 °С at -20 ± 2 °С	при 5 ± 1 °С at 5 ± 1 °С
<i>Anemone sylvestris</i>	49.0 ± 2.7	44.5 ± 7.0	44.5 ± 6.6	45.5 ± 2.6
<i>Arabis pendula</i>	43.0 ± 4.5	52.5 ± 13.7	50.0 ± 11.8	55.0 ± 10.0
<i>Campanula rapunculoides</i>	51.5 ± 4.0	46.0 ± 3.7	58.0 ± 5.9	68.5 ± 1.0
<i>Dianthus borbasii</i>	84.5 ± 1.0	85.5 ± 3.0	89.0 ± 1.3	87.5 ± 2.4
<i>Hypericum hirsutum</i>	97.5 ± 1.0	4.0 ± 1.4	95.0 ± 1.3	91.5 ± 2.9
<i>Iris sibirica</i>	89.5 ± 2.6	87.0 ± 2.6	88.5 ± 1.0	89.0 ± 1.9
<i>Melica picta</i>	81.0 ± 6.6	95.0 ± 1.2	90.5 ± 2.8	89.0 ± 2.4
<i>Pulsatilla patens</i>	85.0 ± 5.8	0	81.5 ± 3.3	84.0 ± 3.8
<i>Saponaria officinalis</i>	98.0 ± 0.8	90.5 ± 2.6	94.0 ± 0.8	86.5 ± 4.6
<i>Silene dioica</i>	76.0 ± 1.4	70.5 ± 3.6	74.0 ± 3.6	80.0 ± 2.5
<i>Silene tatarica</i>	98.5 ± 1.0	98.0 ± 0.8	100	100
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	58.5 ± 2.0	63.0 ± 3.9	64.0 ± 4.1	58.5 ± 1.0

Примечание. * – температура от -35 °С зимой до -8 °С в октябре.

Note. * – Temperature from -35 °С in winter to -8 °С in October.

числе по признаку скорости старения при хранении в условиях сезонно изменяющейся температуры. Результаты многолетнего хранения семян как при низкой положительной, так и при отрицательной температуре в условиях вечной мерзлоты показали, что семена основных зерновых злаков и бобовых, введенных в культуру сотни лет назад хранятся лучше, чем семена кормовых злаков и бобовых, введенных в культуру в прошлом веке [10, 12, 17]. Имеются данные, что семена малораспространенных видов культурных растений хранятся значительно хуже семян их более часто используемых сородичей [17]. Это может быть объяснено тем, что более частое использование каких-либо видов дает больше возможностей для спонтанного мутагенеза и, соответственно, отбора по хозяйственно полезным признакам, в том числе, скорости старения.

Биологические свойства семян дикорастущих видов, в том числе скорость их старения в разных условиях, очень слабо изучены. Поэтому созданию банков семян дикорастущих, особенно редких видов, должно предшествовать изучение возможности сохранения ими жизнеспособности в различных условиях семенных хранилищ.

Наименее устойчивыми к длительному хранению в условиях колеблющейся отрицательной температуры в лёднике оказались семена *Pulsatilla patens*. В тоже время семена этого вида сохраняют всхожесть при температуре хранения 5 ± 1 °С до

3-х лет хранения (табл. 4), всхожесть начинает снижаться позже. Следует отметить, что для обоих экспериментов использовали свежесобранное семя *P. patens* (табл. 1, 2), то есть не было значительного срока предварительного хранения в неконтролируемых (теплых, комнатных) условиях. Хранение семян в таких условиях, как известно [3, 17–19], ускоряет старение при их последующем длительном хранении в условиях низких температур.

Так же очень неустойчивы к хранению в условиях колеблющейся отрицательной температуры семена *Hypericum hirsutum*, которые почти полностью утратили всхожесть в результате 3-летнего хранения в лёднике, но полностью сохранили всхожесть после хранения при температуре 5 ± 1 °С и -20 ± 2 °С. Ранее нами было выявлено изменение динамики прорастания и снижение всхожести семян этого вида после 6-летнего хранения при температуре -20 ± 2 °С; после хранения при температуре 5 ± 1 °С тот же срок эти показатели сохранились на исходном уровне [20]. Следовательно, на семена этого вида негативно влияет как стабильная отрицательная температура, так, в еще большей степени, изменяющаяся в течение года отрицательная температура хранения. Следует отметить, что для эксперимента использовали семя *H. hirsutum*, до того долго находившееся в комнатных условиях (табл. 2), что также могло сказаться на скорости старения в эксперименте.

Несколько более устойчивы к хранению в лёднике семена *Anemone sylvestris*. Они сохранили всхожесть на уровне исходного значения после 3 лет, но полностью утратили ее после 8 лет хранения (табл. 3, 4). При других температурных условиях хранения ($5 \pm 1^\circ\text{C}$ и $-20 \pm 2^\circ\text{C}$) всхожесть семян сохранилась на исходном уровне после 3 и 8 лет хранения. Для обоих экспериментов использовались свежесобраннные семена этого вида (табл. 1, 2). *Anemone sylvestris* и *Pulsatilla patens* являются микробиотиками, то есть видами, семена которых быстро теряют всхожесть в теплых (комнатных) условиях. Результаты наших опытов подтвердили логичное предложение [12] тестировать хранилища на пригодность для длительного хранения семян не на культурных растениях — макро- и мезобиотиках, а на микробиотиках (классификация видов по долголетию семян по А.Д. Еwart [21]).

Для выявления видов семян, устойчивых к длительному хранению в условиях отрицательной температуры с сезонными колебаниями, 3 года хранения явно недостаточно. Ранее было выявлено, что ортодоксальные семена многих видов сохраняют жизнеспособность 3 года, хранясь в различных температурных условиях (-196 , -20 , 5°C). Снижение всхожести семян начинается после более длительных сроков хранения [3, 9, 20]. Эксперимент по 8-летнему хранению семян 6 видов в лёднике показал, что наиболее устойчивыми к таким условиям хранения являются семена *Silene nutans* (табл. 3). На основании работы по восстановлению растения *Silene* sp. из живой ткани семян, пребывавших в условиях вечной мерзлоты около 30 тыс. лет [4, 5] и представленных нами данных, можно предположить, что семена некоторых видов р. *Silene* обладают повышенной устойчивостью к хранению в условиях отрицательной температуры с сезонными колебаниями.

Следует отметить, что семена, использованные в эксперименте, имели довольно высокую для ортодоксальных семян влажность от 6.2 до 13.5% (табл. 1, 2). Наиболее устойчивые к хранению в лёднике семена *Silene nutans* имели влажность 12.6%. Наименее устойчивые семена *Pulsatilla patens* имели влажность в первом опыте 11.3%, во втором — 7.7%, то есть меньше, чем у семян *S. nutans*. В обоих опытах хранившиеся в лёднике семена *P. patens* полностью утратили всхожесть. Следовательно, оптимальная для хранения семян влажность собственная у каждого вида и эта влажность может быть относительно высокой, существенно выше 5–7%-ного значения влажности, рекомендуемого стандартами генных банков для длительного хранения семян культурных видов [22].

При созревании ортодоксальных семян их влажность снижается до 3–15%, что обеспечивает сильное замедление метаболизма и, соответ-

ственно, возможность длительное время сохраняться живыми. Устойчивость клеток семян к обезвоживанию обеспечивается содержащимися в них растворимыми сахарами, LEA-протеинами (Late Embryogenesis Abundant proteins), sHSPs-протеинами (small Heat Shock Proteins), наличием механизма нейтрализации активных форм кислорода и витрификацией клеточного матрикса — формированием внутриклеточного стекла [23]. Продолжительность жизни семян коррелирует со свойствами внутриклеточного стекла [18], которые определяются LEA- и sHSPs-протеинами. Основные функции LEA-протеинов, синтезирующихся на последних стадиях созревания семян — повышение температуры стеклования, связывание воды, стабилизация биологических мембран, поддержание структуры макромолекул, защита ферментов, поддержание окислительного баланса. sHSPs-протеины противостоят окислительному стрессу в условиях водного дефицита, участвуют в сборке и стабилизируют вторичную структуру протеинов [23, 24]. Можно предположить, что семена микробиотиков отличаются от семян мезо- и макробиотиков количеством и/или спектром LEA- и sHSPs-протеинов.

Благодаря низкому содержанию воды уже при наблюдающихся в комнатных условиях температуре и влажности, клеточный матрикс ортодоксальных семян находится в витрифицированном состоянии, но свойства внутриклеточного стекла зависят от температуры [18, 25]. В витрифицированном клеточном матриксе, в том числе при отрицательных по шкале Цельсия температурах, сохраняются колебательные и вращательные движения макромолекул или их частей. Молекулярная подвижность является важным фактором регуляции физиологической активности в семенах, такой как дозревание (выход из состояния физиологического покоя) и старения семян [25]. Колебания температуры изменяют молекулярную подвижность, делают ее неравномерной. Это, вероятно, ускоряет деградацию биополимеров, в первую очередь протеинов, что ведет к ускорению старения семян.

Таким образом, использование для хранения семян лёдников в вечной мерзлоте с большой амплитудой сезонных колебаний отрицательной температуры, вызывает серьезные сомнения. Полученные результаты свидетельствуют, что при организации долговременных хранилищ семян, в том числе в условиях вечной мерзлоты, необходимо особое внимание уделять стабилизации температуры хранения. В связи с этим возникает вопрос о возможности обеспечения стабильной температуры в хранилище в конвекционном типом охлаждения. В первый год эксплуатации Якутского криохранилища температура в нем изменялась от -20 до -2°C [26: 40; рис. 3.5]. Исследователи, изучавшие возможность управления

температурным режимом в Якутском криохранилище, подчеркивают “неизбежность годичных колебаний температуры в рабочих камерах при охлаждении криохранилища атмосферным воздухом” [26: 39].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты экспериментов по хранению ортодоксальных семян 16 дикорастущих видов в леднике в вечной мерзлоте с дополнительным охлаждением зимним воздухом и меняющейся в течение года температурой от -35 до -8 °C, в морозильнике при температуре -20 ± 2 °C и в холодильнике при температуре 5 ± 1 °C показали, что

семена быстрее теряют всхожесть при изменяющейся отрицательной температуре хранения, чем при других условиях экспериментального хранения. Значительные колебания отрицательной температуры старят семена быстрее, чем даже хранение при низкой положительной, но стабильной температуре.

Семена разных видов растений обладают разной устойчивостью к хранению в условиях сезонно изменяющейся отрицательной температуры. Наименее устойчивы к хранению в леднике семена микробиотиков: *Pulsatilla patens* и *Anemone sylvestris*, наиболее устойчивы семена *Silene nutans*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дзюбенко Н.И. 2012. Вавиловская стратегия пополнения, сохранения и рационального использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей. — Тр. по прикладн. ботанике, генетики и селекции. СПб.: ВИР. 169: 4–40. http://vir.nw.ru/books/trud_169.pdf
2. Walters C., Wheeler L.M., Stanwood P.C. 2004. Longevity of cryogenically-stored seeds. — *Cryobiol.* 48: 229–244. <https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2004.01.007>
3. Левицкая Г.Е. 2015. Влияние температуры хранения на семена дикорастущих видов. 2. Семена с физиологическим покоем на примере видов рода *Campanula* (Campanulaceae). — *Раст. ресурсы.* 51(1): 38–51. <http://elibrary.ru/item.asp?id=22740094>
4. Яшина С.Г., Губин С.В., Шабаева Э.В., Егорова Е.Ф., Максимович С.В. 2002. Жизнеспособность семян высших растений позднеплейстоценового возраста из вечномерзлотных отложений, обнаруживаемая в культуре *in vitro*. — Доклады Академии Наук. 383(5): 714–717. <https://doi.org/10.1023/A:1015350209946>
5. Yashina S., Gubin S., Maksimovich S., Yashina A., Gakhova E., Gilichinsky D. 2012. Regeneration of whole fertile plants from 30000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost. — *PNAS.* 109 (10): 4008–4013. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118386109>
6. Asdal Å., Guarino L. 2018. The Svalbard Global Seed Vault: 10 Years – 1 Million Samples. — *Biopreserv. Biobank.* 16(5): 391–392. <https://doi.org/10.1089/bio.2018.0025>
7. Соломонов Н.Г., Жимулев И.Ф. 2014. Как это было: к истории создания криобанка семян культурных растений в толще многолетнемерзлотных пород. — В кн.: Криохранение семян: итоги и перспективы. Новосибирск. С. 7–16. <https://e.nlrs.ru/open/11817>
8. Левицкая Г.Е. 2009. Биологические характеристики семян представителей флоры южного Подмосковья и их реакция на криоконсервацию. — *Раст. ресурсы.* 45(3): 9–30. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17023559>
9. Левицкая Г.Е. 2017. Влияние температуры хранения на семена дикорастущих видов. 3. Семена с морфологическим и морфофизиологическим покоем. — *Раст. ресурсы.* 53(1): 39–50. <http://elibrary.ru/item.asp?id=28949836>
10. Сторожева Н.Н. 2006. Влияние длительного хранения семян сельскохозяйственных культур в условиях толщ многолетнемерзлых грунтов на жизнеспособность и фенотипическую изменчивость растений. — Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Якутск. 22 с.
11. Кершенгольц Б.М., Жимулев И.Ф., Гончаров Н.П., Чжан Р.В., Филиппова Г.В., Шейн А.А., Прокопьев И.А. 2012. Сохранение генофонда растений в условиях многолетней мерзлоты: состояние, преимущества, перспективы. — Вавиловский журн. генетики и селекции. 16 (3): 675–682. http://www.bionet.nsc.ru/vogis/pict_pdf/2012/16_3/015.pdf
12. Филиппенко Г.И., Силаева О.И., Сторожева Н.Н. 2012. Использование вечной мерзлоты с целью сохранения генетических ресурсов растений. — Тр. по прикладн. ботанике, генетики и селекции. 169: 240–244. http://vir.nw.ru/books/trud_169.pdf
13. Журавская А.Н., Филиппова Г.В., Кершенгольц Б.М., Чжан Р.В. 2014. Всхожесть, биохимические и цитогенетические характеристики проростков после долговременного хранения гороха в условиях вечной мерзлоты. — С.-х. биология, сер. “Биология раст.” 1: 72–78. <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2014.1.72rus>
14. Сторожева Н.Н. 2018. Рост и развитие однолетних кормовых культур в первые годы длительного хранения в криохранилище. — Вестн. Марийского гос. ун-та, сер. “Сель-хоз. науки. Эконом. науки”. 4 (4): 57–64. <https://doi.org/10.30914/2411-9687-2018-4-4-57-64>

15. Brodal G., Asdal Å. 2018. The Svalbard Global Seed Vault and the ongoing 100 years seed storage experiment. — Acta Hort. 1204: 1–8. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1204.1>
16. Иванова И.В., Гурьева К.Б., Белецкий С.Л. 2019. Длительное хранение семян в условиях вечной мерзлоты. — Товаровед продовольственных товаров. 1: 61–64. <https://panor.ru/articles/dlitelnoe-khranenie-semyan-v-usloviyakh-v-vechnoy-merzloty/4003.html>
17. Сулаева О.И. 2012. Хранение коллекции семян мировых растительных ресурсов в условиях низких положительных температур — оценка, состояние, перспективы. — Тр. по прикладн. ботанике, генетики и селекции. 169: 230–239. http://vir.nw.ru/books/trud_169.pdf
18. Walters C., Hill L.M., Wheeler L.J. 2005. Dying while dry: kinetics and mechanisms of deterioration in desiccated organisms. — Integr. Comp. Biol. 45(5): 751–758. <https://doi.org/10.1093/icb/45.5.751>
19. Probert R., Adams J., Coneybeer J., Crawford A., Hay F. 2007. Seed quality for conservation is critically affected by pre-storage factors. — Australian Journal of Botany. 55(3): 326–335. <https://doi.org/10.1071/BT06046>
20. Левицкая Г.Е. 2014. Влияние температуры хранения на семена дикорастущих видов. 1. Семена с вынужденным покоем и неглубоким физиологическим покоем. — Раст. ресурсы. 50(4): 534–584. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22260668>
21. Ewart A. J. 1908. On the longevity of seeds. — Proc. R. Soc. Victoria. 21: 1–210.
22. Genebank Standards. 1994. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 13 p. <http://www.fao.org/tempref/docrep/fao/meeting/015/aj680e.pdf>
23. Kalemba E., Pucacka S. 2007. Possible roles of LEA proteins and sHSPs in seed protection: a short review. — Biological Lett. 44(1): 3–16. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.607.2377&rep=rep1&type=pdf>
24. Tunnacliffe A., Michael T.W. 2007. The continuing conundrum of the LEA proteins. — Naturwissenschaften. 94(10): 791–812. <https://doi.org/10.1007/s00114-007-0254-y>
25. Ballesteros D., Walters C. 2011. Detailed characterization of mechanical properties and molecular mobility within dry seed glasses: relevance to the physiology of dry biological systems. — The Plant Journal. 68(4): 607–619. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04711.x>
26. Кузьмин Г.П., Панин В.Л. 2014. Основные результаты управления температурным режимом федерального криохранилища I очереди в г. Якутск. — В кн.: Криохранилища семян: итоги и перспективы. Новосибирск. С. 34–41. <https://e.nlrs.ru/open/11817>

Can the Seeds Be Stored in Permafrost Cellars?

G. E. Levitskaya^{a,*}, S. V. Gubin^b

^aInstitute of Cell Biophysics RAS, Pushchino, Russia

^bInstitute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS, Pushchino, Russia

*e-mail: levitskaya_g@mail.ru

Abstract—This study evaluates the effect of different storage conditions (in permafrost cellar with additional air cooling in winter at seasonally changing temperature from -35°C to -8°C , in a freezer at $-20 \pm 2^{\circ}\text{C}$ and in a refrigerator at $5 \pm 1^{\circ}\text{C}$) on the quality of orthodox seeds of 16 wild species (*Alyssum gmelinii* Jord., *Anemone sylvestris* L., *Arabis pendula* L., *Campanula rapunculoides* L., *Dianthus borbasii* Vandas, *D. fisheri* Spreng., *Hypericum hirsutum* L., *Iris sibirica* L., *Melica picta* C. Koch, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Saponaria officinalis* L., *Silene alba* (Mill.) E.L. Krause, *S. dioica* (L.) Clairv., *S. nutans* L., *S. tatarica* (L.) Pers., *Vincetoxicum hircynicum* Medic.). It was established that seasonal sub-zero temperature fluctuations ($-35\text{...}-8^{\circ}\text{C}$) led to fast seed aging and reduction of germination capacity. Under such conditions, the seeds aged faster than at relatively stable temperatures of $-20 \pm 2^{\circ}\text{C}$ and $5 \pm 1^{\circ}\text{C}$. It was shown that the seeds of different species have different storage stability under seasonally changing sub-zero temperatures. Seeds of microbotic *Pulsatilla patens* and *Anemone sylvestris* were the least resistant to storage in the permafrost cellar; seeds of *Silene nutans* were the most resistant. It has been suggested that temperature fluctuations change the molecular mobility in the vitrified cell matrix of seeds, making it irregular. This probably hastens the degradation of biopolymers leading to acceleration in seed aging. Microbotic seeds may differ from meso- and macrobotic seeds in the number and/or spectrum of LEA- and sHSPs-proteins that determine the properties of intracellular glass.

Keywords: orthodox seeds, long-term storage, germination, wild species, sub-zero temperature, permafrost, temperature fluctuations

REFERENCES

1. *Dzyubenko N.I.* 2012. Vavilov strategy of collecting, maintaining and rational utilization of plant genetic resources of cultivated plants and their wild relatives. – Proceedings on applied botany, genetics and breeding. St. Petersburg. 169: 4–40. http://vir.nw.ru/books/trud_169.pdf (In Russian)
2. *Walters C., Wheeler L.M., Stanwood P.C.* 2004. Longevity of cryogenically-stored seeds. – *Cryobiol.* 48: 229–244. <https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2004.01.007>
3. *Levitskaya G.E.* 2015. The influence of the storage temperature on the seeds of wild species. 2. Seeds with physiological dormancy in the case of *Campanula* (Campanulaceae) species. – *Rastitelnye Resursy.* 51(1): 38–51. <http://elibrary.ru/item.asp?id=22740094> (In Russian)
4. *Yashina S.G., Gubin S.V., Shabaeva E.V., Egorova E.F., Maksimovich S.V.* 2002. Viability of higher plant seeds of late pleistocene age from permafrost deposits as determined by *in vitro* culturing. – *Dokl. Biol. Sci.* 383: 151–154. <https://doi.org/10.1023/A:1015350209946> (In Russian)
5. *Yashina S., Gubin S., Maksimovich S., Yashina A., Gakhova E., Gilichinsky D.* 2012. Regeneration of whole fertile plants from 30000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost. – *PNAS.* 109 (10): 4008–4013. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118386109>
6. *Asdal Å., Guarino L.* 2018. The Svalbard Global Seed Vault: 10 Years – 1 Million Samples. – *Biopreserv. Biobank.* 16(5): 391–392. <https://doi.org/10.1089/bio.2018.0025>
7. *Solomonov N.G., Zhimulev I.F.* 2014. [How it was: to the history of the creation of cultivated plants seeds cryobank in the thickness of permafrost.] – In: *Cryostorage of seeds : results and prospects.* Novosibirsk. P. 7–16. <https://e.nlrs.ru/open/11817> (In Russian)
8. *Levitskaya G.E.* 2009. The biological characteristics of seeds of some species of the flora of the southern of Moscow region and their response to cryoconservation. – *Rastitelnye Resursy.* 45(3): 9–30. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17023559> (In Russian)
9. *Levitskaya G.E.* 2017. The influence of the storage temperature on the seeds of wild species. 3. Seeds with morphological and morphophysiological dormancy. – *Rastitelnye Resursy.* 53 (1): 39–50. <http://elibrary.ru/item.asp?id=28949836> (In Russian)
10. *Storozheva N.N.* 2006. [The effect of long-term storage of agricultural crops seeds in the thickness of permafrost soils on the viability and phenotypic variability of plants.] – Abstract. diss. ... cand. agricultural science. Yakutsk. 22 p. (In Russian)
11. *Kershengolts B.M., Zhimulev I.F., Goncharov N.P., Chzhan R.V., Filippova G.V., Shein A.A., Prokopiev I.A.* 2013. Preservation of the gene pool of plants under permafrost conditions: state, advantages and prospects. – *Rus. J. Genet. Appl. Res.* 3 (1): 35–39. <https://doi.org/10.1134/S2079059713010073> (In Russian)
12. *Filipenko G.I., Silaeva O.I., Storozheva N.N.* The use of permafrost with the purpose of plant genetic resources conservation. – Proceeding on applied botany, genetics and breeding. 169: 240–244. http://vir.nw.ru/books/trud_169.pdf (In Russian)
13. *Zhuravskaja A.N., Filippova G.V., Kershengolts B.M., Chzhang R.V.* 2014. Viability of seeds, and biochemical and cytological characteristics of seedlings in peas after long-term seed storage under permafrost. – *Agricultural biology: "Plant biology"*. 1: 72–77. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2014.1.72eng> (In Russian)
14. *Storozheva N.N.* 2018. The growth and development of annual forage crops in the early years of long term storage in cryostorage. *Vestnik of the Mari State University. Chapter "Agriculture. Economics"*. 4(4): 57–64. <https://doi.org/10.30914/2411-9687-2018-4-4-57-64> (In Russian)
15. *Brodal G., Asdal Å.* 2018. The Svalbard Global Seed Vault and the ongoing 100 years seed storage experiment. – *Acta Hort.* 1204: 1–8. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1204.1>
16. *Ivanova E.V., Guryeva K.B., Beletskiy S.L.* 2019. Long-term storage of seeds in conditions of permafrost. – *Tovaroved prodovolstvennyh tovarov.* 1: 61–64. <https://panor.ru/articles/dlitelnoe-khranenie-semyan-v-usloviyakh-v-vechnoy-merzloty/4003.html> (In Russian)
17. *Silaeva O.I.* 2012. Storage of seeds collections of the world's plant resources in conditions low positive temperatures – assessment, status, prospects. – Proceeding on applied botany, genetics and breeding. 169: 230–239. http://vir.nw.ru/books/trud_169.pdf (In Russian)
18. *Walters C., Hill L.M., Wheeler L.J.* 2005. Dying while dry: kinetics and mechanisms of deterioration in desiccated organisms. – *Integr. Comp. Biol.* 45(5): 751–758. <https://doi.org/10.1093/icb/45.5.751>
19. *Probert R., Adams J., Coneybeer J., Crawford A., Hay F.* 2007. Seed quality for conservation is critically affected by pre-storage factors. – *Australian Journal of Botany.* 55(3): 326–335. <https://doi.org/10.1071/BT06046>

20. *Levitskaya G.E.* 2014. The influence of the storage temperature on the seeds of wild species. 1. The not-dormant seeds and seeds with non-deep physiological dormancy. – *Rastitelnye Resursy*. 50(4): 534–584. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22260668> (In Russian)
21. *Ewart A.J.* 1908. On the longevity of seeds. – *Proc. R. Soc. Victoria*. 21: 1–210.
22. *Genebank Standards*. 1994. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 13 p. <http://www.fao.org/tempref/docrep/fao/meeting/015/aj680e.pdf>
23. *Kalemba E., Pucacka S.* 2007. Possible roles of LEA proteins and sHSPs in seed protection: a short review. – *Biological Lett.* 44(1): 3–16. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.607.2377&rep=rep1&type=pdf>
24. *Tunnacliffe A., Michael T.W.* 2007. The continuing conundrum of the LEA proteins. – *Naturwissenschaften*. 94(10): 791–812. <https://doi.org/10.1007/s00114-007-0254-y>
25. *Ballesteros D., Walters C.* 2011. Detailed characterization of mechanical properties and molecular mobility within dry seed glasses: relevance to the physiology of dry biological systems. – *The Plant Journal*. 68(4): 607–619. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04711.x>
26. *Kuzmin G.P., Panin V.L.* 2014. [The main results of temperature control of the federal cryostorage of the first stage in Yakutsk.] – In: [Cryostorage of seeds: results and prospects]. Novosibirsk. P. 34–41. <https://e.nlrs.ru/open/11817> (In Russian)