СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, вып. 2, 2021

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Обилие лесных кустарничков и микроклиматические условия в экотонном комплексе ельник черничный–вырубка

Н. В. Геникова, В. Н. Мамонтов, А. М. Крышень 99

Биология ресурсных видов

Влияние метеоусловий на годичный прирост *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae, Bryophyta) в лесном поясе Хибин (Мурманская область)

О. В. Ермолаева, Н. Ю. Шмакова 115

Структурные особенности коры *Betula ermanii* (Betulacea) в ландшафтах морских побережий и активных вулканов Дальнего Востока России

А. И. Тальских, А. В. Копанина, И. И. Власова 124

Антропогенное воздействие на растительные ресурсы

Масса тонких корней в почвах лесных сообществ на постагрогенных землях в условиях средней тайги (на примере Республики Карелия)

А. Ю. Карпечко, А. В. Туюнен, М. В. Медведева, Е. В. Мошкина, И. А. Дубровина, Н. В. Геникова, В. А. Сидорова, А. В. Мамай, О. В. Толстогузов, Л. М. Кулакова 145

Воздействие выбросов цементного завода на содержание метаболитов в хвое *Larix cajanderi* (Pinaceae) на территории Республики Саха (Якутия)

И. В. Слепцов, С. М. Рожина, В. В. Михайлов 158

Компонентный состав ресурсных видов

Динамика содержания розмариновой кислоты в *Prunella vulgaris* и *Prunella grandiflora* (Lamiaceae) на Среднем и Южном Урале

Е. В. Болотник, Л. И. Алексеева 168

Фенольные соединения растений *Potentilla alba* и *Potentilla megalantha* (Rosaceae), полученных *in vitro*

Н. А. Поляков, Е. А. Калашникова, Р. Н. Киракосян, Ф. М. Хазиева 176

Биологическая активность растений

Aronia melanocarpa и *Sorbus aucuparia* (Rosaceae) как перспективные источники получения антоциансодержащих комплексов для дополнительной терапии перевиваемых опухолей

О. Ю. Рыбалкина, Т. Г. Разина, Е. А. Сафонова, Е. А. Киселева, А. В. Ульрих, В. Ю. Андреева, Н. В. Исайкина, Г. И. Калинкина, Е. П. Зуева 186

Contents

Vol. 57, issue 2, 2021

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Resources of Useful Plants and Plant Assosiations

Abundance of Forest Dwarf Shrubs and Microclimatic Conditions in the Bilberry Spruce Forest–Clear-Cut Ecotone

N. V. Genikova, V. N. Mamontov, A. M. Kryshen 99

Biology of Resourse Species

The Effect of Weather Conditions on the Annual Increment of *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae, Bryophyta) in the Forest Belt of the Khibiny Mountains (Murmansk Region)

O. V. Ermolaeva, N. Yu. Shmakova 115

Structural Features of *Betula ermanii* (Betulaceae) in Coastal and Active Volcanic Landscapes of the Russian Far East

A. I. Talskikh, A. V. Kopanina, I. I. Vlasova 124

Anthropogenic Influence on Plant Resouces

Fine Root Mass in Post-Agricultural Forest Soils of the Middle Taiga Subzone: The Case of the Republic of Karelia

A. Yu. Karpechko, A. V. Tuyunen, M. V. Medvedeva, E. V. Moshkina, I. A. Dubrovina, N. V. Genikova, V. A. Sidorova, A. V. Mamai, O. V. Tolstoguzov, L. M. Kulakova 145

Impact of Cement Plant Emissions on Metabolites in the Needles of *Larix cajanderi* (Pinaceae) of the Republic of Sakha (Yakutia)

I. V. Sleptsov, S. M. Rozhina, V. V. Mikhailov 158

Component Composition of Resource Species

Dynamics of Rosemarinic Acid Content in *Prunella vulgaris* and *Prunella grandiflora* (Lamiaceae) in the Middle and Southern Urals

E. V. Bolotnik, L. I. Alekseeva 168

Phenolic Compounds from *In vitro* Cultivated *Potentilla alba* and *Potentilla megalantha* (Rosaceae)

N. A. Polyakov, E. A. Kalashnikova, R. N. Kirakosyan, F. M. Khazieva 176

Biological Activity of Resource Species

Aronia melanocarpa and *Sorbus aucuparia* (Rosaceae) as a Promising Source of Anthocyanin Complexes as an Add-On to Cyclophosphamide Therapy

O. Yu. Rybalkina, T. G. Razina, E. A. Safonova, E. A. Kiseleva, A. V. Ulirich, V. Yu. Andreeva, N. V. Isaikina, G. I. Kalinkina, E. P. Zueva 186

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 99–114

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ОБИЛИЕ ЛЕСНЫХ КУСТАРНИЧКОВ И МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ЭКОТОННОМ КОМПЛЕКСЕ ЕЛЬНИК ЧЕРНИЧНЫЙ–ВЫРУБКА

© 2021 г. Н. В. Геникова[1, *], В. Н. Мамонтов[2], А. М. Крышень[1]

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

[2]Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук, г. Архангельск, Россия

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

Поступила в редакцию 04.08.2020 г.
После доработки 17.11.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

В условиях ельников черничных на территории Архангельской области (северная тайга) исследованы изменения обилия *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. с одновременной оценкой температуры и освещенности в экотонных комплексах лес–вырубка. Обилие кустарничков резко снижается сразу после рубки древостоя как на открытом участке в центре вырубки, так и в переходных зонах экотонного комплекса. Различия в обилии кустарничков по зонам и по годам (2, 3, 5 и 10 лет после рубки) во многом могут быть объяснены физическими параметрами среды. Резкое изменение обилия черники и брусники после рубки древостоя в первую очередь связано с изменением освещенности. Однако в переходных зонах (опушках) воздействие микроклиматических факторов не столь очевидно, как на открытой вырубке и в лесу, где многое определяется структурой древесного яруса. В переходных зонах как абсолютные показатели температуры и освещенности, так и их изменчивость зависят от экспозиции границ леса. Изменения структуры напочвенного покрова в пределах переходных зон определяются влиянием древесного яруса, ослабленным по сравнению с лесными участками и значительно более сильным, чем на вырубке. Древесный ярус смягчает колебания температуры и защищает растения напочвенного покрова от заморозков, которые в северной тайге нередки на вырубках и других открытых участках. Размеры переходной зоны по данным изменения обилия кустарничков и микроклиматических параметров варьируют в зависимости от экспозиции стены леса, но в целом ее протяженность, как в сторону леса, так и в сторону вырубки примерно соответствует половине высоты деревьев первого яруса.

Ключевые слова: Vaccinium myrtillus, *Vaccinium vitis-idaea*, черника, брусника, микроклимат, экотон, экотонный комплекс, ельник черничный, вырубка, северная тайга

DOI: 10.31857/S0033994621020059

Усиление трансформации лесов при современных технологиях лесозаготовок ставит задачу сохранения лесной среды [1, 2], и в то же время возникает ряд вопросов о том, что такое лесная среда, как ее оценить, на какое расстояние распространяется влияние леса на вырубку. Ранее мы [3], а также ряд исследователей в других странах [1, 4] определяли зону перехода от леса к вырубке (экотонную зону) как расстояние примерно от половины до одной высоты дерева. Внешне эта зона проявляется не только в структуре древесного яруса, но и в изменении обилия видов напочвенного покрова, в количестве подроста и его параметрах [5]. Древесный ярус при этом влияет на напочвенный покров через конкуренцию за питательные вещества и влагу, через распределение осадков, затенение и, соответственно, изменение температурного режима. Оценить влияние древесного яруса и размеры зоны влияния края леса можно по реакции доминирующих в исходном лесу видов. В северотаежных сообществах это, как правило, лесные кустарнички – черника *Vaccinium myrtillus* L. и брусника *V. vitis-idaea* L.

Рост лесных кустарничков зависит от различных факторов и меняется в зависимости от стадии восстановления леса после рубки, положения растений относительно края леса, который в свою очередь определяет микроклиматические условия. Часто напочвенный покров в еловом лесу представляет собой мозаику черничных и брус-

ничных микрогруппировок. С точки зрения выявления закономерностей формирования лесных растительных сообществ, представляет интерес, какие факторы определяют локальное преимущество каждого из этих видов. Брусника является видом с широкой экологической амплитудой, в то время как черника, осваивающая не менее широкий набор местообитаний, относится к группе растений, предпочитающих тенистые еловые леса [6].

Изучению изменения растительных сообществ после рубок посвящено большое количество публикаций [7–11 и др.]. Одним из важных аспектов взаимовлияния исходного лесного сообщества и образовавшейся вырубки является создание особой среды обитания в зоне их контакта и изменение микроклиматических условий по мере восстановления древесного яруса на вырубке [4, 12–15].

Статья продолжает цикл публикаций о структуре растительных сообществ в экотонном комплексе (ЭК) лес–вырубка в условиях северотаежных ельников черничных. Ранее нами публиковались результаты изучения изменения проективного покрытия (ПП) и встречаемости видов сосудистых растений через 2–10 лет после рубки древостоя [3, 16]. В данном исследовании мы ставили перед собой задачу оценить изменение освещенности, температуры воздуха и обилия лесных кустарничков в экотонных комплексах, возникающих после рубки древостоя, в условиях северотаежных ельников черничных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2014–2016 гг. на территории Архангельской области в северотаежных ельниках черничных были проведены комплексные исследования микроклимата и напочвенного покрова на границе спелого ельника черничного и луговиковой вырубки.

В составе древостоев ельников черничных ель *Picea abies* s.l. представлена 8–9 единицами, ее средний возраст на разных пробных участках составлял от 110 до 180 лет. Примесь березы *Betula* sp. в древостоях не превышала 1–2 единиц, единично встречались сосна *Pinus sylvestris* L. и осина *Populus tremula* L. Средняя высота ели составляла 18 м. Исследованные древостои можно отнести к среднеполнотным (относительная полнота – 0.6–0.7) и низкобонитетным (V класс бонитета). Подрост средней густоты представлен угнетенной елью в возрасте 60–90 лет и отдельными деревьями березы. В редком подлеске произрастали *Sorbus aucuparia* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Juniperus communis* L. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляло 50 и 80% соответственно при абсолютном доминировании *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, зеленых (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.) и сфагновых мхов (30%).

Всего было обследовано 7 участков вырубок 2006, 2011 и 2013 гг. (2, 3, 5 и 10 лет после рубки) средней площадью 50 га. Исследования на вырубках 2013 г. проводились на 2-й и 3-й год после рубки. Рубки проводились в зимний период, что способствовало сохранению почвенного и напочвенного покровов. Восстановительных мероприятий на вырубках не проводилось, древостой из *Betula* sp. с незначительной примесью *Picea abies* формировался естественным образом. Участки через 5–10 лет после рубки характеризовались наличием разреженного подроста, расположенного группами.

Исследования микроклиматических показателей включали в себя измерения освещенности и температуры приземного слоя воздуха (5 см над поверхностью почвы). Температура воздуха измерялась каждые 10 минут с помощью датчиков, установленных на границе леса и вырубки, а также на расстоянии 5, 10, 20 и 25 м в обе стороны от нее в ЭК леса и 2-летней вырубки; на расстоянии 10 и 25 м в ЭК леса, 3-летней и 5-летней вырубок и на расстоянии 5 и 10 м в ЭК леса и 10-летней вырубки. Измерения температуры воздуха проводились на трансектах северной и южной экспозиций, длительность измерений составляла 3–6 дней в течение вегетационных сезонов разных лет.

Освещенность измерялась люксметром на уровне травяно-кустарничкового яруса (0.5 м над поверхностью почвы) и на высоте 1.3 м. Замеры проводились на 3-, 5- и 10-летних вырубках в период с 13 до 14 ч. На вырубках 3-летней давности измерения на опушке северной экспозиции выполнены при облачности 80–100%, южной экспозиции – при облачности 50–60%. На 5-летних вырубках измерения выполнены при 100% облачности, на 10-летних – в ясную погоду (0% облачности). Освещенность измерялась в нескольких повторностях вдоль трансект, на которых исследовался напочвенный покров, при этом охватывался участок длиной 50 м (по 25 м в обе стороны от края леса с шагом 1 метр).

Исследования напочвенного покрова проводились на 24 трансектах, заложенных на 7 вырубках (8 трансект – на 2-летних, 4 – на 3-трехлетних, 8 – на 5-летних и 4 – на 10-летних вырубках). Трансекты длиной 50 м (по 25 м вглубь леса и к центру вырубки) располагались перпендикулярно краю леса разной экспозиции (север, юг, запад, восток) и состояли из учетных площадок размером 50 × 50 см (0.25 м^2), расположенных вплотную. На каждой учетной площадке отмечалось проективное покрытие видов. На 3-й, 5-й и 10-й год после рубки древостоя определялась средняя высота *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* на

Таблица 1. Проективное покрытие и высота побегов черники в ЭК
Table 1. Bilberry projective cover and height of shoots in the ecotone complex

Зона экотонного комплекса Zone of the ecotone complex	Давность рубки Age of clearcut			
	2 года 2 years	3 года 3 years	5 лет 5 years	10 лет 10 years
Проективное покрытие, % Projective cover, %				
Лес Forest	17.9 ± 1.1[a]	20.6 ± 1.6[a]	22.4 ± 1.3[a]	21.9 ± 1.5[a]
Лес–опушка Forest edge	12.5 ± 1.2[b]	12.7 ± 1.7[b]	9.5 ± 1.3[b]	16.6 ± 1.7[b]
Вырубка–опушка Clearcut edge	5.7 ± 0.7[c]	7.3 ± 1.2[c]	8.0 ± 1.1[b]	14.1 ± 1.4[b]
Вырубка Clearcut	2.5 ± 0.3[d]	3.8 ± 0.7[c]	2.7 ± 0.4[c]	6.5 ± 0.8[c]
Высота побегов, см Shoot height, cm				
Лес Forest	–*	17.9 ± 0.4[a]	17.2 ± 0.4[a]	16.3 ± 0.4[a]
Лес–опушка Forest edge	–	15.5 ± 0.5[b]	12.4 ± 0.4[b]	13.4 ± 0.4[b]
Вырубка–опушка Clearcut edge	–	11.7 ± 0.6[c]	11.7 ± 0.6[b]	11.6 ± 0.5[c]
Вырубка Clearcut	–	8.9 ± 0.4[d]	8.7 ± 0.4[c]	11.3 ± 0.4[c]

Примечание: * – нет данных. Разные латинские буквы показывают достоверные ($p < 0.05$) различия в проективном покрытии и высоте черники в разных зонах ЭК.
Note. * – no data. Different superscript letters denote significant differences ($p < 0.05$) between the projective cover and height of bilberry in different zones of the ecotone complex.

основе измерения трех побегов на каждой учетной площадке.

Ранее нами на этих же объектах проводилось исследование протяженности переходных зон в обе стороны от границы леса: вглубь леса и в сторону вырубки. Протяженность обеих переходных зон была определена нами по признакам напочвенного покрова в 8–10 м [17], эти оценки использованы нами и в настоящей работе.

При статистической обработке данных для выявления различий между выборками применялся дисперсионный анализ с использованием непараметрического критерия Краскелла–Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение обилия кустарничков

В обследованных ельниках черничных черника и брусника являются доминантами напочвенного покрова, их проективное покрытие в среднем составляет 20–25 и 10–20% соответственно. В первые годы после рубки древостоя на вырубке наблюдалось снижение обилия черники и уменьшение средней высоты кустарничка по сравнению с исходным лесным сообществом (табл. 1). Поскольку рубка проводилась зимой, то механические повреждения не являлись решающим фактором, однако на захламленных порубочными остатками участках вырубки наблюдалось отсутствие или резкое снижение участия кустарничков. Еще одной причиной снижения обилия кустарничков является конкуренция с типичными доминантами вырубок – лесными злаками [10, 11, 15]. Снижение проективного покрытия, прироста текущего года и количества побегов черники на вырубках бореальных лесов отмечались и другими исследователями [11, 18, 19]. По мере формирования на вырубке древесного яруса, проективное покрытие и высота побегов черники увеличивались, но и через 10 лет после рубки древостоя эти показатели оставались значимо ниже, чем в примыкающем к вырубленному участку лесном сообществе (табл. 1).

Аналогичные данные получены и по бруснике. Но так как брусника по своим экологическим ха-

Таблица 2. Проективное покрытие и высота побегов брусники в ЭК
Table 2. Projective cover and height of lingonberry shoots in the ecotone complex

Зона экотонного комплекса Zone of the ecotone complex	Давность рубки Age of the clearcut			
	2 года 2 years	3 года 3 years	5 лет 5 years	10 лет 10 years
Проективное покрытие, % Projective cover, %				
Лес Forest	14.7 ± 0.8^{a}	18.8 ± 1.3^{a}	13.3 ± 0.8^{a}	21.4 ± 1.2^{a}
Лес–опушка Forest edge	16.8 ± 1.1^{a}	24.8 ± 2.1^{b}	16.5 ± 1.1^{b}	24.7 ± 1.9^{a}
Вырубка–опушка Clearcut edge	14.5 ± 1.2^{a}	29.6 ± 2.6^{b}	14.1 ± 1.3^{ab}	14.3 ± 1.3^{b}
Вырубка Clearcut	8.5 ± 0.8^{b}	14.9 ± 1.3^{a}	10.8 ± 0.7^{c}	12.7 ± 1.1^{b}
Высота побегов, см Shoot height, cm				
Лес Forest	–*	15.0 ± 0.3^{a}	12.5 ± 0.3^{a}	15.7 ± 0.3^{a}
Лес–опушка Forest edge	–	14.1 ± 0.4^{a}	9.7 ± 0.2^{b}	12.1 ± 0.4^{b}
Вырубка–опушка Clearcut edge	–	10.9 ± 0.6^{b}	8.3 ± 0.3^{c}	9.3 ± 0.3^{c}
Вырубка Clearcut	–	8.2 ± 0.3^{c}	6.7 ± 0.2^{d}	10.4 ± 0.3^{c}

Примечание: * – нет данных. Разные латинские буквы показывают достоверные ($p < 0.05$) различия в проективном покрытии и высоте брусники в разных зонах ЭК.
Note. * – no data. Different superscript letters denote significant differences ($p < 0.05$) between the projective cover and height of lingonberry in different zones of the ecotone complex.

рактеристикам является гелиофитом [20] и физиологически более, чем черника, приспособлена к условиям относительно высокой инсоляции, она восстанавливается быстрее. На 3-й год после рубки ее проективное покрытие на вырубке составляло уже 80% от исходного, при этом средняя высота – всего 55% (табл. 2).

Если покрытие и высота черники и брусники на вырубках во всех случаях заметно ниже показателей в лесу, то в двух переходных зонах: опушки со стороны леса и опушки со стороны вырубки, ситуация не может быть охарактеризована однозначно. Так, в лесной части опушки высота брусники ниже, чем в лесу, что можно считать адаптивной реакцией на повышение инсоляции, так как у кустарничка при этом наблюдаются высокие значения проективного покрытия (табл. 2). При этом у черники снижение высоты от леса к вырубке сопровождается соразмерным снижением проективного покрытия (табл. 1), а у брусники снижение высоты происходит на фоне увеличения покрытия. Поскольку проективное покрытие и высота у этих видов по-разному реагируют на изменение условий, был вычислен комплексный показатель обилия (рис. 1 и 2: C1, C2), представляющий собой произведение средней высоты кустарничка на его проективное покрытие, характеризующий пространство, занимаемое видом. Ранее [21] он применялся нами для оценки влияния деревьев на структуру напочвенного покрова и был более чувствительным, чем каждый из исходных показателей по отдельности.

Для обоих видов вне зависимости от экспозиции края леса в целом характерно уменьшение высоты по сравнению с лесным сообществом, как на вырубке, так и в переходной зоне (рис. 1, 2: A1, A2). Однако на трансектах северной экспозиции изменения высоты кустарничков более плавные (рис. 1, 2: A1) по сравнению с трансектами южной экспозиции, где наблюдается резкое снижение высоты при переходе от леса к вырубке (рис. 1, 2: A2).

В отношении показателя проективного покрытия (рис. 1, 2: B1, B2) четких закономерностей зависимости от экспозиции не выявлено. Это свидетельствует о существенной роли ценотиче-

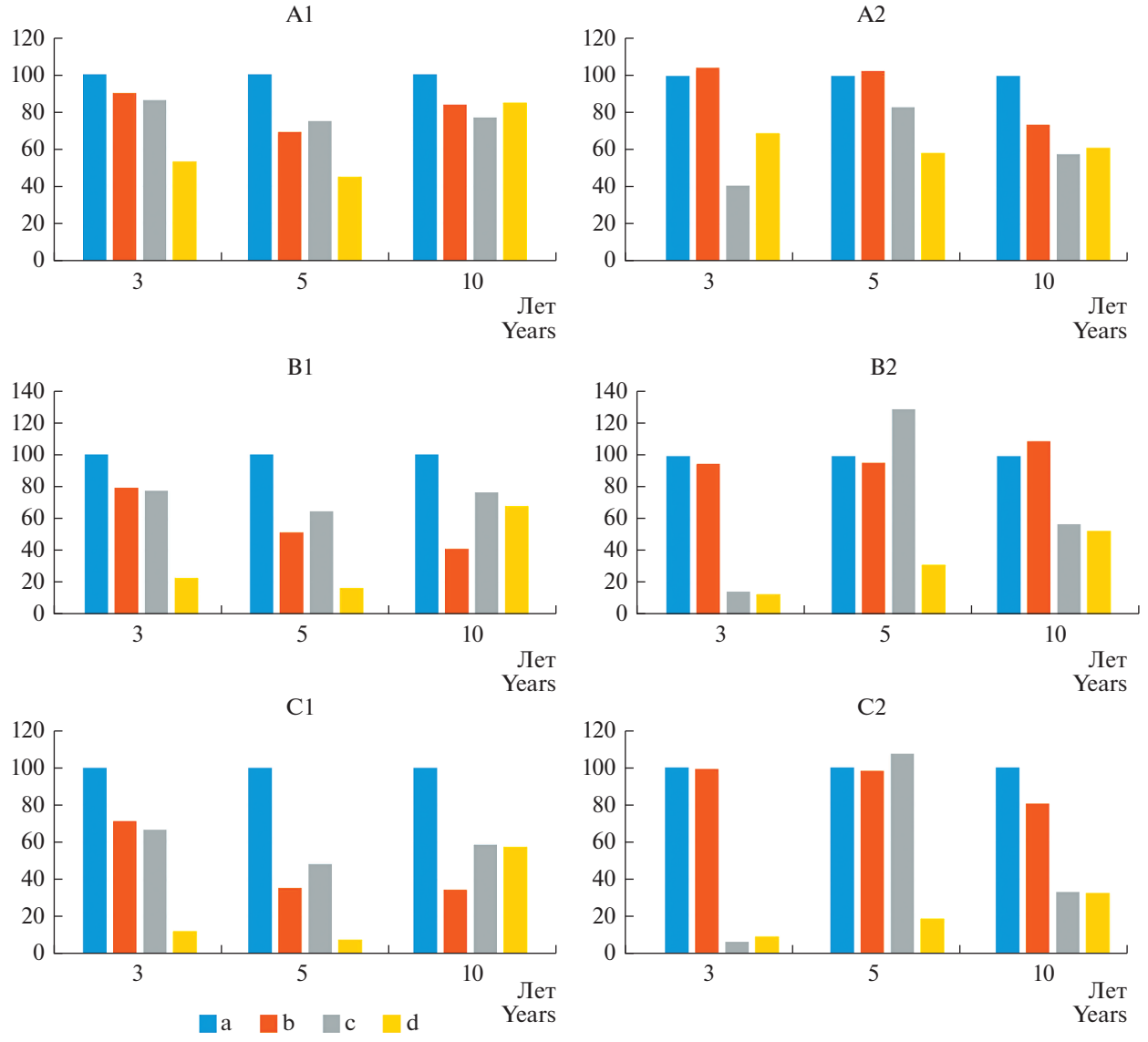


Рис. 1. Изменение высоты (A), проективного покрытия (B) и комплексного показателя, равного произведению проективного покрытия на высоту (C) черники в различных зонах экотонного комплекса на трансектах северной (1) и южной (2) экспозиции на 3-х, 5-и и 10-летних вырубках.
По горизонтали – давность рубки (лет); *по вертикали* – % от значений в лесу. *Легенда* – зоны ЭК: a – "лес", b – "лес–опушка", c – "вырубка–опушка", d – "вырубка".
Fig. 1. Changes in bilberry height (A), projective cover (B) and a composite index equal to the product of the projective cover and height (C) in different north- (1) and south-facing (2) zones of the ecotone complex in 3, 5 and 10-year-old clearcuts.
X-axis – clearcut age (years); *y-axis* – % of values in the forest. *Legend* – zones of the ecotone complex: a – forest, b – forest edge, c – clearcut edge, d – clearcut.

ского фактора в изменении обилия кустарничков наряду с влиянием микроклиматических параметров.

Ценотический фактор трудно поддается измерению, т.к. имеет множество составляющих и сложное непрямое влияние каждого из растений сообщества на все остальные, поэтому может в естественных сообществах оцениваться только косвенно (исключаем контролируемые эксперименты). Здесь интерпретация может быть следующей. На опушках северной экспозиции изменения микроклиматических показателей не столь значительны, чтобы дать преимущества чернике и бруснике в конкуренции с лесными травами, кустарниками и возобновлением древесных пород. Напротив, южная экспозиция в зоне опушки меняет условия достаточно сильно, создавая "комфортные" условия для кустарничков, а древесный ярус сдерживает при этом развитие конкурирующих лесных злаков. Все вместе дает возможность

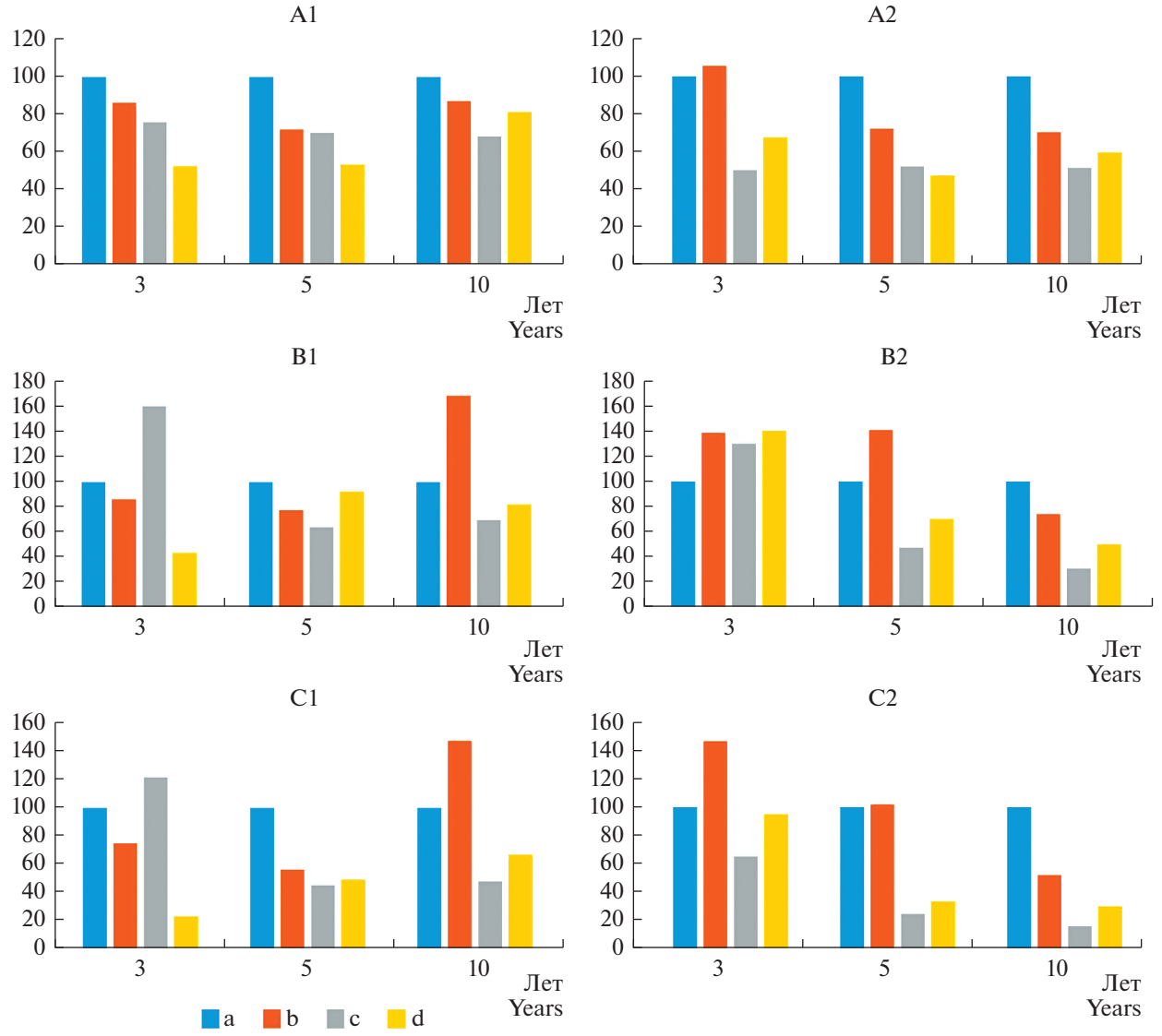


Рис. 2. Изменение высоты (A), проективного покрытия (B) и комплексного показателя, равного произведению проективного покрытия на высоту (C) брусники в различных зонах экотонного комплекса на трансектах северной (1) и южной (2) экспозиции на 3-х, 5-и и 10-летних вырубках.
По горизонтали – давность рубки (лет); *по вертикали* – % от значений в лесу.
Легенда – зоны ЭК: a – "лес", b – "лес–опушка", c – "вырубка–опушка", d – "вырубка".
Fig. 2. Changes in lingonberry height (A), projective cover (B) and a composite index equal to the product of the projective cover and height (C) in different north- (1) and south-facing (2) zones of the ecotone complex in 3, 5 and 10-year-old clearcuts.
X-axis – clearcut age (years); *y-axis* – % of values in the forest.
Legend – zones of the ecotone complex: a – forest, b – forest edge, c – clearcut edge, d – clearcut.

бруснике и чернике реализовать свои возможности в максимальном использовании условий среды.

Исследованные вырубки сгруппированы нами по возрасту во временной ряд, но это не одни и те же вырубки, поэтому невозможно однозначно говорить о динамике обилия кустарничков в ЭК. В то же время некоторые закономерности проявляются достаточно отчетливо. На вырубках с возрастом и формированием древесного яруса в большинстве случаев постепенно восстанавливается и обилие кустарничков (рис. 1, 2: C1, C2).В обеих переходных зонах изменение высоты и проективного покрытия не столь однозначны и могут иметь противоположную тенденцию (рис. 1, C1; рис. 2, C2), что, возможно, связано с возобновлением древесных пород (табл. 3).

Переходные зоны в первые годы характеризуются слабым развитием подроста при большом количестве всходов древесных растений, которые сформируют в дальнейшем густой подрост на опушке со стороны леса [5]. На 10-летних участках по мере восстановления древесного яруса раз-

Таблица 3. Распределение подроста ели по крупности при разной давности рубки, тыс. шт/га
Table 3. Spruce undergrowth distribution by size at different cutting age, thousand ind./ha

Зона ЭК	2 года после рубки 2 years after logging			3 года после рубки 3 years after logging		
	мелкий short	средний medium	крупный tall	мелкий short	средний medium	крупный tall
Лес Forest	0.5	3	1	0.3	3.5	0.5
Лес–опушка Forest edge	0	0	0.9	0.3	1.7	0.3
Вырубка–опушка Clearcut edge	0.3	2.2	0.3	7.5	2.8	0.6
Вырубка Clearcut	0.7	4.3	0	2	5.7	0.3

Примечание: мелкий подрост (включая всходы) – до 0.5 м; средний – до 1.5 м; крупный – выше 1.5 м.
Note. Spruce undergrowth: short (including seedlings) – up to 0.5 m; medium – up to 1.5 m; tall – taller than 1.5 m.

личия в высоте кустарничков по экспозициям сглаживаются, но остаются заметными, что говорит как о различиях в освещенности в разных зонах ЭК, так и о процессе восстановления параметров кустарничков после нарушений первых лет после рубки.

Одной из вероятных причин изменения проективного покрытия и высоты кустарничков после рубки древостоя является резкое изменение освещенности.

Уровень освещенности под пологом леса и на вырубке

Степень освещенности зон ЭК зависит не только от наличия древесного яруса, но и от расположения опушки по отношению к сторонам света. В безоблачную погоду на участке 10-летней вырубки южной экспозиции (рис. 3C: a, b) средняя освещенность в лесу составляет примерно 4–5 клк и возрастание освещенности начинается еще в лесной части трансекты в 8–6 м от края леса, и уже на границе со стороны вырубки достигает высоких значений (в среднем 55 клк). На участке северной экспозиции, где в дневное время солнце светит на вырубку из-за леса, картина совершенно другая (рис. 3C: c, d). В лесной части трансекты отмечены очень низкие значения освещенности (2.5 клк в среднем), затем на опушке леса начинается небольшой плавный подъем и первые высокие значения отмечены только в 8 м от края леса в сторону вырубки. При измерениях в пасмурную погоду влияние экспозиции стены леса на протяженность переходной зоны и ее смещение в ту или другую сторону менее выражено (рис. 3A, 3B). Полученные нами значения освещенности под пологом ельника и на вырубке в целом соответствуют литературным данным [15, 22, 23].

Варьирование значений освещенности под пологом леса и на вырубке

При анализе освещенности обращает на себя внимание варьирование ее показателей в различных зонах ЭК (рис. 3). Освещенность зависит от наличия вблизи точки измерения деревьев и подроста. Под пологом леса редкие пики связаны с разрывами (окнами) в пологе. Относительно выровненная освещенность на вырубке наблюдается только на самых ранних стадиях – до формирования древесного яруса. И даже в этот период сохраненный на вырубке подрост, оставленные семенники, кустарник создают отдельные затененные участки (рис. 3A). Уже через пять лет после рубки на высоте 0.5 м над землей варьирование освещенности заметно выше, чем на высоте 1.3 м (рис. 3B), а через 10 лет на обеих высотах график освещенности напоминает пилу с крупными зубцами (рис. 3C) – колебания освещенности вызваны неравномерно формирующимся древесным ярусом.

Различия освещенности на высоте 0.5 и 1.3 м над поверхностью почвы

Измерение освещенности проводилось в каждой точке на двух высотах, и если в лесу разницы в значениях практически не было, то на вырубке освещенность на высоте 0.5 м над поверхностью почвы в среднем на 16% ниже, чем на высоте 1.3 м (рис. 3, a и b, c и d). Наиболее высокие значения освещенности в лесу обусловлены наличием ветровальных окон, а низкие на вырубке – сформировавшимися куртинами густого подроста или отдельно стоящими деревьями, а на высоте 0.5 м также зарослями кустарников (малина, шиповник и т.п.) и высоких трав (иван-чай, вейник лесной).

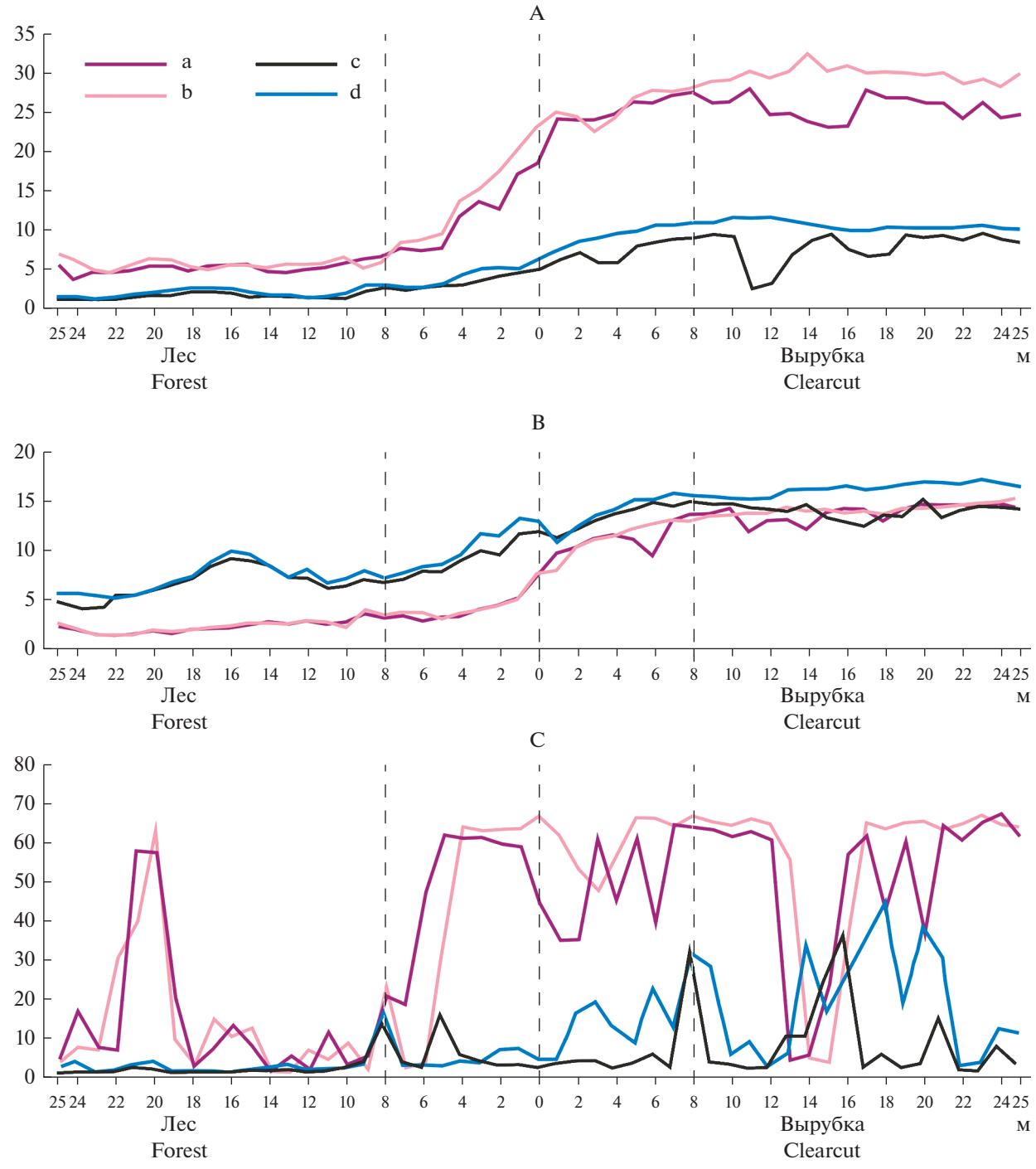


Рис. 3. Освещенность на трансектах разной экспозиции при разной давности рубки: A – 3 года после рубки, B – 5 лет после рубки, C – 10 лет после рубки; a – южная экспозиция, 0.5 м над уровнем почвы, b – южная экспозиция, 1.3 м над уровнем почвы, c – северная экспозиция, 0.5 м над уровнем почвы, d – северная экспозиция, 1.3 м над уровнем почвы. Вертикальные пунктирные линии обозначают границы зон ЭК, выделенных по изменению обилия черники и брусники (лес, опушка–лес, опушка–вырубка, вырубка).
По горизонтали – расстояния от границы леса (0 м) вглубь леса (слева) и к центру вырубки (справа), метры; *по вертикали* – освещенность, клк.

Fig. 3. Illuminance along transects of different orientation at different age of clearcuts: A – 3 years after logging, B – 5 years after logging, C – 10 years after felling; a – south-facing, 0.5 m above soil level, b – south-facing, 1.3 m above soil level, c – north–facing, 0.5 m above soil level, d – north-facing, 1.3 m above soil level. Vertical dashed lines mark the boundaries of the zones of ecotone complexes, distinguished by changes in the abundance of bilberries and lingonberries (forest, forest edge, clearcut edge, clearcut).
X-axis – distance from the forest border (0 m) into the forest interior (left) and to the center of the clearcut (right), meters; *y-axis* – illuminance, klx.

По мере роста деревьев на вырубке и смыкания их крон освещенность закономерно снижается. Так, ранее нами было показано, что в экотонном комплексе 80-летнего ельника черничного и 35-летнего осинника злаково-разнотравного значения освещенности в соседних биотопах практически не отличаются [5].

Суточные изменения температуры

Измерения температуры воздуха над поверхностью почвы под пологом леса, у края леса и на вырубке показали, что в течение суток температура на 2-летней вырубке в среднем на 1.2–1.6 °C выше, чем в лесу (табл. 4). Подобные различия (в среднем 1 °C) были получены при изучении ЭК североамериканских хвойных лесов и вырубок [4, 14].

Кроме того, на вырубке отмечены и самые высокие максимальные значения (+35.1 °C), в то время как в лесу они не превышали +23.0 °C, и минимальные ночные значения – вплоть до заморозков (–2.5 °C). На отдельных точках измерений на вырубке амплитуда колебаний температуры воздуха в течение суток достигала 32.6 °C.

Измерения проводились в разные дни, поэтому мы не имеем возможности сравнивать суточный ход температуры на различных трансектах, но во всех случаях общим является то, что независимо от экспозиции максимальная температура отмечена на вырубке на расстоянии 20 м от стены леса (табл. 4). Кроме того, под пологом леса, несмотря на различия погодных условий, средняя дневная температура воздуха достоверно ниже на 3–4 °C, чем на вырубке. В ночные часы средняя температура воздуха на вырубке зависит от погодных условий, при этом она достоверно ниже (на 0.6–2.0 °C), чем под пологом леса (табл. 4, рис. 4, *a*1, *a*2). Важно отметить, что во время ночных заморозков отрицательные температуры (абсолютный минимум, равный –2.5 °C) наблюдались преимущественно на вырубке. Низкие ночные температуры характерны и для прилегающей к вырубке границе леса, здесь во время ночных заморозков отмечена отрицательная температура воздуха (–0.5 °C) на расстоянии до 5 м вглубь леса. И еще один важный момент для роста кустарничков: на расстоянии 10 м и далее вглубь леса характерна низкая амплитуда суточных колебаний (max = 15.0 °C) и отсутствие экстремально низких и высоких температур.

В процессе восстановления растительности на вырубках 3-х и 5-летней давности различия становятся менее выраженными, но описанные выше закономерности сохраняются (рис. 4, B1, B2). В период фиксации температуры на вырубке наблюдались ночные заморозки, при этом отрицательные температуры отмечались только на расстоянии далее 10 м от края леса. В связи с плотной облачностью в период наблюдений различия средних дневных температур в лесу и на вырубке не превышали 0.5 °C, но зафиксированный абсолютный максимум на вырубке (+27.1 °C) заметно выше, чем под пологом леса (+19.2 °C). Максимальная амплитуда суточных колебаний температуры воздуха под пологом леса (10 и 25 м от края вырубки) составила 14–15 °C, на опушке (0 и 10 м от стены леса на вырубку) – 18–18.5 °C, на вырубке (25 м от края леса) до 20 °C.

На 10-летних вырубках в целом сохраняются те же закономерности, что и на более ранних стадиях восстановления: амплитуда колебаний температуры воздуха в течение суток и средняя суточная температура при переходе от вырубки к лесу снижаются. Однако средняя температура воздуха в ночной период вдоль трансекты уже практически не изменяется, различия отмечены только в дневное время суток (рис. 4C). Подобный результат был получен при сравнении дневных и ночных температур в тропическом лесу и на примыкающих к нему вырубках давностью 7 и 27 лет [24].

На трансекте южной экспозиции на 10-летней вырубке нами отмечено также, что средняя дневная температура на расстоянии 10 м вглубь леса заметно ниже, чем на остальной части трансекты, в том числе и на расстоянии 5 м вглубь леса от края вырубки (рис. 4C). Вероятно, это обусловлено снижением освещенности в дневные часы (рис. 3C), которое наблюдается на расстоянии от 5 до 10 м от края вырубки: в 10 метрах вглубь леса наблюдаются низкие значения освещенности, а в 5 метрах эти значения близки к таковым у края леса и на вырубке. Таким образом, по микроклиматическим показателям (дневная температура и уровень освещенности) переходная зона между вырубкой и лесным сообществом на трансекте южной экспозиции смещена в сторону леса и условия, характерные для вырубки, наблюдаются на расстоянии 5 м вглубь леса (рис. 3C: a, b; рис. 4C).

Таким образом, наши исследования показали, что проективное покрытие и высота лесных кустарничков, доминирующих в северотаежных ельниках черничных, значительно изменяются после рубки во всех зонах образованного ЭК. Результаты исследований показывают резкое снижение обилия черники и брусники на вырубке и последующее восстановление его в ходе формирования древесного яруса, однако в переходных зонах ЭК зависимость не столь однозначна. Она не может быть полностью объяснена изменениями освещения и температуры, хотя эти факторы являются одними из ведущих в формировании напочвенного покрова в целом. Как на вырубке, так и в переходных зонах, после рубки происходят резкие изменения напочвенного покрова, и мы не можем исключить ценотический фактор из объяснения изменения обилия таежных кустар-

Таблица 4. Средние температуры приземного слоя воздуха в экотонном комплексе “лес–2-летняя вырубка”, °C
Table 4. Average temperatures of the surface air layer in the ecotone complex “forest–cutting 2 years age”, °C

Положение логгера Temperature logger position	Ночные Night 0:00–6:00	Утренние Morning 6:00–12:00	Дневные Day 12:00–18:00	Вечерние Evening 18:00–24:00	Среднесуточные Average daily temperature
Северная экспозиция стены леса North-facing forest edge					
Лес (25 м) Forest (25 m)	6.2 ± 0.1^{a}	9.9 ± 0.2^{a}	13.4 ± 0.1^{a}	11.1 ± 0.3^{a}	10.2 ± 0.2^{a}
Лес (20 м) Forest (20 m)	6.2 ± 0.3^{a}	10.7 ± 0.2^{ab}	14.2 ± 0.1^{b}	11.2 ± 0.4^{a}	10.6 ± 0.3^{ab}
Лес (10 м) Forest (10 m)	5.8 ± 0.2^{a}	11.4 ± 0.2^{b}	13.8 ± 0.1^{ab}	11.0 ± 0.4^{a}	10.5 ± 0.3^{ab}
Лес (5 м) Forest (5 m)	6.0 ± 0.5^{a}	11.8 ± 0.2^{b}	14.5 ± 0.1^{b}	11.0 ± 0.4^{a}	10.8 ± 0.3^{ab}
Опушка (0 м) Edge (0 m)	4.0 ± 0.1^{b}	11.1 ± 0.5^{ab}	15.2 ± 0.2^{c}	10.6 ± 0.5^{a}	10.2 ± 0.4^{a}
Вырубка (5 м) Clercut (5 m)	4.1 ± 0.2^{b}	14.0 ± 0.4^{c}	15.9 ± 0.1^{d}	10.8 ± 0.6^{a}	11.2 ± 0.4^{ab}
Вырубка (10 м) Clearcut (10 m)	3.7 ± 0.2^{b}	13.8 ± 0.7^{c}	17.6 ± 0.2^{e}	11.3 ± 0.6^{a}	11.6 ± 0.5^{b}
Вырубка (20 м) Clearcut (20 m)	4.2 ± 0.2^{b}	13.6 ± 0.6^{c}	19.4 ± 0.2^{f}	12.1 ± 0.7^{a}	12.3 ± 0.5^{b}
Вырубка (25 м) Clearcut (25 m)	3.6 ± 0.2^{b}	11.5 ± 0.6^{b}	18.9 ± 0.2^{f}	11.9 ± 0.7^{a}	11.5 ± 0.5^{b}
Южная экспозиция стены леса South-facing forest edge					
Лес (25 м) Forest (25 m)	9.4 ± 0.1^{a}	11.7 ± 0.2^{ab}	14.2 ± 0.1^{a}	12.3 ± 0.2^{ab}	11.9 ± 0.2^{ab}
Лес (20 м) Forest (20 m)	9.2 ± 0.1^{ab}	11.2 ± 0.1^{a}	13.5 ± 0.1^{b}	11.9 ± 0.2^{a}	11.4 ± 0.1^{a}
Лес (10 м) Forest (10 m)	9.1 ± 0.1^{ab}	11.3 ± 0.1^{a}	13.5 ± 0.1^{b}	11.9 ± 0.2^{a}	11.4 ± 0.2^{a}
Лес (5 м) Forest (5 m)	8.9 ± 0.1^{b}	11.2 ± 0.2^{a}	14.0 ± 0.1^{ab}	11.9 ± 0.2^{a}	11.5 ± 0.2^{a}
Опушка (0 м) Edge (0 m)	8.2 ± 0.2^{c}	12.1 ± 0.2^{b}	16.1 ± 0.1^{c}	12.3 ± 0.3^{ab}	12.2 ± 0.3^{b}
Вырубка (5 м) Clearcut (5 m)	8.6 ± 0.1^{bc}	12.1 ± 0.2^{b}	16.4 ± 0.2^{c}	12.5 ± 0.3^{ab}	12.4 ± 0.3^{b}
Вырубка (10 м) Clearcut (10 m)	9.0 ± 0.2^{b}	12.7 ± 0.2^{bc}	16.6 ± 0.1^{c}	13.0 ± 0.3^{b}	12.8 ± 0.2^{bc}
Вырубка (20 м) Clearcut (20 m)	8.3 ± 0.2^{c}	13.3 ± 0.3^{c}	17.7 ± 0.2^{d}	13.1 ± 0.4^{b}	13.1 ± 0.3^{c}
Вырубка (25 м) Clearcut (25 m)	8.4 ± 0.2^{c}	12.4 ± 0.3^{b}	17.1 ± 0.2^{e}	12.9 ± 0.4^{b}	12.7 ± 0.3^{bc}

Примечание: * буквами обозначены различия между средними значениями температур на разном расстоянии вдоль трансекты (в столбцах).
Note: * superscript letters denote the difference between average temperatures at different distances along the transect (in columns).

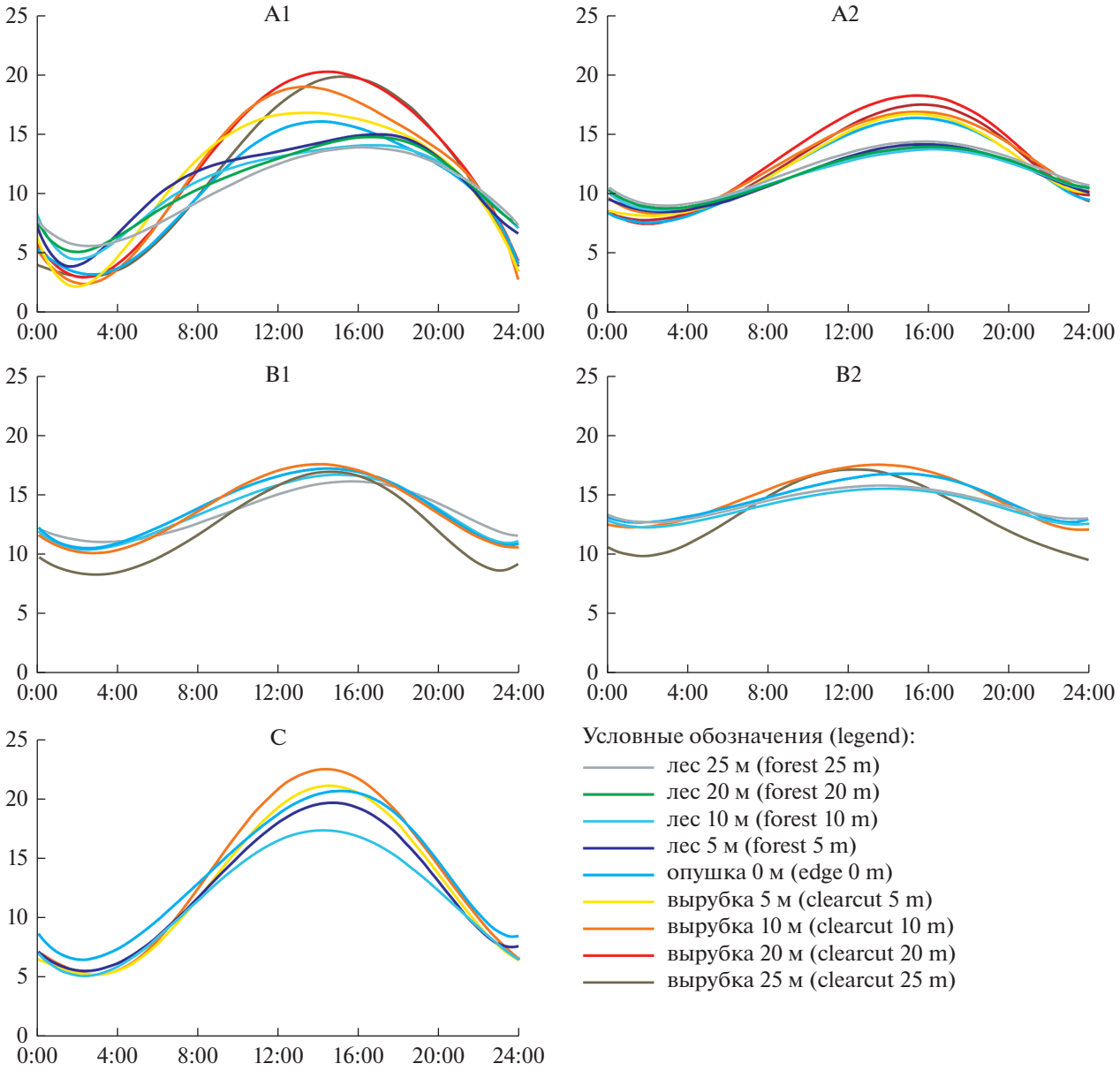


Рис. 4. Суточный ход температуры приземного слоя воздуха (5 см над поверхностью почвы) в экотонном комплексе "лес–вырубка". A1 – 2-летняя вырубка, северная экспозиция; A2 – 2-летняя вырубка, южная экспозиция; B1 – 3-летняя вырубка, северная экспозиция; B2 – 5-летняя вырубка, южная экспозиция; C – 10-летняя вырубка, юго-западная экспозиция.
По горизонтали – время суток, чч:мм; *по вертикали* – температура воздуха, °C.
Fig. 4. Diurnal variation of the surface air temperature (5 cm above the soil surface) in the forest-clearcut ecotone complex. A1 – 2 years after logging, north-facing; A2 – 2 years after logging, south-facing; B1 – 3 years after logging, north-facing; B2 – 5 years after logging, south-facing; C – 10 years after logging, southwest-facing.
X-axis – time, hh:mm; *y-axis* – air temperature, °C.

ничков. На вырубке в первые годы эдификаторами являются злаки и иван-чай, затем по мере восстановления древостоя основную средообразующую функцию выполняет подрост древесных растений (в северотаежных ельниках главным образом береза). В переходной зоне ЭК развитие злаков не столь заметно, в результате здесь создаются благоприятные условия для развития подроста ели, что находит отражение в большом количестве самосева на 3-й год после рубки древостоя (табл. 3). На 2-летней вырубке была отмечена только порослевая береза и единичные всходы березы. Уже на следующий год количество мелкого подроста березы и всходов на вырубке достигало 3 тыс. шт/га. В среднем за год количество подроста на вырубке увеличилось в 1.5 раза. По-

явление большого количества самосева березы в первые годы после рубки типично для черничного типа леса [10, 25].

Суммируя все данные (изменение обилия кустарничков, возобновление древесных пород, изменение освещенности и температуры) мы можем подтвердить ранее полученные результаты о ширине переходных зон ЭК равных 8–10 м в обе стороны от границы леса. Исследования П.А. Феклистова с соавторами [26] продемонстрировали, что низкие значения освещенности под пологом ельника черничного отмечаются на расстоянии 8–12 м от границы леса, что соответствует нашим данным. Согласно исследованию П.А. Феклистова с соавторами [26] и Е.В. Белянина [27] температура воздуха изменяется на расстоянии в среднем 10–15 м от границы сообществ вглубь ельника черничного. Однако наши исследования микроклиматических условий показали необходимость учитывать экспозицию края леса. В связи с затенением от стены леса освещенность и температура на опушках северной экспозиции изменяется с меньшей интенсивностью, чем на опушках южной экспозиции. На трансектах южной экспозиции переходная зона примерно на 1.5 м смещена вглубь леса (рис. 3). В обзорной статье, объединяющей результаты 76 исследований со всего мира [28], приведены данные о средних значениях ширины переходной зоны между лесными сообществами и примыкающими к ним землями разного хозяйственного использования. Протяженность изменения освещенности в лесной части переходной зоны изменялась в пределах 10–60 м от края леса и зависела от высоты деревьев. Так, при высоте древостоя, состоящего преимущественно из *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, в 50–65 м, количество коротковолнового излучения резко уменьшались по мере удаления от края леса, достигая низких значений в лесу расстоянии 30–60 м [4]. Таким образом, основываясь на собственных наблюдениях и литературных данных мы можем предположить, что ширина переходных зон ЭК лес-вырубка равна примерно половине высоты деревьев основного яруса и зависит от экспозиции опушки (положения стены леса).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование изменения обилия основных ресурсных видов кустарничков северотаежных ельников – черники и брусники показали резкое снижение их проективного покрытия сразу после рубки древостоя на открытом участке в центре вырубки (соответственно 14 и 60% от средних значений в лесу) и снижение покрытия черники в переходных зонах экотонного комплекса (в среднем 51% от средних значений в лесу). Различия в обилии кустарничков по зонам и по годам (2, 3, 5 и 10 лет после рубки) во многом могут быть объяснены изменениями параметров среды – освещенности и температуры воздуха в приземном слое. Однако в переходных зонах воздействие микроклиматических факторов не столь очевидно, как в лесу и на открытой вырубке, где все определяется наличием или отсутствием древесного яруса. В переходных зонах как абсолютные показатели температуры и освещенности, так и их изменчивость, зависят от экспозиции стены леса. Древесный ярус смягчает колебания температуры и защищает растения напочвенного покрова от заморозков, которые в северной тайге нередки на вырубках и других открытых участках, максимальное расстояние от границы в глубь леса, где наблюдалась отрицательная температура, составляло 10 м. При этом в зоне опушки с обеих сторон от границы леса минимальные температуры были не столь экстремальны, как на открытых участках, и отмечались в единичных случаях.

Таким образом, наши исследования показали безусловную связь обилия черники и брусники с микроклиматическими показателями ЭК, но роль их не абсолютна. Изменчивость проективного покрытия и высоты кустарничков во времени и в зависимости от экспозиции в опушечной зоне свидетельствуют о значимости ценотического фактора, оценить который прямыми методами не удается.

Размеры переходной зоны варьируют в зависимости от экспозиции стены леса, но в целом их протяженность по микроклиматическим характеристикам и структуре напочвенного покрова примерно соответствует половине высоты деревьев первого яруса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и Института биогеографии и генетических ресурсов ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН в рамках темы ФНИР № АААА-А17-117122990042-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Beese W.J., Deal J., Dunsworth B.G., Mitchell S.J., Philpott T.J.* 2019. Two decades of variable retention in British Columbia: a review of its implementation and effectiveness for biodiversity conservation. – Ecol. Process. 8: 33. https://doi.org/10.1186/s13717-019-0181-9

2. *Martínez Pastur G.J., Vanha-Majamaa I., Franklin J.F.* 2020. Ecological perspectives on variable retention forestry. – Ecol. Process. 9: 12. https://doi.org/10.1186/s13717-020-0215-3
3. *Геникова Н.В., Крышень А.М.* 2018. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки. – Бот. журн. 103(3): 364–381.
4. *Chen J., Franklin J.F., Spies T.A.* 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. – Ecol. Appl. 5(1): 74–86. https://doi.org/10.2307/1942053
5. *Геникова Н.В., Харитонов В.А., Пеккоев А.Н., Карпечков А.Ю., Кикеева А.В., Крышень А.М., Обабко Р.П.* 2020. Особенности структуры сообществ экотонного комплекса ельник черничный – осинник злаково-разнотравный в условиях республики Карелия. – Растит. ресурсы. 56(2): 151–164. https://doi.org/10.31857/S0033994620020053
6. *Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. 1983. Л. 216 с.
7. *Kuuluvainen T.* 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. – Silva Fenn. 36(1): 97–125. https://doi.org/10.14214/sf.552
8. *Уланова Н.Г.* 2004. Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубки в то же типе леса. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 109. Вып. 6. С. 64–72. https://elibrary.ru/item.asp?id=18345243
9. *Marozas V.* 2005. Early succession of ground vegetation after clear-cuttings in spruce forests in a boreonemoral zone, Lithuania. – Acta Biol. Univ. Daugavp. 5(2): 127–136.
10. *Крышень А.М.* 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М. 262 с.
11. *Bergstedt J., Hagner M., Milberg P.* 2008. Effects on vegetation composition of a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting. – Appl. Veg. Sci. 11(2): 159–168. https://doi.org/10.3170/2007-7-18343
12. *Gray A.N., Spies T.A., Easter M.J.* 2002. Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. – Can. J. For. Res. 32(2): 332–343. https://doi.org/10.1139/x01-200
13. *Redding T.E., Hope G.D., Fortin M.-J., Schmidt M.G., Bailey W.G.* 2003. Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest–clearcut edges in the southern interior of British Columbia. – Can. J. Soil Sci. 83(1): 121–130. https://doi.org/10.4141/S02-010
14. *Spittlehouse D.L., Adams R.S., Winkler R.D.* 2004. Forest, edge, and opening microclimate at Sicamous Creek – Research Report 24. 43 p. https://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/Docs/Rr/Rr24.pdf
15. *Бурова Н.В., Тараканов А.М., Дроздов И.И., Кононов О.Д., Гельфанд Е.Д.* 2012. Влияние опушечного эффекта на состояние отдельных компонентов лесных биогеоценозов // Вестн. Моск. гос. унив. леса – Лесной вестник. 4(87): 19–223. https://les-vest.msfu.ru/les_vest/2012/Les_vest_4_2012.pdf
16. *Геникова Н.В., Торопова Е.В., Крышень А.М.* 2016. Реакция видов напочвенного покрова ельника черничного на рубку древостоя. – Труды КарНЦ РАН. Сер. Экологические исследования. 4: 92–99. https://doi.org/10.17076/eco292
17. *Геникова Н.В., Торопова Е.В., Крышень А.М., Мамонтов В.Н.* 2018. Изменение структуры напочвенного покрова в экотонном комплексе "лес–опушка–вырубка" в условиях ельника черничного через 10 лет после рубки. – Труды КарНЦ РАН. Сер. Экологические исследования. 10: 1–15. https://doi.org/10.17076/eco877
18. *Atlegrim O., Sjöberg K.* 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clear-cutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. – Forest Ecol. Manag. 86(1–3): 39–50. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03794-2
19. *Johnson S., Strengbom J., Kouki J.* 2014. Low levels of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics. – Forest Ecol. Manag. 330: 67–74. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.031
20. *Определитель* растений on-line. http://www.plantarium.ru.
21. *Крышень А.М.* 1998. К методике изучения фитогенных полей деревьев. – Бот. журн. 83(10): 133–142. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19981010&rid=pdf_0005045
22. *Brosofske K.D., Chen T., Naiman R.T., Franklin T.F.* 1997. Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington. – Ecol. Applic. 7(4): 1188–1200. https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[1188:HEOMGF]2.0.CO;2
23. *Соболев А.Н., Феклистов П.А.* 2017. Изменчивость микроклимата в лесных насаждениях Соловецкого архипелага. – Arctic Environmental Research. 17(3): 245–254. http://aer.narfu.ru/upload/iblock/6ab/245_254.pdf
24. *Baker T.P., Jordan G.J., Steel E.A., Fountain-Jones N.M., Wardlaw T.J., Baker S.C.* 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. – Forest

Ecol. Manag. 334: 174–184.
https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.008

25. *Грязькин А.В., Новикова М.А., Новиков Я.А.* 2016. Особенности естественного возобновления березы на вырубках. – ИВУЗ "Лесной журнал". 4: 81–88. http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/536/gryazkin.pdf
26. *Феклистов П.А., Филиппов Б.Ю., Болотов И.Н., Кононов О.Д., Торбик Д.Н.* 2011. Экотонные зоны в лесных экосистемах северной тайги. – Вест. Сев. (Аркт.) фед. унив. Серия: Естеств. науки. 4: 102–105. https://elibrary.ru/item.asp?id=17653347
27. *Белянина Е.В.* 2013. Изменение основных физических параметров среды в условиях экотонов Южного Приуралья (температура и влажность воздуха). – Известия Оренбургского гос. аграрного университета. 1(39): 180–184. https://orensau.ru/ru/component/docman/doc_download/2847-izvestiya–39
28. *Schmidt M., Jochheim H., Kersebaum K.-C., Lischeid G., Nendel C.* 2017. Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. – Agr. Forest Meteorol. 323: 659–671.
https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.10.022

Abundance of Forest Dwarf Shrubs and Microclimatic Conditions in the Bilberry Spruce Forest–Clear-Cut Ecotone

N. V. Genikova[a], *, V. N. Mamontov[b], A. M. Kryshen[a]

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

[b] *Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

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

Abstract—Changes in the abundance of *Vaccinium myrtillus* L. and *V. vitis-idaea* L. were studied in the bilberry spruce forests of the Arkhangelsk region (Northern taiga). Simultaneously, the temperature and light in forest-clearcut ecotone communities (EC) were assessed. The abundance of shrubs drastically decreased immediately after logging, both in the open area (center) of the clearcut, and in the transition ecotone zone. Difference in the abundance of shrubs by zone and by year (2, 3, 5 and 10 years after logging) is mainly due to the physical parameters of the environment. An abrupt change in the abundance of bilberry and lingonberry after logging is primarily due to changes in light availability. However, in transition zones (edges), the impact of microclimatic factors is not as obvious as in open clearcut or forest, where the ground cover is influenced by the structure of tree layer. In transition zone, value and variability of temperature and illuminance depend on the forest edge orientation. Changes in the structure of the ground cover are determined by the influence of the tree layer. On the forest-clearcut border its effect is weaker than in the forest interior and is much stronger than in the center of the clearcut. The tree layer mitigates temperature fluctuations and protects ground cover plants against soil frost, which is common in clearcuts and other openings in the Northern taiga. According to data on variation in the dwarf shrubs abundance and microclimatic parameters, the size of the transition zone varies depending on the forest edge exposure. In most cases, its width, both towards the forest and towards the clearcut, is approximately the half the height of the trees of the first layer.

Keywords: Vaccinium myrtillus, *Vaccinium vitis-idaea*, microclimate, ecotone, ecotone complex, bilberry-spruce forests, clearcuts, Northern taiga

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was funded through the state research programme of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute of the KarSC RAS) and Institute of Biogeography and Genetic Resources (FECIAR UrB RAS) № АААА-А17-117122990042-2.

REFERENCES

1. *Beese W.J., Deal J., Dunsworth B.G., Mitchell S.J., Philpott T.J.* 2019. Two decades of variable retention in British Columbia: a review of its implementation and effectiveness for biodiversity conservation. – Ecol. Process. 8: 33.
https://doi.org/10.1186/s13717-019-0181-9
2. *Martínez Pastur G.J., Vanha-Majamaa I., Franklin J.F.* 2020. Ecological perspectives on variable retention forestry. – Ecol. Process. 9: 12.
https://doi.org/10.1186/s13717-020-0215-3
3. *Genikova N.V., Kryshen A.M.* 2018. Dynamics of ground cover in Piceetum myrtillosum in northern taiga during the first years after clear-cutting. – Botanicheskij Zhurnal. 103(3): 364–381.

https://doi.org/10.1134/S0006813618030067 (In Russian)

4. *Chen J., Franklin J.F., Spies T.A.* 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. – Ecol. Appl. 5(1): 74–86. https://doi.org/10.2307/1942053
5. *Genikova N.V., Haritonov V.A., Pekkoev A.N., Karpechkov A.Yu., Kikeeva A.V., Kryshen' A.M., Obabko R.P.* 2020. Bilberry spruce forest – aspen forest ecotone. – Rastitelnye Resursy. 56(2): 151–164. https://doi.org/10.31857/S0033994620020053 (In Russian)
6. *Ramenskaya M.L.* 1983. [Analysis of the flora of the Murmansk region and Republic of Karelia]. Leningrad. 216 p. (In Russian)
7. *Kuuluvainen T.* 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. – Silva Fenn. 36(1): 97–125. https://doi.org/10.14214/sf.552
8. *Ulanova N.G.* 2004. Comparative analysis of vegetation dynamics in uneven-aged spruce oxalis-type forest, catastrophic windthrow and clear-cutting areas in the same forest type. – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 109(6): 64–72. https://elibrary.ru/item.asp?id=18345243 (In Russian)
9. *Marozas V.* 2005. Early succession of ground vegetation after clear-cuttings in spruce forests in a boreonemoral zone, Lithuania. – Acta Biol. Univ. Daugavp. 5(2): 127–136.
10. *Kryshen' A.M.* 2006. [Plant communities in felled areas in Karelia]. Moscow. 262 p. (In Russian)
11. *Bergstedt J., Hagner M., Milberg P.* 2008. Effects on vegetation composition of a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting. – Appl. Veg. Sci. 11(2): 159–168. https://doi.org/10.3170/2007-7-18343
12. *Gray A.N., Spies T.A., Easter M.J.* 2002. Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. – Can. J. For. Res. 32(2): 332–343. https://doi.org/10.1139/x01-200
13. *Redding T.E., Hope G.D., Fortin M.-J., Schmidt M.G., Bailey W.G.* 2003. Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest–clearcut edges in the southern interior of British Columbia. – Can. J. Soil Sci. 83(1): 121–130. https://doi.org/10.4141/S02-010
14. *Spittlehouse D.L., Adams R.S., Winkler R.D.* 2004. Forest, edge, and opening microclimate at Sicamous Creek – Research Report 24. 43 p. https://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/Docs/Rr/Rr24.pdf
15. *Burova N.V., Tarakanov A.M., Drozdov I.I., Kononov O.D., Gel'fand E.D.* 2012. The effect of the forest edge on the state of particular components of forest biogeocoenoses. – Forestry Bulletin. 4 (87):19–23. https://les-vest.msfu.ru/les_vest/2012/Les_vest_4_2012.pdf (In Russian)
16. *Genikova N.V., Toropova E.V., Kryshen A.M.* 2016. The response of species in the ground cover of a bilberry type spruce stand to logging. – Trudy Karelskogo NauchnogoTsentra RAN. 4: 92–99. https://doi.org/10.17076/eco292 (In Russian)
17. *Genikova N.V., Toropova E.V., Kryshen A.M., Mamontov V.N.* 2018. Changes in the ground cover structure in the "forest–forest edge–cutover" ecotone in a bilberry spruce stand ten years after logging. – Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 10: 1–15. https://doi.org/10.17076/eco877 (In Russian)
18. *Atlegrim O., Sjöberg K.* 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clear-cutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. – Forest Ecol. Manag. 86(1–3): 39–50. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03794-2
19. *Johnson S., Strengbom J., Kouki J.* 2014. Low levels of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics. – Forest Ecol. Manag. 330: 67–74. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.031
20. *Plantarium*: [open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries]. 2007—2020. http://www.plantarium.ru/
21. *Kryshen A.M.* 1998. On the methods of tree phytogenic fields study. – Botanicheskij Zhurnal. 83(10): 133–142. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19981010&rid=pdf_0005045 (In Russian)
22. *Brosofske K.D., Chen T., Naiman R.T., Franklin T.F.* 1997. Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington. – Ecol. Applic. 7(4): 1188–1200. https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[1188:HEOMGF]2.0.CO;2
23. *Sobolev A.N., Feklistov P.A.* 2017. Microclimate variability in forest stands of the Solovetsky archipelago. – Arctic Environmental Research. 17(3): 245–254. http://aer.narfu.ru/upload/iblock/6ab/245_254.pdf (In Russian)
24. *Baker T.P., Jordan G.J., Steel E.A., Fountain-Jones N.M., Wardlaw T.J., Baker S.C.* 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. – Forest Ecol. Manag. 334: 174–184. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.008

25. *Gryaz'kin A.V., Novikova M.A., Novikov Ya.A.* 2016. Features of Natural Birch Regeneration in Cutting. – Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 4: 81–88. http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/536/gryazkin.pdf (In Russian)
26. *Feklistov P.A., Filippov B.Yu., Bolotov I.N., Kononov O.D., Torbik D.N.* 2011. Transitive zones in wood ecosystems of northern. – Vest. Sev. (Arkt.) fed. univ. Seriya: Estestv. Nauki. 4: 102–105. https://elibrary.ru/item.asp?id=17653347 (In Russian).
27. *Belyanina E.V.* 2013. Variations in the basic physical parameters of environment under the conditions of ecotones of South Priuralye (temperature and air humidity). – Izvestiya Orenburg State Agrarian University. 1(39): 180–184. https://orensau.ru/ru/component/docman/doc_download/2847-izvestiya–39 (In Russian)
28. *Schmidt M., Jochheim H., Kersebaum K.-C., Lischeid G., Nendel C.* 2017. Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. – Agr. Forest Meteorol. 323: 659–671. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.10.022

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 115–123

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ВЛИЯНИЕ МЕТЕОУСЛОВИЙ НА ГОДИЧНЫЙ ПРИРОСТ *HYLOCOMIUM SPLENDENS* (HYLOCOMIACEAE, BRYOPHYTA) В ЛЕСНОМ ПОЯСЕ ХИБИН (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. О. В. Ермолаева[1], *, Н. Ю. Шмакова[1]

[1]Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН, г. Кировск, Россия

**e-mail: olia.ermolik@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.07.2020 г.
После доработки 24.10.2020 г.
Принята к публикации 10.03.2021 г.

Представлены результаты многолетних наблюдений за годичной продукцией (длина и масса прироста) мха *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. в лесном поясе горного массива Хибины. Дана характеристика погодных условий вегетационных периодов в годы исследований. Годичный прирост побега, в среднем, составил 30 мм и 9 мг сухой массы. Более вариабельным показателем оказалась масса прироста (коэффициент вариации – 24%). Самые низкие значения удельного веса годичного прироста (0.24–0.28 мг/мм) отмечены в засушливые годы (количество дней с осадками меньше 50% от продолжительности периода вегетации), а также в годы с низкими ресурсами тепла. Рассчитаны корреляционные связи ростовых процессов с параметрами метеоусловий. Показано, что условия вегетационного периода достоверно влияют лишь на массу годичного прироста. Наиболее тесная связь массы годичного прироста отмечена с комбинацией факторов количество осадков–сумма эффективных температур в течение периода вегетации ($R = 0.87$, $R^2 = 76\%$, $p < 0.01$).

Ключевые слова: Hylocomium splendens, длина годичного прироста, масса годичного прироста, метеоусловия вегетационного периода, северная тайга, Хибины

DOI: 10.31857/S0033994621020047

Проблема продуктивности растений в условиях Крайнего Севера остается актуальным направлением исследования в связи с глобальным изменением климата и прогнозом изменения растительности высоких широт [1, 2], где ведущая роль остается за бриофитами. Мхи встречаются повсеместно вплоть до полярных пустынь и являются доминантами и содоминантами многих растительных сообществ; играют значительную роль в накоплении органического вещества и биологическом круговороте веществ экосистем Севера [3]. Благодаря уникальной физиологии и морфологии, они обладают эффективной системой регуляции водного режима, что позволяет им заселять такие местообитания, где сосудистые растения произрастать не способны. Мхи являются исключительно чувствительным компонентом фитоценозов, хорошо отражающим даже небольшие изменения физико-химических условий среды. Их используют в качестве индикаторов состояния среды обитания, в том числе при контроле ее загрязнения [4–9].

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. – один из распространенных видов листостебельных мхов в Хибинах, встречается во всех растительных поясах [10]. В Хибинах оценены некоторые аспекты роста [11–13] и особенности физиологии *H. splendens* [14–16]. Формирование годичной продукции *H. splendens* и факторы, влияющие на этот процесс, исследовались в других географических регионах: в Канаде [17], в лесотундре и северной тайге Центральной Сибири [18, 19], в хвойно-широколиственных лесах Московской обл. [20], в лесоболотных комплексах Томской обл. [21], в темно-хвойных насаждениях южной тайги Западной Сибири [22], в различных типах леса в Приангарье и Красноярском крае [23], в кедровых лесах Ямало-Ненецкого АО [24], в лесостепной зоне Хакасии [25], в Субарктике в целом [26] и др.

Несмотря на значительное число исследований, данных для понимания особенностей ростовых процессов у *H. splendens* недостаточно. Цель настоящего исследования – оценка влияния абиотических факторов на величину годичной продукции (линейный прирост и накопление массы) *H. splendens* в лесных сообществах Хибин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2007, 2009, 2012–2019 гг. на территории Полярно-альпийского бо-

танического сада (ПАБСИ) (горный массив Хибины, 67° с.ш., 33° в.д.) в лесном поясе, где преобладают ельники кустарничково-зеленомошные (с большой примесью березы, главным образом *Betula subarctica*). В составе нижнего яруса доминируют *Vaccinium myrtillus*, среди мхов *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, виды рода *Dicranum* [27]. Сомкнутость крон древостоя колеблется от 0.1–0.2 до 0.4, леса относятся преимущественно к IV–V классам бонитета, высота деревьев – 12–18 м [28].

Климат на исследованной территории определяется широтным положением, близостью незамерзающего Баренцева моря и поступлением теплых атлантических воздушных масс в холодный период года, а также местными условиями, создаваемыми горным рельефом. Характерны резкие колебания температурного режима, повышенная облачность, обилие туманов, большое число дней с сильными ветрами. В районе питомников Ботанического сада средняя годовая температура –0.5 °С, средняя температура самого холодного месяца (февраля) –11.6 °С, самого теплого (июля) 12.5 °С. Годовое количество осадков около 900 мм, из них почти 50% выпадает зимой. Продолжительность бесснежного периода колеблется от 80 до 160 дней, безморозный период длится 2.5–3 месяца, но заморозки на почве возможны в любой день лета. Раз в 3–4 года летом бывают засухи до 2–3 нед. [27].

Объект исследования – мох гилякомиум блестящий *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. (Hylocomiaceae) [29], представитель бокоплодных мхов. Растет на почве и разложившейся древесине. В мохово-лишайниковом ярусе лесных сообществ Хибин он, как правило, не образует моновидовых группировок большой площади, но является доминантом и содоминантом [10]. Образует рыхлые зеленые или желтовато-зеленые дерновинки. Стебель лежачий или восходящий до прямостоячего, почти всегда сформирован этажами, каждый из них соответствует годовому побегу. Годовой побег дуговидно согнутый, внизу без ветвей, с чешуевидными, плотно прижатыми листьями, вверху дважды или трижды перисто разветвленный, с плоско распростертыми ветвями и веточками [30]. Это гигромезофит, довольно чувствительный к условиям обитания и его часто используют в качестве индикатора при изучении влияния факторов среды [6]. Поглощение воды и минеральных веществ происходит всей поверхностью гаметофита (эктогидрильный мох).

Наблюдения и замеры проводили на годичных приростах, которые развивались посередине обветвленной части стебля предыдущего года. Образцы *H. splendens* отбирали в местообитаниях, расположенных в межкроновых пространствах деревьев. Измерение длины и массы побегов последнего года проводили по окончании вегетационного периода. В 2009, 2012–2013 гг. – на маркированных особях (на пробных площадках 50 × 50 см в 2–3-кратной повторности, по 50 штук в каждой), в 2007, 2014–2019 гг. – методом случайной выборки (из куртинок площадью 18 см^2 в 7-кратной повторности; n = 100–200 штук). После измерения длины (в мм), приросты срезали и высушивали в общей навеске, затем рассчитывали средний вес прироста одного побега (в мг).

Измерение температуры воздуха проводили ежесуточно с помощью измерительных комплексов (модель iBDLR-3-U-X) на высоте около 1 м над уровнем мохового покрова в установленные метеорологические сроки. Количество осадков измеряли с помощью осадкомеров. В качестве климатической нормы для ПАБСИ приняты средние многолетние значения, рассчитанные А.П. Семко [31] за период с 1964 по 1983 гг. Под “ресурсами тепла” понимали сумму активных температур (свыше 10 °С) за вегетационный период. Статистическая обработка данных выполнена с использованием программы Statistica 10. Для оценки влияния абиотических факторов на прирост мха использовали множественный регрессионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика вегетационных периодов

Данные по температурному режиму и количеству осадков за вегетационные периоды в годы исследования представлены в табл. 1. В каждом из исследованных вегетационных периодов отметили некоторые особенности. Вегетационный период 2007 г. характеризовался равномерным и обильным выпадением осадков. Условия вегетации 2009 г. – относительно прохладная весна и теплая осень, неравномерное распределение осадков. В 2012 г. была ранняя теплая весна, но холодная и ранняя осень. В 2013 г. раннее начало вегетационного периода (с 16 мая) сочеталось с относительно высокими и выровненными температурами весеннего и летнего периодов. Вегетационный период 2014 г. отличался холодной и длительной весной, жарким летом и холодной осенью. 2015 г. – холодный, с аномально низкой температурой в июле и почти ежедневными осадками. В 2016 г. – высокие значения эффективных и активных температур, близкие к таковым в 2013 г., прохладная осень. Самым холодным и обильным на осадки был 2017 г. В 2018 г. отмечено самое раннее начало вегетационного периода (с 10 мая) с наибольшей суммой эффективных температур и самой высокой средней температурой июля за последние 7 лет наблюдений. Вегетационный период 2019 г. характеризовался относительно теплой дождливой весной и осенью.

Таблица 1. Характеристика вегетационных периодов (Полярно-альпийский ботанический сад, Хибины)
Table 1. Characteristics of the growing seasons (Polar-Alpine Botanical Garden, Khibiny)

Год Year	S_v, дни S_v, days	$\sum T_{effect.}$ / $\sum T_{act.}$	t	P ($D_{p.}$)
2007	2.VI–1.X (121)	1345/974	11.0	472 (92)
2009	29.V–28.IX (123)	1033/745	10.3	316 (54)
2012	15.V–22.IX (130)	1295/750	10.4	166 (51)
2013	16.V–21.IX (129)	1516/1271	12.4	86 (43)
2014	30.V–18.IX (112)	1351/1038	11.0	147 (46)
2015	26.V–28.IX (126)	1223/712	10.0	257 (70)
2016	14.V–2.X (142)	1585/1143	11.6	220 (69)
2017	3.VI–13.IX (103)	1007/658	9.1	384 (65)
2018	10.V–24.IX (138)	161 /1178	12.1	133 (51)
2019	31.V–16.IX (109)	1171/852	10.1	296 (71)
$m \pm \sigma$	(123 ± 13)	1313.6 ± 212.5/932.1 ± 218.8	10.8 ± 1.0	247.7 ± 121.5 (61 ± 15)
Среднее многолетнее значение [31] Long-term annual average [31]	2.VI–14.IX (106)	1100/746	9.1	472
	Холодный (cold) – ≤ 8.5 Умеренный (moderate) – 9.5 Теплый (warm) – ≥ 10.5			

Примечание. S_v – продолжительность вегетационного периода; $\sum T_{effect.}$ – сумма эффективных температур (выше +5 °C); $\sum T_{act.}$ – сумма активных температур (выше +10 °C); t – среднесуточная температура за вегетацию, °C; P – количество осадков, мм; ($D_{p.}$) – количество дней с осадками; m – среднее арифметическое (2007–2019); σ – стандартное отклонение.
Note. S_v – duration of the growing season; $\sum T_{effect.}$ – sum of effective temperatures (above +5 °C); $\sum T_{act.}$ – sum of active temperatures (above +10 °C); t – average daily temperature throughout the growing period, °C; P – amount of precipitation, mm; (D_P) – number of days with precipitation; m – mean (2007–2019); σ – standard deviation.

Отмечено раннее начало вегетационного периода (на 2–3 нед. раньше среднемноголетних норм) в 2012, 2013, 2016, 2018 гг. и более позднее его окончание (на 10–18 дней) в 2007, 2009, 2015, 2016, 2018 гг. Согласно оценкам А.П. Семко (табл. 1), годы исследований 2007, 2013, 2014, 2016, 2018 можно характеризовать как теплые, а 2009, 2012, 2015, 2017, 2019 – умеренные по среднесуточной температуре воздуха. Относительно сухими считали периоды вегетации, когда количество дней с осадками составляло менее 50% от их продолжительности (2009, 2012, 2013, 2014 гг.). В течение вегетации в 2007, 2017, 2019 гг. число дней с осадками превышает 60% и, эти года являются влажными. К умеренным по увлажнению годам можно отнести 2015 и 2016 гг.

Таким образом, средняя температура воздуха за вегетационные периоды (табл. 1) находилась в диапазоне 10–12.4 °C (за исключением 2017) и была выше средней многолетней. Высокими ресурсами тепла характеризуются 2013, 2016 и 2018 гг. – суммы активных температур были в среднем выше на 450 °C, чем средние многолетние значения. Аномально низкой сумма активных температур за сезон оказалась в 2017 г. – всего 658 °C, что на 88 °C меньше многолетних данных для территории Ботанического сада. Сумма эффективных температур за годы наблюдений была выше многолетней (за исключением 2009 и 2017 гг.). В среднем за годы исследований продолжительность вегетационного периода в Ботаническом саду составила 123 дня, что почти на 2 недели больше среднемноголетних

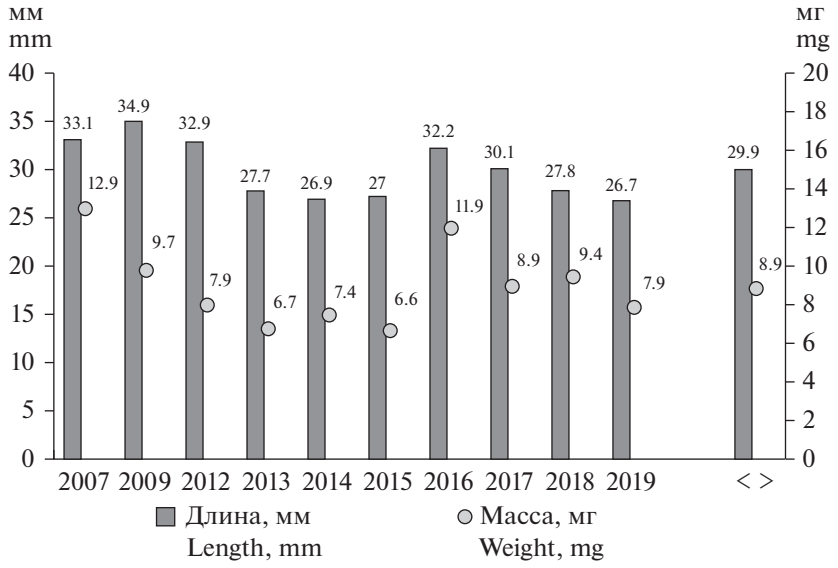


Рис. 1. Длина и масса годичного прироста *Hylocomium splendens* в лесном поясе Хибин. Цифры над столбиками – абсолютные значения показателей. *По горизонтали* – год, *по вертикали слева* – длина, мм, *по вертикали справа* – масса, мг.
Fig. 1. Length and weight of the annual increment of *Hylocomium splendens* in the Khibiny forest belt. The numbers above the columns are the absolute indicator values. *X-axis* – year; *y-axis* (*left scale*) – length, mm; *y-axis* (*right scale*) – weight, mg.

данных в Хибинах [31]. Особо следует выделить 2017 г. с самой короткой вегетацией (103 дня), когда полное освобождение лесного пояса на территории Ботанического сада от снежного покрова наблюдали лишь в третьей декаде июня. Самый продолжительный вегетационный период (около 140 дней) отмечен в 2016 и 2018 гг. В целом, наиболее оптимальный температурный режим с достаточным увлажнением и продолжительным вегетационным периодом характерен для 2007 и 2016 гг.

Годичная продукция

На рис. 1 представлены данные по параметрам годичного прироста *H. splendens* в исследуемые годы. Видно, что длина и масса варьируют по годам наблюдений. Коэффициент вариации (*CV*) длины годичного прироста составляет 10%, что указывает на слабый разброс значений. Более вариабельным показателем оказалась масса прироста (*CV* – 24%). В среднем за годы исследования длина годичного прироста *H. splendens* в Хибинах составила 29.9 ± 3.1 мм, масса – 8.9 ± 2.1 мг. В кедровых лесах Ямало-Ненецкого района линейный прирост этого мха составил 14–21 мм, масса 7 мг [24]; в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири – 19–26 мм, масса – 19–27 мг [32]; в различных типах лесов Приангарья линейный прирост варьирует от 10 до 23 мм, масса – от 5 до 14 мг [23]; в разных лесорастительных зонах Сибири годичный прирост составляет 9–15 мм, масса 4–11 мг [18].

Одним из показателей, характеризующим годичную продукцию, является удельный вес прироста (*M*/*L*, т. е масса единицы длины). Этот показатель (табл. 2) в исследуемые годы варьировал в пределах 0.24–0.39 мг/мм, в среднем составил 0.30 ± 0.05 мг/мм (*CV* – 17%, что говорит о среднем разбросе значений). Наименьшая масса удельного годичного прироста (*M*/*L* – 0.24–0.28 мг/мм) отмечена в годы с низким ресурсом тепла (712–750 °С – 2009, 2012, 2015 гг.). Теплые и сухие вегетационные периоды 2013 и 2014 гг. также оказали ингибирующее влияние на рост эктогидрильного мха. Наибольший годичный прирост по длине и массе (*M*/*L* – 0.37–0.39 мг/мм) отмечен в благоприятные по сочетанию метеофакторов 2007 и 2016 гг. Интересно, что в 2017 г. (аномально холодный и влажный) линейный прирост был на уровне среднего многолетнего показателя. Низкая освещенность (мало солнечных дней и облачность) в течение вегетации 2017 г. могла стать причиной удлинения прироста [33]. Между длиной и массой годичного прироста *H. splendens* выявили достоверную положительную связь с коэффициентом корреляции $r = 0.66$ ($p < 0.05$).

В течение вегетационного периода метеорологические параметры оказывали неодинаковое воздействие на годичный прирост *H. splendens*. Для оценки сравнительной силы их влияния были рассчитаны коэффициенты множественной регрессии со следующими климатическими параметрами: количество осадков, число дней с осадками, среднесуточная температура за вегетацию, суммы эффективных и активных температур за ве-

Таблица 2. Удельный вес (M/L, мг/мм) годичного прироста *Hylocomium splendens*
Table 2. Specific weight (M/L, mg/mm) of *Hylocomium splendens* annual increment

Год Year	2007	2009	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	$m \pm \sigma$
M/L	0.39	0.28	0.24	0.24	0.28	0.24	0.37	0.30	0.34	0.30	0.30 ± 0.05

Примечание: M – масса годичного прироста, мг; L – длина годичного прироста, мм; m – среднее арифметическое (2007–2019); σ – стандартное отклонение.
Note. M – weight of annual increment, mg; L – length of annual increment, mm; m – mean (2007–2019); σ – standard deviation.

Таблица 3. Связь массы годичного прироста *Hylocomium splendens* с метеофакторами
Table 3. Relationship between the weight of *Hylocomium splendens* annual increment and climatic factors

Сочетания факторов Combination of factors	Статистические характеристики Statistical characters		
	R	R^2, %	p
P, D_P	0.63	40	0.166
P, $\sum T_{act.}$	**0.8***	64	0.027
P, $\sum T_{effect.}$	**0.87***	76	0.008
P, S_v	**0.83***	69	0.017
P, t	**0.84***	71	0.015
D_P, $\sum T_{act.}$	0.71	50	0.086
D_P, $\sum T_{effect.}$	0.7	49	0.098
D_P, S_v	0.72	52	0.077
D_P, t	0.72	52	0.075

Примечание: R – коэффициент множественной корреляции; R^2 – коэффициент множественной детерминации; p – уровень значимости (* – связь достоверна при $p < 0.05$); $\sum T_{act.}$ – сумма активных температур за вегетацию; $\sum T_{effect.}$ – сумма эффективных температур; P – количество осадков за вегетацию; D_P – количество дней с осадками; t – среднесуточная температура за вегетацию; S_v – продолжительность вегетационного периода.
Note. R – coefficient of multiple correlation; R^2 – coefficient of determination; p – significance level (* $p < 0.05$); $\sum T_{act.}$ – sum of active temperatures; $\sum T_{effect.}$ – sum of effective temperatures; P – amount of precipitation; D_P – number of days with precipitation; t – average daily temperature throughout the growing season. S_v – duration of the growing season.

гетацию, продолжительность вегетационного периода. На основе данного подхода было выявлено, что достоверное влияние указанные факторы оказывают только на массу годичного прироста, тогда как эффект воздействия на длину прироста оказался недостоверным.

Значимая достоверная связь ($p < 0.05$) массы годичного прироста (табл. 3) выявлена с количеством осадков и температурным режимом во время вегетации. Самый высокий коэффициент множественной корреляции отмечен при сочетании факторов – количество осадков и сумма эффективных температур ($R = 0.87$), а полученный коэффициент детерминации указывает на то, что 76% дисперсии массы прироста объясняется этими независимыми переменными. Комбинация таких факторных признаков, как количество осадков–продолжительность вегетации ($R = 0.83$, $p < 0.05$) и количество осадков–среднесуточный температурный режим ($R = 0.84$, $p < 0.05$) на 69–71% обусловливают изменение массы годичного прироста. Более слабыми, но заслуживающими внимания при условии увеличения продолжительности периода наблюдений, оказались сочетания числа дней с осадками с температурными факторами (суммами активных и эффективных температур, средней температурой) и продолжительностью периода вегетации ($R = 0.70$–0.72, $p = 0.08$–0.1). А сочетания температурных показателей и зависящей от них продолжительности вегетационного периода, на массу прироста влияния не оказали: множественная регрессия во всех случаях недостоверна ($p > 0.2$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Годичный прирост *Hylocomium splendens*, растущего в межкроновых пространствах деревьев в лесном поясе Хибин (березово-еловые леса зеленомошные), составил в среднем 30 мм и 9 мг сухой массы. Длина годичного прироста имеет незначительный разброс значений в годы исследования (CV – 10%), а масса оказалась более вариабельным показателем (CV – 24%). Наибольшие значения годичного прироста выявлены в теплые годы с умеренным или повышенным увлажнением; наименьшие – в умеренные по температуре, но сухие или умеренные по увлажнению

годы. Сравнение полученных данных годичного прироста *H. splendens* с имеющимися сведениями в литературе показало, что длина оказалась выше, чем в других регионах и экосистемах России, а масса сопоставима, за исключением переувлажненных сообществ юга Западной Сибири.

Выявлено сочетание абиотических факторов, которое является наиболее оптимальным для прогноза продуктивности *H. splendens*: количество осадков и сумма эффективных температур в течение периода вегетации. Влияние этого комплекса на массу годичного прироста отличается наиболее высоким коэффициентом множественной корреляции ($R = 0.87$). Достоверная связь длины годичного прироста *H. splendens* с рассмотренными сочетаниями климатических параметров отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Longton R.E.* 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. – In: *Bates J. W., Farmer A. M.* (eds.): Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. Clarendon Press, Oxford: 32–76.
2. *Martin C.E., Adamson V.J.* 2001. Photosynthetic capacity of mosses relative to vascular plants. – J. Bryology. 23(4): 319–323. https://doi.org/10.1179/jbr.2001.23.4.319
3. *Longton R.E.* 1988. Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 391 p.
4. *Баишева Э.З.* 2007. Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны. – Успехи современной биологии. 127(3): 316–333. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9517502
5. *Андреева Е.Н.* 1990. Анатомо-морфологические аспекты реакции мхов на загрязнение. – В сб.: Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л. С. 131–133.
6. *Яковлева О.В., Бузников А.А., Паутов А.А. и др.* 2001. Морфолого-анатомическая характеристика *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae, Musci) – индикатора загрязнения лесов Карельского перешейка. – Бот. журн. 86(8): 52–62. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20010808&rid=pdf_0004993
7. *Potter J.A., Press M.C., Callaghan T.V., Lee J.A.* 1995. Growth responses of *Polytrichum commune* and *Hylocomium splendens* to simulated environmental change in the sub-arctic. – New Phytol. 131(4): 533–541. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03089.x
8. *Bharali B., Bates J.W.* 2004. Influences of extracellular calcium and iron on membrane sensitivity to bisulphate in the mosses *Pleurozium schreberi* and *Rhytidiadelphus triquetrus*. – J. Bryology. 26(1): 53–59. https://doi.org/10.1179/jbr.2004.26.1.53
9. *Soltes R., Greguskova E.* 2013. Accumulation characteristics of some elements in the moss *Polytrichum commune* (Bryophytes) based on XRF spectrometry. – J. Environ. Protec. 4(6): 522–528. https://doi.org/10.4236/jep.2013.46061
10. *Белкина О.А., Лихачев А.Ю.* 2001. Аннотированный список мхов (*Bryopsida*). – В кн.: Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты. С. 30–45.
11. *Шпак О.В., Шмакова Н.Ю.* 2010. Первичная продукция мхов в Хибинах (Кольский полуостров). – Раст. ресурсы. 46(2): 42–50. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17028760
12. *Ermolaeva O.V., Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M.* 2013. Of the growth of *Polytrichum, Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains. – Arctoa. 22: 7–14. https://doi.org/10.15298/arctoa.22.02
13. *Ермолаева О.В., Шмакова Н.Ю.* 2016. Рост и накопление массы *Hylocomium splendens* в лесном поясе Хибин. – Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 8(161): 40–45. https://uchzap.petrsu.ru/files/n161.pdf
14. *Шмакова Н.Ю., Шпак О.В., Лукьянова Л.М.* 2008. Содержание пигментов некоторых мхов в Хибинах. – Бот. журн. 93(10): 1578–1586. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20081010&rid=pdf_0004912
15. *Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М.* 2009. CO_2-газообмен некоторых видов мхов в Хибинах. – Бот. журн. 94(6): 866–876. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20090606&rid=pdf_0004694
16. *Ермолаева О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М.* 2015. Влияние длительности высушивания на фотосинтетический аппарат мхов. – Бот. журн. 100(2): 166–171. https://doi.org/10.1134/S0006813615020052
17. *Vitt D.H.* 1990. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. – Bot. J. Linn. Soc. 104(1-3): 35–59. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02210.x
18. *Кнорре А.А., Ваганов Е.А.* 2005. Особенности роста и годичная продукция *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в северных экосистемах. – Раст. ресурсы. 41(4): 12–21.
19. *Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Ваганов Е.А.* 2007. Изменчивость годичной продукции надземной фитомассы основных доминантов высокоширотных сообществ Центральной Сибири. – Раст. ресурсы. 43(1): 3–17. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9449112

20. *Костина М.В., Сафронова Г.А., Барабанщикова Н.С.* 2016. Влияние погодных и микроклиматических условий на величину годичных линейных приростов и строение побеговых комплексов бокоплодных мхов Московской области. – Бюл. Моск. О-ва испытательной природы. Отд. биол. 121(1): 53–64. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2016_121_1.pdf
21. *Гончарова И.А.* 2006. Продуктивность некоторых видов мхов в местообитаниях с избыточным увлажнением в Томской области. – Раст. ресурсы. 42(1): 35–43. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9233534
22. *Кошурникова Н.Н.* 2007. Годичная продукция мохового яруса в темнохвойных лесах Кеть-Чулымского лесорастительного округа (на примере гилякомиума блестящего *Hylocomium splendens*). – Известия РАН. Серия биол. 5: 636–640. https://elibrary.ru/download/elibrary_9534115_24008614.pdf
23. *Гончарова И.А., Собачкин Р.С.* 2013. Годичные приросты и годичная продукция мхов *Helodium blandowii* (Thuidiaceae) и *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в лесах Приангарья. – Раст. ресурсы. 49(4): 490–497. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20298846
24. *Гончарова И.А.* 2013. Продуктивность *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в кедровых лесах Ямало-Ненецкого автономного округа. – Раст. ресурсы. 49(2): 175–180. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18925975
25. *Гончарова И.А., Бенькова А.В.* 2015. Влияние погодных факторов на динамику годичного прироста и чистой продукции *Hylocomium splendens* в лесных сообществах лесостепной зоны Хакасии. – Сибирский лесной журн. 6: 54–61. https://doi.org/10.15372/SJFS20150605
26. *Callaghan T.V., Carlson B.A., Sonesson M., Temesvary A.* 1997. Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss *Hylocomium splendens*. – Funct. Ecol. 11(2): 157–165. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00072.x
27. *Костина В.А., Белкина О.А, Константинова Н.А.* 2001. Краткий очерк природных условий. – В кн.: Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты. С. 8–15.
28. *Шляков Р.Н., Константинова Н.А.* 1982. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты. 227 с.
29. *Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S. et al.* 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. – Journal of Bryology. 42(1): 1–116. https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329
30. *Абрамова А.Л., Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н.* 1961. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. Москва; Ленинград. С. 678–681.
31. *Семко А.П.* 1989. Режим тепла и влаги для роста и развития дикорастущих и интродуцированных растений в центральной части Кольского полуострова. Апатиты. 30 с.
32. *Гончарова И.А., Бенькова А.В.* 2005. Динамика приростов зеленых мхов в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири. – Лесоведение. 1: 43–51. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9152581
33. *Glime J.M.* 2007. Bryophyte Ecology. 1 (Chapters 4, 5, 12). https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/

The Effect of Weather Conditions on the Annual Increment of *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae, Bryophyta) in the Forest Belt of the Khibiny Mountains (Murmansk Region)

O. V. Ermolaeva[a], *, N. Yu. Shmakova[a]

[a]*Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Center, Kirovsk, Russia*

**e-mail: olia.ermolik@yandex.ru*

Abstract—The results of long-term observations of the annual production (length and weight) of moss *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in the Khibiny forest belt are presented. Growing season characteristics are given for each observation year. Throughout the observation period, annual shoot increment averaged at 30 mm/year and dry weight increment – 9 mg/year. The shoot increment weight was more variable (coefficient of variation 24%). The lowest specific weight of the annual shoot increment (0.24–0.28 mg/mm) was observed in dry years (less than 50% of the days with precipitation throughout the entire growing season), and in years with low heat accumulation. Correlation relationships of the annual production with weather conditions are estimated. It is shown that weather conditions have significant effect only on the weight of annual shoot increment. A strong reliable relationship was observed between the weight of annual shoot increment and a combination of climatic factors, namely the amount of precipitation and the sum of effective temperatures of the growing season ($R = 0.87$, $R^2 = 76\%$, $p < 0.01$).

Keywords: Hylocomium splendens, length of annual increment, mass of annual increment, weather conditions of the growing periods, northern taiga, Khibiny mountains

REFERENCES

1. *Longton R.E.* 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. – In: Bates J.W., Farmer A.M. (eds.): Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. Clarendon Press, Oxford: 32–76.
2. *Martin C.E., Adamson V.J.* 2001. Photosynthetic capacity of mosses relative to vascular plants. – J. Bryology. 23(4): 319–323. https://doi.org/10.1179/jbr.2001.23.4.319
3. *Longton R.E.* 1988. Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 391 p.
4. *Baisheva E.Z.* 2007. The diversity of bryophytes in natural ecosystems: approaches to their studying and conservation. – Uspekhi Sovremennoy Biologii. 127(3): 316–333. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9517502 (In Russian)
5. *Andreeva E.N.* 1990. [Anatomical and morphological responses of mosses to environmental pollution]. In: [Influence of industrial atmospheric pollution on pine forests of the Kola Peninsula]. Leningrad. 195 p. P. 131–133. (In Russian)
6. *Yakovleva O.V., Buznikov A.A., Pautov A.A. i dr.* 2001. The morphological and anatomical characteristics of *Hylocomium splendens* (*Hylocomiaceae*, Musci) as a pollution degree indicator of the Karelian Isthmus forest. – Botanicheskiy Zhurnal. 86(8): 52–62. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20010808&rid=pdf_0004993 (In Russian)
7. *Potter J.A., Press M.C., Callaghan T.V., Lee J.A.* 1995. Growth responses of *Polytrichum commune* and *Hylocomium splendens* to simulated environmental change in the sub-arctic. – New Phytol. 131(4): 533–541. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03089.x
8. *Bharali B., Bates J.W.* 2004. Influences of extracellular calcium and iron on membrane sensitivity to bisulphate in the mosses *Pleurozium schreberi* and *Rhytidiadelphus triquetrus*. – J. Bryology. 26(1): 53–59. https://doi.org/10.1179/jbr.2004.26.1.53
9. *Soltes R., Greguskova E.* 2013. Accumulation characteristics of some elements in the moss *Polytrichum commune* (Bryophytes) based on XRF spectrometry. – J. Environ. Protec. 4(6): 522–528. https://doi.org/10.4236/jep.2013.46061
10. *Belkina O.A., Likhachev A.Yu.* 2001. [Annotated list of mosses (*Bryopsida*)]. In: [Bryophytes and vascular Plants of Polar-alpine Botanical Garden-Institute (Khibiny Mountains, Kola Peninsula)]. Apatity. P. 30–45. (In Russian)
11. *Shpak O.V., Shmakova N.Yu.* 2010. Some moss species productivity in Khibiny (Kola Peninsula). – Rastitelnye Resursy. 46(2): 42–50. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17028760 (In Russian)
12. *Ermolaeva O.V., Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M.* 2013. On the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains. – Arctoa. 22: 7–14. https://doi.org/10.15298/arctoa.22.02
13. *Yermolaeva O.V., Shmakova N.Yu.* 2016. The growth and mass accumulation of *Hylocomium splendens* in Khibiny mountains forest belt. – Proceedings of Petrozavodsk State University. 8(161): 40–45. https://uchzap.petrsu.ru/files/n161.pdf (In Russian)
14. *Shmakova N.Yu., Shpak O.V., Luk'yanova L.M.* 2008. Pigment content in some moss species in Khibiny Mountains. – Botanicheskiy Zhurnal. 93(10): 1578–1586. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20081010&rid=pdf_0004912 (In Russian)
15. *Shpak O.V., Shmakova N.Yu., Luk'yanova L.M.* 2009. CO_2-exchange of some moss species in Khibiny Mountains. – Botanicheskiy Zhurnal. 94(6): 866–876. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20090606&rid=pdf_0004694 (In Russian)
16. *Yermolaeva O.V., Shmakova N.Yu., Luk'yanova L.M.* 2015. The effect of desiccation on the moss photosynthetic apparatus. – Botanicheskiy Zhurnal. 100(2): 166–171. https://doi.org/10.1134/S0006813615020052 (In Russian)
17. *Vitt D.H.* 1990. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. – Bot. J. Linn. Soc. 104(1-3): 35–59. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02210.x
18. *Knorre A.A., Vaganov Ye.A.* 2005. [Growth and annual productivity of *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) in northern ecosystems]. – Rastitelnye Resursy. 41(4): 12–21. (In Russian)
19. *Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Vaganov Ye.A.* 2007. Variation of main dominants above-ground phytomass annual production in high-latitude communities of Central Siberia. – Rastitelnye Resursy. 43(1): 3–17. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9449112 (In Russian)
20. *Kostina M.V., Safronova G.A., Barabanshchikova N.S.* 2016. Weather and microclimate influence on the annual growth of pleurocarpous mosses in Moscow region. – Bulletin of Moscow Society of Nturalists. Biological series. 121(1): 53–64. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2016_121_1.pdf (In Russian)
21. *Goncharova I.A.* 2006. [Some mosses species productivity in areas with redundant moistening in Tomsk region]. – Rastitelnye Resursy. 42(1): 35–43. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9233534 (In Russian)
22. *Koshurnikova N.N.* 2007. Annual production of moss layer in dark coniferous forests of Ket-Chulym forest district (by the example of moss *Hylocomium splendens*). – Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 34(5): 532–536. https://doi.org/10.1134/S1062359007050184

23. *Goncharova I.A., Sobachkin R.S.* 2013. [Annual increases and annual production of green mosses *Helodium blandowii* (Thuidiaceae) and *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) in forests of Angara region. – Rastitelnye Resursy. 49(4): 490–497. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20298846 (In Russian)
24. *Goncharova I.A.* 2013. *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) productivity in Siberian pine forests of Yamal–Nenets region. – Rastitelnye Resursy. 49(2): 175–180. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18925975 (In Russian)
25. *Goncharova I.A., Ben'kova A.V.* 2015. The impact of weather conditions on dynamics of *Hylocomium splendens* annual increment and net production in forest communities of forest-steppe zone in Khakassia]. – Siberian Journal of Forest Science. 6: 54–61. https://doi.org/10.15372/SJFS20150605 (In Russian)
26. *Callaghan T.V., Carlson B.A., Sonesson M., Temesvary A.* 1997. Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss *Hylocomium splendens*. – Funct. Ecol. 11(2): 157–165. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00072.x
27. *Kostina V.A., Belkina O.A., Konstantinova N.A.* 2001. [Short overview of environmental conditions]. In: [Bryophytes and vascular Plants of Polar-alpine Botanical Garden-Institute (Khibiny Mountains, Kola Peninsula)]. Apatity. P. 8–15. (In Russian)
28. *Shlyakov R.N., Konstantinova N.A.* 1982. [Synopsis of the Bryophytes of the Murmansk Region]. Apatity. 227 p. (In Russian)
29. *Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S. et al.* 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. – J. Bryology. 42(1): 1–116. https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329
30. *Abramova A.L., Savich-Lyubitskaya L.I., Smirnova Z.N.* 1961. [Key to mosses of Arctic of the USSR]. Moscow; Leningrad. P. 678–681. (In Russian)
31. *Semko A.P.* 1989. [Temperature and moisture conditions necessay for growth and development of wild and introduced plants in the central part of the Kola Peninsula]. Apatity. 30 p. (In Russian)
32. *Goncharova I.A., Ben'kova A.V.* 2005. Dynamics of increment in green mosses of forest-boggy complexes in southern Western Siberia. – Russian Journal of Forest Science. 1: 43–51. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9152581 (In Russian)
33. *Glime J.M.* 2007. Bryophyte Ecology. 1 (Chapters 4, 5, 12). Available at: https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 124–144

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ *BETULA ERMANII* (BETULACEA) В ЛАНДШАФТАХ МОРСКИХ ПОБЕРЕЖИЙ И АКТИВНЫХ ВУЛКАНОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2021 г. А. И. Тальских[1, *], А. В. Копанина[1], И. И. Власова[1]

[1]Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН (ИМГиГ ДВО РАН), г. Южно-Сахалинск, Россия

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

Поступила в редакцию 21.06.2019 г.
После доработки 01.10.2020 г.
Принята к публикации 10.03.2021 г.

Береза каменная *Betula ermanii* Cham. – одна из основных лесообразующих пород Дальнего Востока, приобретающая кустарниковую форму в высокогорьях и на островах. Вид обладает широкой экологической амплитудой. Проанализированы морфологические и анатомические особенности стволов, в том числе коры *B. ermanii*, произрастающей в стрессовых экологических условиях морских побережий Охотского моря, ландшафтов активных магматических и грязевых вулканов Курильских островов, Сахалина и п-ова Камчатка, для которых характерно сильное закисление и засоление субстрата, наличие в приземном слое воздуха оксидов азота, серы, горячих паров воды. В этих условиях у *B. ermanii* выявлено уменьшение диаметров стволов, более позднее и локальное формирование ритидома, уменьшение толщины коры и древесины, уменьшение величины их ежегодного прироста. Отмечено формирование в стрессовых условиях кустарниковой биоморфы *B. ermanii*: увеличение количества скелетных осей, уменьшение высоты растений, искривление и эксцентричность стволов (нарушение радиальной симметрии). Данные настоящего структурного анализа стволов *B. ermanii* в стрессовых условиях демонстрируют, что толщина коры и скорость ее ежегодного прироста могут выступать в качестве функциональных признаков (plant functional trait).

Ключевые слова: Betula ermanii, диаметр ствола, толщина коры, структура коры, прирост коры, изменение биоморфы, стрессовые условия, вулканическая активность

DOI: 10.31857/S0033994621020096

Береза Эрмана, или береза каменная *Betula ermanii* Cham., Betulaceae – однодомное, листопадное, анемофильное дерево второй или третьей величины, а у границ своего распространения – крупный кустарник 3–5 м высоты [1]. Деревья *B. ermanii* достигают высоты 20–25 м, при диаметре ствола 50–75 см, реже до 90 см. Максимальный возраст деревьев *B. ermanii* на Камчатке составляет не более 350 лет [2]. В научной литературе до настоящего времени нет устоявшегося мнения о таксономическом статусе *B. ermanii* из-за очень широкой амплитуды изменчивости морфологических признаков этого политипного вида. Одни авторы понимают под *B. ermanii* целую группу видов (*B. ermanii* s.str., *B. paraermanii* V.N.Vassil., *B. ulmifolia* Siebold & Zucc., *B. lanata* (Regel) V.N.Vassil., *B. velutina* V.N.Vassil.) [3, 4], другие трактуют *B. ermanii* как один вид, объединяющий довольно много внутривидовых таксонов [4, 5]. Одной из причин, вносящих много неясного в понимание таксономии березы каменной, является высокая степень межвидовой гибридизации [3, 4, 6].

Ареал *B. ermanii* включает восточное Тихоокеанское побережье Камчатки, Курильских островов и Хоккайдо, все Охотоморское побережье, западное побережье Японского моря и восточное побережье Желтого моря. Произрастание этого вида связано с горными поднятиями в зоне холодного морского климата. Удаленность *B. ermanii* от побережья в различных районах может быть весьма значительной, однако этот вид преимущественно произрастает в бассейнах тихоокеанских рек. Ареал *B. ermanii* ограничен высокими горными хребтами, к числу которых относятся Байкальский и Баргузинский и система хребтов Станового, Джуглжур и др., затем ареал охватывает горные поднятия Камчатки, Сахалина и Курильских о-вов (Итуруп, Кунашир, Шикотан, Расшуа, Ушишир, Кетой, Симушир, Уруп), южной части Хабаровского края и Приморья [3, 7, 8]. От Приморья, с некоторыми перерывами, *B. ermanii* достигает гор Кореи. Встречается она на южных Курильских островах и островах Японии: Хоккайдо и Хонсю. Крайняя точка ареала *B. ermanii* на севере доходит до 61°4 с. ш. на юго-восточных отрогах

Корякского нагорья [2]. Южная граница ареала *B. ermanii* проходит в Китае (провинция Хэйлунцзян) и на севере Японии [1, 3, 9].

B. ermanii – одна из основных лесообразующих пород Дальнего Востока, формирует как самостоятельные, так и смешанные леса в горах и предгорьях. *B. ermanii* участвует в составе еловых (из *Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere), елово-пихтовых, пихтовых (из *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim., *Abies sachalinensis* (F.Schmidt) Mast.), лиственничных лесов (из *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv. и *Larix kurilensis* Mayr), а на юге в составе хвойно-широколиственных (из *Picea ajanensis*, *Picea glehnii* (F.Schmidt) Voss, *Abies sachalinensis*, *Kalopanax septemlolum* (Thunb.) Koidz., *Ulmus propinqua* Koidz. и др.), кедрово-широколиственных лесов (из *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., *Abies holophylla* Maxim., *Acer* L., *Quercus* L. и др.) и кедрово-еловых лесов (из *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Picea koraiensis* Nakai) [7, 10, 11]. Кроме того, на морских побережьях и в высокогорьях *B. ermanii* формирует кустарниковые заросли – ерники [7]. В сообществах *B. ermanii* является мощным эдификатором, даже при сравнительно небольшой сомкнутости крон (в среднем 0.5) [12]. *B. ermanii* – единственная древесная порода, которая растет у верхнего предела лесной растительности в пределах всего ареала: в основном это заросли кустарников, которые составляют субальпийский и альпийский пояса растительности [3].

На Сахалине *B. ermanii* встречается на морских побережьях и поднимается в горы до высот 850–950 м над ур. моря. [13]. На Курильских о-вах высотные пределы каменноберезовых сообществ ниже, чем на Сахалине и уменьшаются с продвижением на север гряды. Так, на о-ве Кунашир верхняя граница доходит до 500 м над ур. моря, на о-ве Итуруп – до 600–700 м, на о-ве Уруп до 200–250 м [7, 10]. Каменноберезняки на островах представлены 4 группами ассоциаций – кустарниковыми, травяными, кедровостланиковыми и бамбучниковыми с участием неморальных кустарников [7, 14].

Жизненная форма *B. ermanii* не является видоспецифичной и зависит, главным образом, от условий местопроизрастания. *B. ermanii* малотребовательна к почвам, хотя предпочитает более богатые, на которых лучше растет, и избегает мерзлотные [3]. На сравнительно плодородных почвах *B. ermanii* обычно является деревом первой величины с прямым и малосбежистым стволом. В худших эдафических условиях (на каменистых россыпях, на скалах, обращенных к морю и т.д.) она представляет собой уже дерево третьей величины, небольшое деревце и кустарник [3, 7].

Каменноберезовые леса играют важнейшую экологическую роль и имеют хозяйственное значение. Являясь самой распространенной древесной формацией в горных ландшафтах Восточной Сибири и Дальнего Востока, каменноберезняки защищают почву от эрозии, переводя поверхностный сток во внутрипочвенный и предотвращают возникновение снежных лавин. Древостои, расположенные в верховьях водосборов по берегам рек, выполняют берегоукрепительные функции. Леса из *B. ermanii* положительно влияют на мезоклиматические условия, снижая скорость штормовых ветров, конденсируя холодные морские туманы, способствуя равномерному распределению снежного покрова, уменьшая амплитуды экстремальных температур воздуха, улучшая температурный режим почв. *B. ermanii* хорошо переносит повышенное содержание в воздухе сернистых газов и погребение почв вулканическими пеплами [2]. В связи с этим она весьма перспективна в озеленении городской среды.

В границах своего ареала на Камчатке, Сахалине и Курильских островах *B. ermanii* довольно массово произрастает в ландшафтах, трансформированных современной вулканической деятельностью. Вулканическая и поствулканическая активность служит причиной рельефообразующих процессов, придает специфику геохимическим процессам, оказывает влияние на прозрачность и состав атмосферы и выступает в качестве одного из основных факторов почвообразования [15]. Специфические экологические условия, формирующиеся под влиянием активных вулканов, способствуют формированию различных адаптивных механизмов у растений, обеспечивающих приспособление их жизненных процессов к особым условиям обитания, а также внедрению в биогеоценозы новых видов, более приспособленных к существованию к этой обстановке [15, 16].

Магматические вулканы глубоко преобразуют ландшафтную обстановку: лавовые потоки и выбросы огромного количества газов и пирокластического материала (пепел, лаппили, бомбы, шлаки) при извержении уничтожают растительность; фумарольная и газогидротермальная деятельность за счет выделения летучих оксидов азота, серы, горячих паров воды и других веществ, сильного закисления и засоления субстрата, повышенных температур в приземном слое воздуха вызывают гибель растений и формирование специфических растительных сообществ [15]. В пределах ареала *B. ermanii* грязевые вулканы представлены только на Сахалине. В целом они сходны с магматическими, но на дневную поверхность изливаются разжиженные осадочные породы (сопочные брекчии) и выделяются углеводородные газы [17]. Субстрат одного из крупных грязевых вулканов – Южно-Сахалинского грязевого вулкана характеризуется щелочностью с содовым засолением, наличием редкоземельных и тяжелых металлов [18]. В настоящее время в наибольшей степени изучено восстановление растительности

в ходе первичной экологической сукцессии в результате различных проявлений вулканической и поствулканической активности на п-ове Камчатка [15, 19–27].

Среди факторов, определяющих экстремальный характер природных условий на островных территориях произрастания *B. ermanii*, следует отметить влияние холодных водных масс Охотского моря и Тихого океана. Растительность холодных морских побережий формируется в условиях засоления субстрата и воздуха, а также под воздействием ряда механических факторов, таких как ветер, затопление, нестабильность почв. Ветер в условиях побережий холодных морей играет существенную роль в формировании условий жизни растений, кроме механических повреждений он оказывает формообразующее действие, нарушая нормальный рост деревьев, определяя наклон ствола, формируя однобокость кроны или плоскую, так называемую флагообразную крону [28].

В современной литературе значительное число работ посвящено изучению структурной реакции вторичной ксилемы на действие лимитирующих природных факторов [29–34]. Ряд работ характеризует влияние вулканической активности на структуру годичных колец древесины [29, 35–38]. В области экологической анатомии коры, и, в частности, вторичной флоэмы, публикаций гораздо меньше [39–41]. Небольшое число современных исследований посвящено изучению структурной реакции коры древесных растений на последствия пожаров [42–47] и на стрессовые условия вулканических ландшафтов [48–54]. Кора древесного растения в разных его возрастных состояниях представляет собой высокоспециализированный комплекс клеток и тканей, выполняющих защитную, транспортную, ассимиляционную, синтетическую и запасающую функции, что характеризует ее как физиологически активную и “отзывчивую” на воздействие экологических факторов [55]. В связи с этим, этот комплекс тканей древесного растения является очень информативным в отношении отклика на экологические условия. Одним из самых изучаемых признаков коры является ее толщина (ширина) и ряд расчетных показателей, связывающих ее с размером ствола, приростом древесины и возрастом растения. Наибольшее число исследований в современной литературе связано с оценкой структурной реакции древесных растений на регулярные пожары на основе анализа параметров ширины коры [44–47, 56–59].

Целью настоящего исследования является изучение изменений строения и толщины (ширины) коры *B. ermanii* в контрастных экологических условиях на о. Сахалин, Курильских о-вах и п-ове Камчатка, обусловленных влиянием холодного моря и современной вулканической деятельностью.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был получен в ходе полевых работ, проводившихся с 2015 по 2018 гг. в приморских и вулканических ландшафтах Сахалина, Курильских о-вов (о-в Уруп, о-в Итуруп) и п-ова Камчатка. Образцы *B. ermanii* были собраны в различных ландшафтных условиях (рис. 1*a–d*). В качестве типичных (нормальных) условий произрастания *B. ermanii* рассматривался пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный фитоценоз (*Abies sachalinensis* + *Betula ermanii–Euonymus sachalinensis* + *Ribes latifolium* + *Ribes pallidiflorum* + + *Carex pallida* + *Gymnocarpium dryopteris* + *Heracleum lanatum*), описанный на Сусунайском хребте, г. Красная (о-в Сахалин) (рис. 1*a*). В приморских ландшафтах описан разнотравно-полынно-клеверный луг с крупными кустарниками (*Artemisia montana* + *Trifolium pacificum* + *Anemonastrum villosissimum*) на Охотском побережье о-ва Уруп. На Южно-Сахалинском грязевом вулкане описаны: березово-ольховый бамбучниково-высокотравный лес (*Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + *Alnus hirsuta–Sasa kurilensis* + *Cacalia robusta* + *Senecio cannabifolius* + *Filipendula camtschatica*) на юго-западной границе современного эруптивного центра вулкана (рис. 1*b*) и березово-ольхово-ивовый высокотравный лес (*Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + *Alnus hirsuta–Filipendula camtschatica* + + *Petasites amplus* + *Cacalia robusta* + *Senecio cannabifolius* + *Aster glehnii*) на его северной границе. В ландшафтах магматических вулканов Курильских о-вов описаны сообщества на вулкане Баранского (о-в Итуруп): каменноберезняк с лиственницей бамбучниковый (*Betula ermanii* + *Larix gmelinii–Sasa kurilensis*) вблизи термальных выходов “Голубые озера”; каменноберезняк бамбучниковый (*Betula ermanii–Sasa kurilensis*) на Старозаводском сольфатарном поле (рис. 1*c*). На п-ове Камчатка в кальдере вулкана Ксудач описано ивково-рододендрово-остролодочниково-лишайниковое сообщество (*Salix arctica* + + *Rhododendron aureum* + *Rhododendron camtschaticum* + *Oxytropis kamtschatica*) с участием *B. ermanii* (рис. 1*d*), сформированное на ювенильных пемзах извержения 1907 г., образовавшего внутрикальдерный вулканический конус Штюбеля.

В исследуемых сообществах с участием *B. ermanii* проведены рекогносцировочные геоботанические работы по существующим методическим рекомендациям [60, 61]. Краткие геоботанические описания и отбор образцов *B. ermanii* были выполнены на пробных площадях размером 10 × 10 м в луговых сообществах и 20 × 20 м в лесных сообществах. В границах пробных площадей у деревьев *B. ermanii* определены следующие признаки: жизненная форма, степень повреждение кроны, наличие корки и ее морфологическая структура, диаметр ствола. Для каждого признака

Рис. 1. *Betula ermanii* в различных местообитаниях на Дальнем Востоке:
a – пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный лес, г. Красная, о-в Сахалин; *b* – березово-ольховый бамбучниково-высокотравный лес (на фото, в том числе, *Betula platyphylla* Sukacz.), Южно-Сахалинский грязевой вулкан, о-в Сахалин; *c* – каменноберезовый бамбучниковый лес, Старозаводское сольфатарное поле, вулкан Баранского, о-в Итуруп; *d* – ивково-рододендрово-остролодочниково-лишайниковое сообщество (в основном *Salix arctica*, *Rhododendron camtschaticum*, *Oxytropis kamtschatica*), кальдера вулкана Ксудач, п-ов Камчатка.
Fig. 1. *Betula ermanii* in different habitats of the Far East:
a – *Abies sachalinensis* + *Betula ermanii*–*Euonymus sachalinensis* + *Ribes latifolium* + *Ribes pallidiflorum* + *Carex pallida* + *Gymnocarpium dryopteris* + *Heracleum lanatum* forest, Krasnaya Mountain, Sakhalin Island; *b* – *Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + + *Alnus hirsuta*–*Sasa kurilensis* + *Cacalia robusta* + *Senecio cannabifolius* + *Filipendula camtschatica* forest, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano, Sakhalin Island; *c* – *Betula ermanii*–*Sasa kurilensis* forest, Starozavodskoye solfatara field, Baransky Volcano, Iturup Island; *d* – *Salix arctica* + *Rhododendron aureum* + *Rhododendron camtschaticum* + *Oxytropis kamtschatica* community with *B. ermanii,* Ksudach caldera, Kamchatka Peninsula.

было выполнено 30 измерений. Высоту деревьев *B. ermanii* измеряли при помощи маятникового высотомера Макарова, диаметр стволов – мерной вилкой. Степень повреждения крон оценивали, вычисляя процент поврежденных скелетных (крупных) ветвей от общего числа таких ветвей в кроне.

В каждом местообитании для структурного анализа коры были выбраны 3 модельных дерева *B. ermanii*. На спилах стволов этих деревьев в лаборатории определяли возраст, толщину (ширину) коры, ширину древесины по радиусу от сердцевины до камбия. По каждому признаку было сделано 30 измерений. Возраст деревьев определяли подсчетом годовых колец древесины на спилах стволов модельных деревьев на высоте 0.5 м от уровня почвы. Для структурного анализа стволов *B. ermanii* использовали несколько показателей, применяя как собственные методические подходы, так и подходы, предложенные в последних исследованиях по оценке реакции древесных растений на различные виды стресса на основе данных о толщине коры и возрасте стебля [57, 59].

Для расчета средней величины прироста коры в год (BGR) нами использована следующая формула:

$$BGR = BT/SA,$$

где BT (bark thickness) – толщина коры; SA (stem age) – возраст стебля (ствола) или возраст дерева.

Для расчета относительной толщины коры (RBT) использована формула [57, 59]:

$$RBT = BT/Bol,$$

где BT (bark thickness) – толщина коры; Bol – внутренний диаметр стебля (bole diameter), т.е. диаметр стебля за вычетом двух размеров толщины коры.

Для расчета среднего годичного прироста внутренней части стебля (BolG) использована формула [57, 59]:

$$BolG = Bol/SA,$$

где Bol – внутренний диаметр стебля, т.е. диаметр стебля за вычетом двух размеров толщины коры; SA (stem age) – возраст стебля (ствола) или возраст дерева.

Для расчета среднего прироста древесины в год (WGR) нами использована следующая формула:

$$WGR = WT/SA,$$

где WT (wood thickness) – толщина древесины; SA (stem age) – возраст стебля (ствола) или возраст дерева.

Для расчета коэффициента эксцентричности (CE) стволов, т.е. нарушения радиальной симметрии, нами предложена следующая формула:

$$CE = SRMin/SRMax,$$

где SRMin – минимальный радиус стебля; SRMax – максимальный радиус стебля.

Статистическая обработка количественных параметров была выполнена в Excel 2016 [62, 63]. В каждом местообитании для всех количественных параметров рассчитаны среднее значение, среднеквадратичная ошибка и доверительный интервал. Доверительный интервал вычислялся с помощью *t*-распределения Стьюдента для $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структурные изменения коры B. ermanii с возрастом

Кора *B. ermanii* в ходе становления ее жизненной формы как дерева или крупного кустарника существенно преобразуется как по составу тканей, так и по толщине [48]. В однолетнем стебле *B. ermanii* к концу вегетационного периода кора состоит из следующих тканей: перидерма, кортекс, первичные механические элементы и проводящая вторичная флоэма (проводящая флоэма) [64] (табл. 1, рис. 2*a*). В молодой коре 1–5 летних растений ширина проводящей флоэмы имеет близкие значения. С возрастом, за счет работы камбия, феллогена и дилатации паренхимных тканей толщина коры у *B. ermanii* увеличивается почти в 10 раз (табл. 1). В коре накапливаются непроводящая флоэма и перидерма. Ширина проводящей флоэмы в период от 5 до 27–30 лет увеличивается двукратно (табл. 1). Ткани первичного происхождения длительно сохраняются в коре. В коре 27–30-летних деревьев присутствует кортекс, можно различить первичные механические элементы.

В возрасте более 55–60 лет кора *B. ermanii* имеет следующий тканевый состав по направлению к центру стебля: перидерма или фрагменты ритидома (корки), непроводящая флоэма, в которой основной объем (80–85%) занимает дилатированная и склерифицированная зона, и проводящая флоэма, не содержащая механических элементов (рис. 2*b*). Широкая зона проводящей флоэмы также вносит свой вклад в увеличение толщины коры (табл. 1). К 60 годам в коре феллоген закладывается в более глубоких слоях непроводящей флоэмы на обширных частях ствола, тем самым формируя ритидом. В типичных для *B. ermanii* экологических условиях у особей в возрасте 50–60 лет у комля ствола образуется грубо трещиноватая корка (рис. 3*b*).

Таблица 1. Возрастные изменения тканей коры *Betula ermanii* в типичных условиях произрастания (пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный фитоценоз, о. Сахалин)

Table 1. Age-related changes in bark traits of *Betula ermanii* in typical growing conditions (*Abies sachalinensis* + *Betula ermanii*–*Euonymus sachalinensis* + *Ribes latifolium* + *Ribes pallidiflorum* + *Carex pallida* + *Gymnocarpium dryopteris* + *Heracleum lanatum*, Sakhalin Island)

Возраст стебля Stem age / Показатели, единицы измерения Traits, units	1 год 1 year				5 лет 5 years			
	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь Specimen 3	усредненные значения averaged values	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь 3 specimen	усредненные значения averaged values
Толщина (ширина коры, мкм Bark thickness, μm	348.2 ± 10.43/28.93 (300.4–402.1)	358.4 ± 10.59/36.47 (284.2–438.4)	357.0 ± 13.77/47.43 (279.9–460.2)	355.4 ± 6.88 /39.32 (279.9–460.2)	440.0 ± 18.85/28.06 (402.0–478.3)	439.9 ± 15.14/22.54 (406.6–482.7)	433.7 ± 25.95/38.62 (408.7–546.3)	438.7 ±10.74/29.79 (402.0–546.3)
Ширина перидермы*, мкм Periderm width, μm	96.7 ± 3.49/9.67 (77.7–119.8)	98.6 ± 3.85/13.26 (76.6–132.3)	98.8 ± 3.18 /10.95 (76.9–127.7)	98.2 ± 2.02 /11.53 (76.6–132.3)	55.3 ± 3.90/5.81 (49.0–67.4)	52.27 ± 4.81/7.17 (42.8–67.7)	51.7 ± 4.30/6.40 (44.1–66.2)	53.3 ± 2.32/6.44 (42.8–67.7)
Ширина вторичной флоэмы, мкм Secondary phloem width, μm	37.6 ± 2.34/6.49 (21.6–49.2)	42.2 ± 2.03/5.54 (31.8–56.3)	44.3 ± 1.57/4.36 (37.2–53.4)	41.4 ± 1.24/6.12 (21.6–56.3)	192.9 ± 12.62/18.78 (156.9–219.7)	195.6 ± 8.16/12.14 (175.1–223.95)	192.9 ± 12.73/18.94 (167.2–236.2)	194.0 ± 6.01/16.67 (156.9–236.2)
Ширина непроводящей флоэмы, мкм Nonconducting phloem width, μm	–	–	–	–	147.1 ± 7.79/11.60 (126.4–160.8)	152.9 ± 8.61/12.81 (131.3–171.6)	151.6 ± 10.46/18.94 (129.7–190.3)	150.7 ± 4.84/13.41 (126.4–190.3)
Ширина проводящей флоэмы, мкм Conducting phloem width, μm	37.6 ± 2.34/6.49 (21.6–49.2)	42.2 ± 2.03/5.54 (31.8–56.3)	44.3 ± 1.57/4.36 (37.2–53.4)	41.4 ± 1.24/6.12 (21.6–56.3)	45.2 ± 5.77/8.58 (33.4–57.0)	43.5 ± 4.39/6.54 (34.7–55.4)	41.3 ± 3.88/5.77 (29.6–50.9)	43.4 ± 2.58/7.14 (29.6–57.0)
	27–30 лет 27–30 years				60–70 лет 60–70 years			
Ширина коры, мкм Bark width, μm	2490.5 ± 61.37/115.18 (2236.6–2698.6)	2559.9 ± 46.70/87.65 (2373.6–2735.3)	2583.8 ± 59.53/111.73 (2444.4–2767.2)	2545.0 ± 32.86/111.93 (2236.6–2767.2)	3749.8 ± 76.81/164.12 (3286.1–4018.3)	4309.6 ± 116.42/218.49 (3992.4–4715.8)	3911.2 ± 157.80/188.75 (3712.8–4147.5)	3982.7 ± 96.29/316.70 (3286.1–4715.8)
Ширина перидермы*, мкм Periderm width, μm	69.2 ± 11.30/16.82 (51.2–104.4)	60.3 ± 9.42/14.02 (46.1–92.2)	56.2 ± 5.08/7.56 (42.7–64.9)	61.9 ± 5.16/14.30 (42.7–104.4)	519.8 ± 23.59/32.99 (471.8–581.9)	331.9 ± 143.49/200.59 (111.5–593.1)	413.3 ± 129.93/181.62 (147.4–581.9)	425.8 ± 79.51/169.89 (111.5–593.1)
Ширина вторичной флоэмы, мкм Secondary phloem width, μm	2132.1 ± 86.98/163.22 (1897.2–2464.9)	2202.9 ± 62.38/117.07 (1988.7–22392.2)	2283.7 ± 68.79/124.22 (2117.8–2495.3)	2204.6 ± 43.27/147.37 (1897.2–2495.3)	3323.9 ± 61.43/131.27 (3135.9–3606.3)	4283.8 ± 117.43/220.38 (3907.2–4680.5)	3871.7 ± 144.11/172.37 (3704.6–4101.3)	3772.6 ± 143.28/471.27 (3135.9–4680.5)
Ширина непроводящей флоэмы, мкм Nonconducting phloem width, μm	2011.9 ± 63.39/118.96 (1825.6–2193.2)	2135.3 ± 58.26/109.32 (1946.9–2403.1)	2202.9 ± 64.15/115.83 (1988.3–2362.6)	2114.9 ± 40.42/137.68 (1825.6–2403.1)	3233.9 ± 61.37/131.12 (3027.6–3515.0)	4163.6 ± 114.88/215.59 (3794.8–4540.2)	3770.2 ± 146.21/174.892 (3598.2–3998.8)	3669.5 ± 139.24/457.99 (3027.6–4540.2)
Ширина проводящей флоэмы, мкм Conducting phloem width, μm	76.9 ± 4.86/9.12 (64.1–92.3)	83.5 ± 6.46/12.11 (66.3–104.7)	109.1 ± 5.50/9.94 (92.4–126.8)	89.4 ± 5.06/17.25 (64.1–126.8)	95.4 ± 5.58/15.48 (68.9–124.7)	117.6 ± 4.38/12.15 (93.2–139.7)	107.8 ± 4.03/12.78 (85.1–136.5)	107.0 ± 3.08/15.93 (68.9–139.7)

Примечание. * – со второго срока указана ширина сохранившейся (не отслаивающейся) перидермы; средняя арифметическая величина ± границы для математического ожидания /среднеквадратичная ошибка средних значений (минимальная величина–максимальная величина).

Note. * – since the second term, the width of the surviving (not exfoliating) periderm is indicated; arithmetical mean ± bounds of expected values/standard error of the mean (minimum value–maximum value).

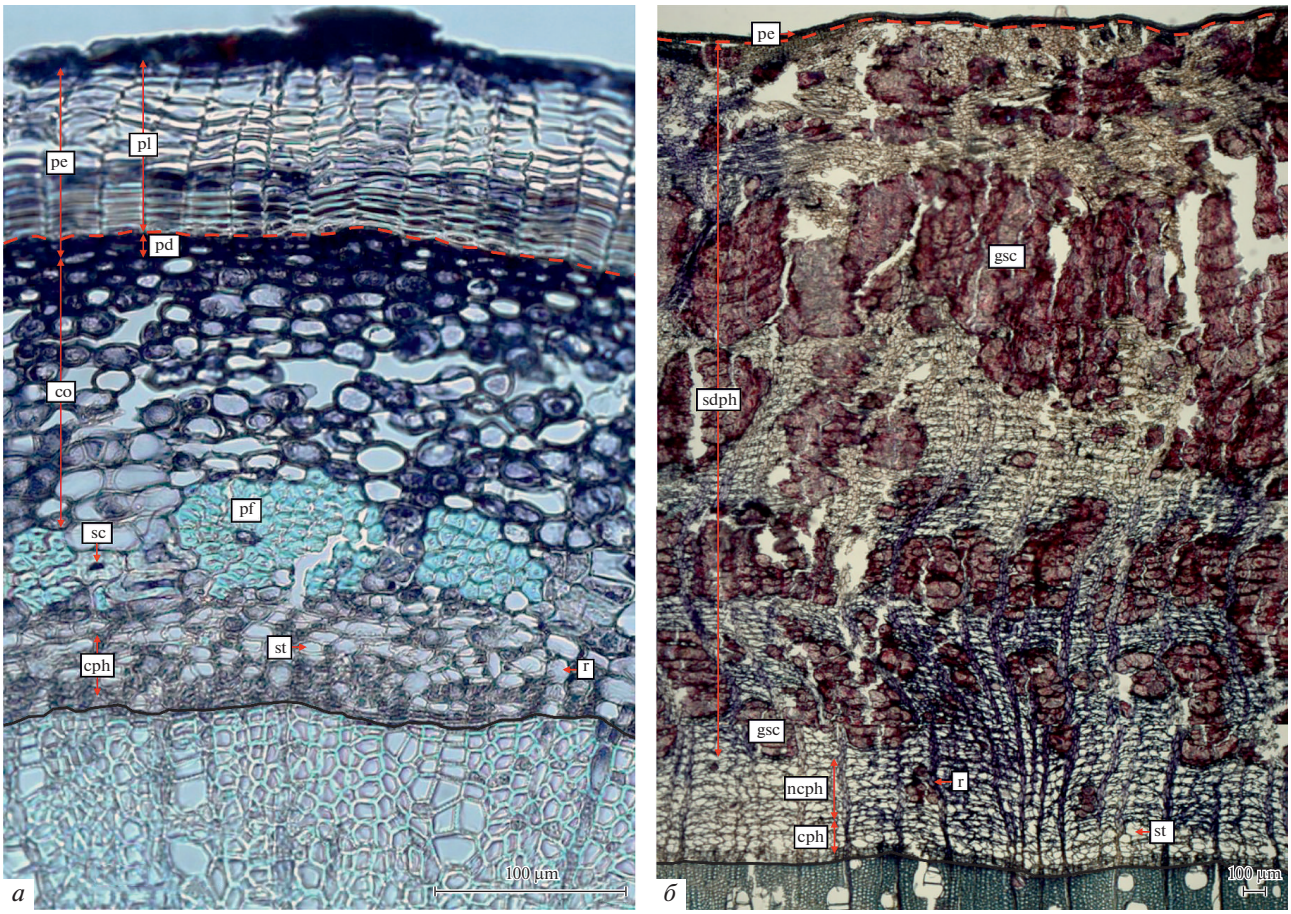
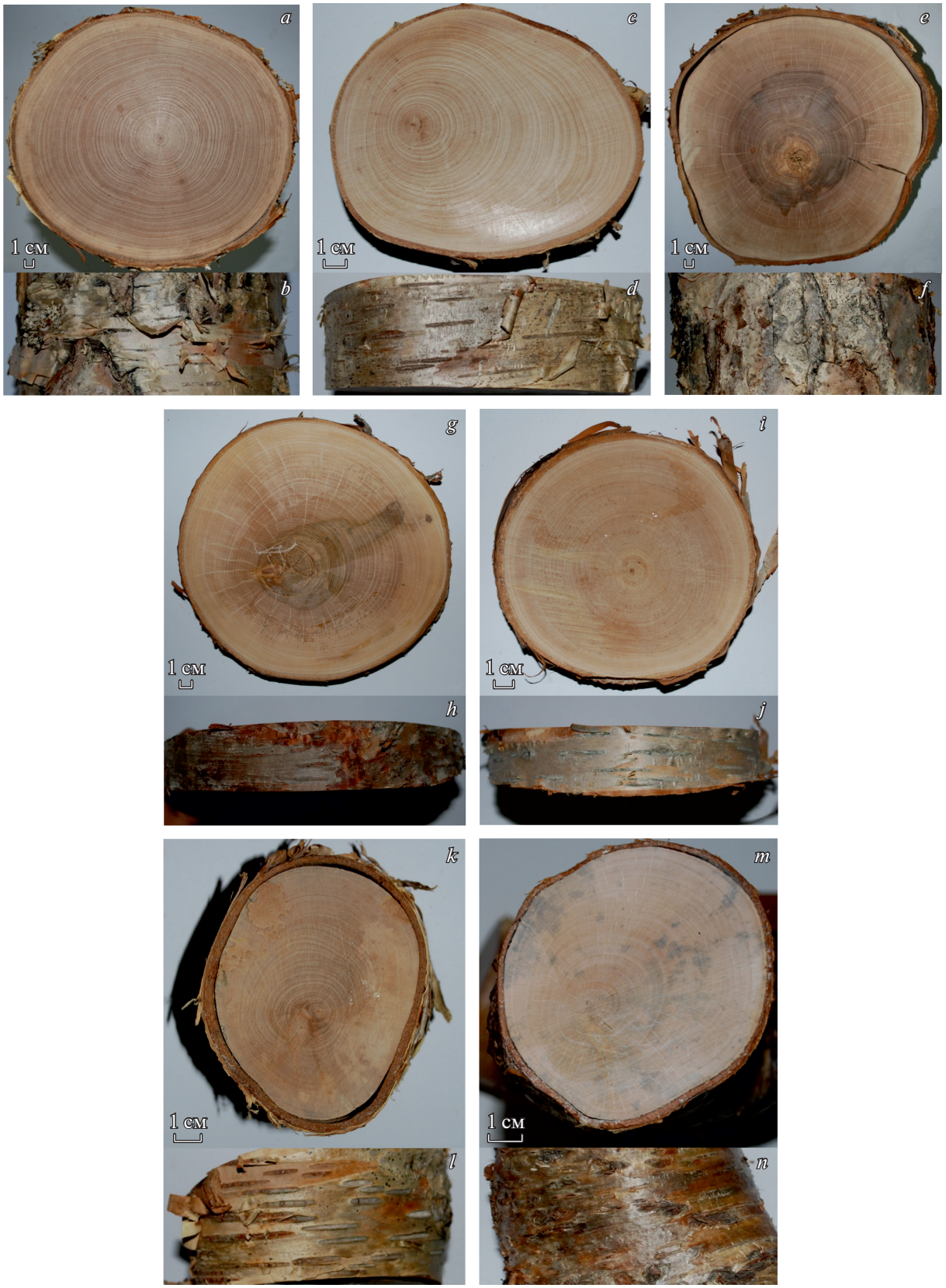


Рис. 2. Внутренняя структура коры *Betula ermanii*:
a – поперечный срез коры однолетнего стебля перед зимним покоем, *b* – поперечный срез коры ствола перед зимним покоем: co – кортекс, cph – проводящая флоэма, gsc – склереидные группы, ncph – непроводящая флоэма, pd - феллодерма, pe – перидерма, pf – протофлоэмные волокна, pl – феллема, r – флоэмные лучи, sc – склереиды, sdph – склерифицированная дилатированная непроводящая флоэма, st – ситовидные трубки; черная линия – камбиальная зона; красная пунктирная линия – феллоген.
Fig. 2. *Betula ermanii* bark structure:
a – cross section of the annual stem bark before dormancy; *b* – cross section of the stem bark before dormancy: co – cortex, cph – conducting phloem, gsc – sclereid groups, ncph – nonconducting phloem, pd – phelloderm, pe – periderm, pf – protophloem fibers, pl – phellem, r – phloem rays, sc – sclereids, sdph – sclerified and dilated nonconducting phloem, st – sieve tubes; black line – cambial zone; red dashed line – phellogen.

Рис. 3. Спилы стволов и стволиков *Betula ermanii* в различных местообитаниях на Дальнем Востоке:
a – спил, о. Сахалин, г. Красная, Сусунайский хребет (фоновые условия); *b* – поверхность ствола, о. Сахалин, г. Красная, Сусунайский хребет (фоновые условия); *c* – спил, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (юго-западная граница грязевого поля); *d* – поверхность ствола, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (юго-западная граница грязевого поля); *e* – спил, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (на северной границе грязевого поля); *f* – поверхность ствола, о. Сахалин, Южно-Сахалинский грязевой вулкан (на северной границе грязевого поля); *g* – спил, о. Итуруп, вулкан Баранского, Старозаводское сольфатарное поле; *h* – поверхность ствола, о. Итуруп, вулкан Баранского, Старозаводское сольфатарное поле; *i* – спил, термальные Голубые Озера, вулкан Баранского, о-в Итуруп; *j* – поверхность ствола, термальные Голубые Озера, вулкан Баранского, о-в Итуруп; *k* – спил, о. Уруп, Охотское побережье бух. Наталии, м. Ирина; *l* – поверхность ствола, о. Уруп, Охотское побережье бух. Наталии, м. Ирина; *m* – спил, п-ов Камчатка, вулкан Ксудач, кальдера Штюбеля.; *n* – поверхность ствола, п-ов Камчатка, вулкан Ксудач, кальдера Штюбеля.
Fig. 3. Stem and stem sections of *Betula ermanii* from various habitats of the Far East:
a – saw cut of the stem, Sakhalin Island, Krasnaya Mountain, Susunaisky Ridge (typical habitat); *b* – surface of the stem, Sakhalin Island, Krasnaya Mountain, Susunaisky Ridge (typical habitat); *c* – saw cut of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (south-western bundary of the mud field); *d* – surface of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (south-western boundary of the mud field); *e* – saw cut of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (northern boundary of the mud field); *f* – surface of the stem, Sakhalin Island, Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (northern boundary of the mud field); *g* – saw cut of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Starozavodskoye solfatara field; *h* – surface of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Starozavodskoye solfatara field; *i* – saw cut of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Goluboye Ozero hot springs; *j* – surface of the stem, Iturup Island, Baransky Volcano, Goluboye Ozero hot springs; *k* – saw cut of the stem, Urup Island, sea of Okhotsk coast, Natalia Bay, Irina Cape; *l* – surface of the stem, Urup Island, sea of Okhotsk coast, Natalia Bay, Irina Cape; *m* – saw cut of the stem, Kamchatka Peninsula, Shtyubel Volcano, Ksudach caldera; *n* – surface of the stem, Kamchatka Peninsula, Shtyubel Volcano, Ksudach caldera.


a
1 см
b
c
1 см
d
e
1 см
f
g
1 см
h
i
1 см
j
k
1 см
l
m
1 см
n

Структурные особенности коры B. ermanii в различных экологических условиях

В качестве типичных, нормальных для *B. ermanii* экологических условий мы рассматривали пихтово-каменноберезовое кустарниково-разнотравное сообщество на юге о-ва Сахалин (табл. 2). Древесный ярус формируют *B. ermanii* и *Abies sachalinensis*. Степень сомкнутости крон *B. ermanii* составляет 0.4. В этом сообществе высота деревьев *B. ermanii* – 12–14 м, диаметр – 16–18 см, возраст 59–62 года (табл. 2). Крона *B. ermanii* – равномерная, раскидистая, сформирована в верхней трети ствола, с незначительными повреждениями нижних ветвей. Ствол покрыт отслаивающейся перидермой светло-бежевого цвета, которая в нижней части сформирована грубо трещиноватым ритидомом (рис. 3*a*, *b*). Скорость ежегодного прироста коры *B. ermanii* составляет 0.08 ± 0.01 мкм, древесины 1.32 ± 0.06 мкм (табл. 3). Относительная толщина (ширина) коры *B. ermanii* в норме составляет 3% или 0.03 мм (табл. 3).

На Южно-Сахалинском грязевом вулкане (далее ЮСГВ) на юго-западной границе с его современным эруптивным центром *B. ermanii* участвует в сложении березо-ольхового бамбучково-высокотравного леса, на северной границе – березово-ольхово-ивового высокотравного леса. В первом фитоценозе *B. ermanii* формирует древесный ярус с *Betula platyphylla* Sukaczev и *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr. Степень сомкнутости крон составляет 0.3–0.4. *B. ermanii* представлена одноствольными деревьями высотой 10–12 м, диаметром 11.5–13.6 см в возрасте 50–53 лет. Крона деревьев, сформированная в верхней четверти ствола, повреждена на 10% (табл. 2). Стволы деревьев покрыты отслаивающейся перидермой светло-бежевого или почти белого цвета. Корка отсутствует (рис. 3*c*, *d*). Во втором фитоценозе *B. ermanii* представлена одноствольными деревьями, высотой 20 м, диаметром от 31.7 до 32.5 см в возрасте 150–180 лет. Крона деревьев раскидистая, сформирована в верхней трети ствола и сильно повреждена (табл. 2). Ствол в нижней половине покрыт ритидомом (рис. 3*e*, *f*). В рассматриваемых сообществах толщина коры деревьев *B. ermanii* отличается от таковой в норме: на северной границе ЮСГВ этот показатель больше чем в типичных условиях в 1.7 раза, при этом важно отметить значительно больший возраст деревьев (табл. 2, 3). А на южной границе ЮСГВ толщина коры меньше, чем в норме на 43%, возраст деревьев немного ниже, чем в типичных условиях (табл. 2, 3). Скорость ежегодного прироста коры *B. ermanii* на южной границе ЮСГВ меньше нормы на 25%, на северной границе – на 38%. Скорость ежегодного прироста древесины на южной границе ЮСГВ по сравнению с нормой уменьшается незначительно – в пределах 5%, на северной границе – на 35% (табл. 3). Относительная толщина коры *B. ermanii* в условиях ЮСГВ несколько меньше или равна значениям в нормальных условиях (табл. 3).

В условиях магматического вулкана Баранского на о-ве Итуруп *B. ermanii* формирует каменноберезово-лиственичный бамбучковый лес вблизи термальных источников “Голубые озера” и каменноберезовый бамбучковый лес на Старозаводском сольфатарном поле. Древесный ярус крайне разрежен и сформирован отдельно стоящими деревьями.

На Старозаводском сольфатарном поле *B. ermanii* представлена деревьями высотой до 12 м. Они имеют широкие раскидистые кроны, сформированные в нижней трети ствола за счет его разделения на 2 скелетные оси. Крона сильно повреждена (таб. 2). Много усохших крупных ветвей. По всему объему кроны регулярно образуются побеги формирования, отличающиеся значительными ежегодными приростами. Диаметр стволов – от ~ 21 до 21.7 см, возраст 80–84 года. Ствол *B. ermanii* покрыт перидермой, отслаивающейся тонкими лентами. В нижней четверти ствола фрагментарно формируется ритидом (рис. 3*g*, *h*).

Вблизи “Голубых озер” *B. ermanii* представлена низкорослыми деревьями третьей величины высотой 3.5–4.5 м. Все деревья одноствольные, диаметром от 13 до 14 см, в возрасте 60–73 года (табл. 2). Ствол *B. ermanii* покрыт перидермой и у основания ствола представлены “точечные” локусы с ритидомом (рис. 3*i*, *j*). Крона сформирована на высоте 1.5–2.5 м, с незначительными повреждениями. Толщина коры в рассматриваемых местообитаниях влк. Баранского одинакова и является более низкой (на 16%) по сравнению с нормой (табл. 3) при более высоком возрасте деревьев (табл. 2). Скорость ежегодного прироста коры *B. ermanii* вблизи термальных источников “Голубые озера” меньше нормы на 25% и ниже, чем на Старозаводском сольфатарном поле на 38%. Ежегодный прирост древесины в условиях “Голубых озер” меньше нормы на 30% и на 9% ниже по сравнению с соответствующей величиной на Старозаводском сольфатарном поле (табл. 3). Относительная толщина коры *B. ermanii* в условиях влк. Баранского соответствует норме (табл. 3). Коэффициент эксцентричности ствола в условиях Старозаводского поля на 20% больше по сравнению с нормой, а вблизи термальных источников “Голубые озера” соответствует норме (табл. 2).

В условиях морского побережья на о-ве Уруп в бух. Наталии *B. ermanii* участвует в комплексном луговом разнотравно-полынно-клеверном сообществе (табл. 2). В этих условиях она, как и на вулкане Ксудач (кальдера Штюбеля), представлена кустарниковой жизненной формой. Ветвление скелетных осей *B. ermanii* происходит на уровне почвы, формируется 4–5 крупных стволиков,

Таблица 2. Характеристика скелетных стеблей (ствола и стволиков) *Betula ermanii*, произрастающей в различных экологических условиях о. Сахалин, Курильских островов и п-ове Камчатка
Table 2. Stem traits of *Betula ermanii* from various ecological environments of Sakhalin Island, Kuril Islands and Kamchatka Peninsula

Место сбора Sampling area	о. Сахалин Sakhalin Island			о. Итуруп Iturup Island		о. Уруп Urup Island	п-ов Камчатка Kamchatka Peninsula
	USS	YSMVsw	YSMVn	BVBL	BVSS	UOkC	KVSh
Дата сбора (число, месяц, год) Harvest date (day-month-year)	27.10.2015	15.10.2015	18.10.2016	31.07.2018	02.08.2018	31.07.2015	20.07.2016
Высота над уровнем моря, м Elevation, m amsl.	574	284	300	289	349	20	517
Растительное сообщество Plant community	Пихтово-каменноберезовый кустарниково-разнотравный лес *Abies sachalinensis* + *Betula ermanii*–*Euonymus sachalinensis* + *Ribes latifolium* + *Ribes pallidiflorum* + + *Carex pallida* + *Gymnocarpium dryopteris* + *Heracleum lanatum* forest	Березово-ольховый бамбучниково-высокотравный лес *Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + *Alnus hirsuta*–*Sasa kurilensis* + *Cacalia robusta* + + *Senecio cannabifolius* + *Filipendula camtschatica* forest	Березово-ольхово-ивовый высокотравный лес *Betula ermanii* + *Betula platyphylla* + *Alnus hirsuta*–*Filipendula camtschatica* + + *Petasites amplus* + *Cacalia robusta* + *Senecio cannabifolius* + *Aster glehnii* forest	Каменноберезово-лиственичный бамбучниковый лес *Betula ermanii* + *Larix gmelinii*–*Sasa kurilensis* forest	Каменноберезовый бамбучниковый лес *Betula ermanii*–*Sasa kurilensis* forest	Разнотравно-полынно-клеверный луг с крупными кустарниками *Artemisia montana* + *Trifolium pacificum* + *Anemonastrum villosissimum* community with shrubs	Ивково-рододендрово-остролодочниково-лишайниковое сообщество *Salix arctica* + *Rhododendron aureum* + *Rhododendron camtschaticum* + *Oxytropis kamtschatica* tundra community
Жизненная форма Life form	Дерево Tree	Дерево Tree	Дерево Tree	Дерево Tree	Дерево Tree	Кустарник Shrub	Кустарник Shrub
Возраст, лет Age, years	59–62	50–53	150–180	60–73	80–84	50–53	55
Высота, м Height, m	12–14	10–12	20	4.5	12	1.9–2	1.5–2
Повреждение кроны, % Crown damage, %	3–5	10	40–50	5–10	40–50	30	5
Наличие корки (ритидом) Rhytidom presence	Есть Yes	Нет Not	Есть Yes	Есть Yes	Есть Yes	Нет Not	Есть Yes
Диаметр ствола, см Stem diameter, cm	15.8–18.3	11.5–13.6	31.7–32.5	13.4–14.1	20.8–21.7	6.8–8.9	8.2–9.1
Коэффициент эксцентричности Coefficient of eccentricity (CE)	1.43	2.14	1.44	1.33	1.72	1.77	2.45

Примечание. USS – г. Красная, Сусунайский хребет; YSMVsw – Южно-Сахалинский грязевой вулкан (юго-западная граница грязевого поля); YSMVn – Южно-Сахалинский грязевой вулкан (северная граница грязевого поля); BVBL – влк. Баранского, термальные Голубые озера; BVSS – влк. Баранского, Старозаводское сольфотарное поле; UOkC – Охотское побережье бух. Наталии, м. Ирина; KVSh – влк. Ксудач, кальдера Штюбеля.
Note. USS – Krasnaya Mountain, Susunaisky Ridge; YSMVsw – Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (south-western boundary of the mud field); YSMVn – Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (northern boundary of the mud field); BVBL – Baransky Volcano, Golubye Ozera hot springs; BVSS – Baransky Volcano, Starozavodskoye solfatara field; UOkC – coast of the Sea of Okhotsk, Natalia Bay, Irina Cape; KVSh – Ksudach Volcano, Shtyubel Caldera.

Таблица 3. Структурные показатели коры и древесины стволов *Betula ermanii*, произрастающей в различных экологических условиях о. Сахалин, Курильских островов и п-ове Камчатка
Table 3. Stem bark and wood structural traits of *Betula ermanii* from various ecological environments of Sakhalin Island, the Kuril Islands and the Kamchatka Peninsula

Исследуемые местообитания Studied habitats	Толщина (ширина) коры (BT), мм Bark thickness (BT), mm				Величина прироста коры (BGR), мм год$^{-1}$ Bark thickness growth rate (BGR), mm year^{-1}				Относительная толщина (ширина) коры (RBT) Relative bark thickness (RBT)
	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь specimen 3	усредненны значения averaged values	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь specimen 3	усредненные значения averaged values	
USS	5.14 ± 0.44/0.77 (4.00–6.50)	5.15 ± 0.68/0.94 (4.00–7.00)	5.00 ± 0.45/0.62 (4.00–6.00)	5.13 ± 0.28/0.78 (4.00–7.00)	0.09 ± 0.01/0.01 (0.07–0.12)	0.06 ± 0.01/0.01 (0.06–0.10)	0.08 ± 0.01/0.01 (0.06–0.10)	0.08 ± 0.01/0.01 (0.06–0.12)	0.03
YSMVsw	2.96 ± 0.21/0.33 (2.50–3.50)	3.10 ± 0.33/0.46 (2.50–4.00)	2.77 ± 0.18/0.25 (2.50–3.00)	2.94 ± 0.13/0.37 (2.50–4.00)	0.06 ± 0.004/0.01 (0.05–0.07)	0.06 ± 0.01/0.01 (0.05–0.08)	0.05 ± 0.003/0.00 (0.05–0.06)	0.06 ± 0.003/0.01 (0.05–0.08)	0.02
YSMVn	8.70 ± 1.07/1.49 (6.00–11.00)	8.40 ± 1.03/1.44 (6.00–10.00)	8.48 ± 1.13/1.78 (6.50–12.00)	8.52 ± 0.56/1.55 (6.00–12.00)	0.05 ± 0.01/0.01 (0.03–0.07)	0.05 ± 0.01/0.01 (0.03–0.06)	0.05 ± 0.01/0.01 (0.03–0.07)	0.05 ± 0.003/0.01 (0.03–0.07)	0.03
BVBL	4.29 ± 0.34/0.54 (3.50–5.50)	4.61 ± 0.50/0.69 (3.50–5.40)	4.10 ± 0.22/0.31 (3.80–4.80)	4.33 ± 0.20/0.56 (3.50–5.50)	0.06 ± 0.01/0.01 (0.05–0.08)	0.06 ± 0.01/0.01 (0.05–0.07)	0.06 ± 0.003/0.00 (0.05–0.07)	0.06 ± 0.003/0.01 (0.05–0.08)	0.03
BVSS	4.20 ± 0.31/0.50 (3.50–5.00)	4.40 ± 0.30/0.41 (4.00–5.00)	4.33 ± 0.33/0.47 (3.70–5.00)	4.30 ± 0.16/0.46 (3.50–5.00)	0.05 ± 0.004/0.01 (0.04–0.06)	0.05 ± 0.004/0.00 (0.05–0.06)	0.05 ± 0.004/0.01 (0.04–0.06)	0.05 ± 0.002/0.01 (0.04–0.06)	0.02
UOkC	3.33 ± 0.39/0.62 (2.50–4.00)	3.14 ± 0.44/0.61 (2.30–4.00)	3.72 ± 0.36/0.50 (3.00–4.20)	3.39 ± 0.22/0.61 (2.30–4.20)	0.06 ± 0.01/0.01 (0.05–0.08)	0.06 ± 0.01/0.01 (0.04–0.08)	0.07 ± 0.01/0.01 (0.06–0.08)	0.06 ± 0.004/0.01 (0.04–0.08)	0.05
KVSh	2.50 ± 0.30/0.48 (2.00–3.00)	2.16 ± 0.36/0.51 (1.80–3.50)	2.40 ± 0.33/0.46 (2.00–3.00)	2.36 ± 0.18/0.49 (1.80–3.50)	0.05 ± 0.01/0.01 (0.04–0.05)	0.04 ± 0.01/0.01 (0.03–0.06)	0.04 ± 0.01/0.01 (0.04–0.05)	0.04 ± 0.003/0.01 (0.03–0.06)	0.03
Исследуемые местообитания Studied habitats	Ширина древесины, мм Wood thickness (WT), mm				Величина прироста древесины (WGR), мм год$^{-1}$ Wood thickness growth rate (WGR), mm year^{-1}				Прирост внутренней части стебля (BolG), мм год$^{-1}$ Stem inner region growth rate (BolG), mm year^{-1}
	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь specimen 3	усредненные значения averaged values	1 особь specimen 1	2 особь specimen 2	3 особь specimen 3	усредненные значения averaged values	
USS	83.60 ± 2.50/4.51 (78.50–94.00)	73.50 ± 3.65/6.32 (65.00–84.00)	83.83 ± 8.65/14.98 (60.00–108.00)	82.91 ± 3.81/10.57 (60.00–108.00)	1.49 ± 0.04/0.08 (1.40–1.68)	1.07 ± 0.05/0.09 (0.94–1.22)	1.33 ± 0.14/0.24 (0.95–1.71)	1.32 ± 0.06/0.17 (0.95–1.71)	2.66
YSMVsw	67.46 ± 11.91/18.75 (42.00–90.00)	67.70 ± 8.94/12.49 (50.00–84.00)	63.40 ± 8.71/12.18 (51.00–89.00)	66.27 ± 5.31/14.73 (42.00–90.00)	1.27 ± 0.22/0.28 (0.79–1.70)	1.28 ± 0.17/0.24 (0.94–1.58)	1.20 ± 0.16/0.23 (0.96–1.68)	1.25 ± 0.10/0.28 (0.79–1.70)	2.26
YSMVn	153.75 ± 13.40/21.09 (125.00–180.00)	152.70 ± 11.57/16.18 (132.00–180.00)	155.40 ± 14.60/20.41 (131.00–181.00)	153.93 ± 6.80/18.87 (125.00–181.00)	0.85 ± 0.07/0.12 (0.69–1.00)	0.85 ± 0.06/0.10 (0.73–1.00)	0.86 ± 0.08/0.10 (0.73–1.01)	0.86 ± 0.04/0.10 (0.69–1.01)	1.69
BVBL	67.42 ± 3.96/6.23 (58.00–75.00)	67.60 ± 6.26/8.75 (56.00–81.00)	67.96 ± 2.58/5.19 (59.00–78.00)	67.64 ± 2.58/7.16 (56.00–81.00)	0.92 ± 0.05/0.09 (0.79–1.03)	0.93 ± 0.09/0.12 (0.77–1.11)	0.93 ± 0.07/0.10 (0.81–1.07)	0.93 ± 0.04/0.10 (0.77–1.11)	1.76
BVSS	104.58 ± 11.99/18.87 (75.00–129.00)	105.86 ± 12.91/18.04 (77.00–124.00)	91.40 ± 9.95/13.91 (80.00–120.00)	100.86 ± 6.44/17.87 (75.00–129.00)	1.25 ± 0.14/0.22 (0.89–1.54)	1.26 ± 0.15/0.21 (0.92–1.48)	1.09 ± 0.12/0.17 (0.95–1.43)	1.20 ± 0.08/0.21 (0.89–1.54)	2.43
UOkC	35.17 ± 2.20/7.58 (26.00–46.00)	35.90 ± 2.26/5.07 (28.00–41.00)	34.45 ± 2.26/6.15 (27.00–48.00)	35.17 ± 2.04/6.26 (26.00–48.00)	0.66 ± 0.09/0.14 (0.49–0.87)	0.68 ± 0.07/0.10 (0.53–0.77)	0.65 ± 0.08/0.12 (0.51–0.91)	0.66 ± 0.04/0.12 (0.49–0.91)	1.28
KVSh	40.75 ± 8.24/12.97 (24.50–60.00)	52.30 ± 10.43/14.58 (30.00–70.00)	34.30 ± 8.38/11.72 (24.00–59.00)	42.36 ± 5.29/14.67 (24.00–70.00)	0.74 ± 0.10/0.24 (0.45–1.09)	0.95 ± 0.10/0.27 (0.55–1.27)	0.62 ± 0.10/0.21 (0.44–1.07)	0.77 ± 0.10/0.27 (0.44–1.27)	1.49

Примечание. USS – г. Красная, Сусунайский хребет; YSMVsw – Южно-Сахалинский грязевой вулкан (юго-западная граница грязевого поля); YSMVn – Южно-Сахалинский грязевой вулкан (северная граница грязевого поля); BVBL – влк. Баранского, термальные Голубые озера; BVSS – влк. Баранского, Старозаводское сольфотарное поле; UOkC – Охотское побережье бух. Наталии, м. Ирина; KVSh – влк. Ксудач, кальдера Штюбеля; средняя арифметическая величина ± границы для математического ожидания /среднеквадратичная ошибка средних значений (минимальная величина-максимальная величина).
Note. USS – Krasnaya Mountain, Susunaisky Ridge; YSMVsw – Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (south-western boundary of the mud field); YSMVn – Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (northern boundary of the mud field); BVBL – Baransky Volcano, Golubye Ozera hot springs; BVSS – Baransky Volcano, Starozavodskoye solfatara field; UOkC – coast of the Sea of Okhotsk, Natalia Bay, Irina Cape; KVSh – Ksudach Volcano, Shtyubel Caldera.

сильно искривленных по всей их длине. Высота *B. ermanii* до 2 м, диаметр стволиков 6.8–8.9 см, возраст 50–53 года. Стволики покрыты перидермой, ритидом отсутствует (рис. 3*k*, *l*). Крона повреждена на 30% за счет усыхания крупных ветвей, особенно со стороны моря (табл. 2). В условиях морского побережья на о-ве Уруп наблюдается уменьшение толщины коры *B. ermanii* по сравнению с нормой на 34% (табл. 3) при этом возраст рассматриваемых деревьев соответствует возрасту в типичных условиях произрастания (табл. 2). Скорость ежегодного прироста коры *B. ermanii* меньше нормы на 25%; древесины – на 50% (табл. 3). Относительная толщина коры *B. ermanii* в условиях морского побережья больше нормы (табл. 3), а коэффициент эксцентричности ствола на 20% выше по сравнению с нормой (табл. 2).

В условиях крупной кальдеры вулкана Ксудач на юге Камчатского п-ова *B. ermanii* принимает участие в составе горнотундрового ивково-рододендрово-остролодочниково-лишайникового сообщества, произрастающего на мощных пемзовых отложениях последнего извержения 1907 г. [27, 49]. На подвижных, сильно дренированных вулканических отложениях внутрикальдерного вулкана Штюбеля [27] *B. ermanii* формируется, как кустарник высотой до 2 м (табл. 2). Скелетные оси диаметром до 8–9 см, возрастом 55 лет, незначительно заглублены в субстрат. Ритидом на стволиках формируется в приземной части фрагментарно (рис. 3*m*, *n*). Крона повреждена незначительно (табл. 2). Толщина коры *B. ermanii* меньше нормы на 50% (табл. 3) при близком возрастном диапазоне (табл. 2). Скорость ежегодного прироста коры *B. ermanii* в условиях влк. Ксудач по сравнению с нормой уменьшается на 50%, древесины – на 42% (табл. 3). Относительная толщина коры соответствует норме (табл. 3). Коэффициент эксцентричности ствола *B. ermanii* в условиях влк. Ксудач больше нормы на 71% (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате выполненного анализа установлено, что в стрессовых природных условиях, обусловленных влиянием холодного моря и современной вулканической деятельности, *B. ermanii* может изменять жизненную форму дерева на биоморфу кустарника. Происходит уменьшение высоты ствола, увеличение числа скелетных осей, проявляется их искривленность и эксцентричность (табл. 2). Стволы и стволики *B. ermanii* в экстремальных условиях эксцентричны за счет различной ширины годичных приростов древесины по окружности из-за неравномерного или однонаправленного воздействия абиотических факторов. Так, Н.Е. Кабанов [7] полагает, что искривленность стволов березы каменной определяют такие неблагоприятные климатические факторы, как низкие температуры, сильные ветры, частые туманы, навалы снега. При этом автор справедливо утверждает, что в оптимальных экологических условиях береза каменная всегда является деревом первой величины.

За счет сильных ветров у *B. ermanii* происходит деформация кроны [28]. Надлом ветвей открывает ворота для проникновения инфекционных заболеваний (грибных и бактериальных) и химически агрессивных веществ, взвешенных в воздухе, особенно в условиях сольфатарных вулканических полей. Значительное повреждение кроны (30–50%) наблюдается у особей *B. ermanii* в большинстве исследованных местообитаний (табл. 2).

У *B. ermanii*, произрастающей в контрастных по сравнению с нормой условиях, позже формируется ритидом: присутствуют фрагментарные области, в которых закладываются повторные перидермы (рис. 3). Величина прироста коры (BGR) уменьшается по сравнению с нормой в среднем в 1.5 раза (табл. 2). В наибольшей степени реакция проявляется у особей в кальдере Ксудач, где прирост коры уменьшается в 2 раза (табл. 2). Такая же тенденция изменения свойственна и для годичного прироста древесины (WGR) особей *B. ermanii* в условиях влияния стрессовых факторов: средний годичный прирост уменьшается в среднем в 1.5 раза (табл. 2). У особей, произрастающих на юго-западной границе грязевого поля ЮСГВ и на Старозаводском сольфатарном поле, годичный прирост древесины не отличается от прироста в типичных условиях произрастания. Наименьший годичный прирост древесины отмечен в условиях морского побережья о-ва Уруп: он в 2 раза ниже по сравнению с нормой (табл. 2). Сокращение приростов коры и древесины приводит к существенному уменьшению диаметра стебля (ствола) с возрастом *B. ermanii* в стрессовых экологических условиях (табл. 2, 3).

Относительная толщина коры *B. ermanii* во всех исследованных местообитаниях, за исключением морского побережья, близка к значениям в нормальных условиях произрастания и даже больше нормы. Известно, что влияние стрессовых условий приводит к существенному изменению обмена веществ и усилению функции запасания у карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahti) [65]. Возможно, увеличение относительной толщины коры у *B. ermanii* в условиях морского побережья связано не только с уменьшением прироста древесины, но и с развитием запасающей паренхимы в коре. Это предположение требует дополнительных исследований.

Экстремальное уменьшение ширины коры и ее ежегодного прироста, трансформация биоморфы в кустарниковую у *B. ermanii* происходит и на шлаковых полях в горных условиях кальдеры вул-

кана Ксудач. Это связано с сочетанием в кальдере таких факторов, как высокая инсоляция и низкая влагоемкость пирокластического чехла, что создает крайне неблагоприятные условия для произрастания древесных растений и *B. ermanii* в частности [27].

Уменьшение толщины коры и величины ее прироста у *B. ermanii* в условиях ЮСГВ на отложениях сопочной брекчии, как мы полагаем, связано с затруднением поступления воды из засоленного субстрата [53, 66]. В условиях гидротермальных источников и сольфатарных полей вулкана Баранского у *B. ermanii* наблюдается уменьшение толщины коры и скорости ее прироста, как и у других видов древесных растений в этих условиях [54, 67].

Анализ биоморфологических характеристик коры *B. ermanii* в различных экологических условиях выявил наличие структурных различий: уменьшение толщины коры, скорости ее роста, уменьшение диаметров стволов и увеличение их числа, уменьшение высоты растений и формирование кустарниковой биоморфы. Поскольку кора – многофункциональный высокоспециализированный комплекс тканей, требующий большого количества пластических веществ, она реагирует существенным изменением годичного прироста на комплекс факторов экстремальных условий среды. В связи с этим, мы полагаем, что показатель "толщина коры" может выступать в качестве интегрального параметра для оценки реакции древесных растений на стрессовые условия. В настоящее время выполнено большое число исследований, в которых показана структурная реакция коры на различные виды природного стресса: пожары, наводнения и затопления, температурный лимит в высокогорьях и др. Наибольшее число публикаций посвящено изменению толщины коры древесных растений в условиях повторяющихся пожаров [44, 46, 58, 68–70]. Мы согласны с мнением [44], что значительная доля изменчивости растений экосистем Земли может быть оценена по толщине коры, как важном функциональном признаке (plant functional trait). В работе Bruelheide [71] показано, что структурные характеристики растений, особенности строения их тканей и органов являются ключом к пониманию и прогнозированию адаптаций экосистем в условиях снижения биоразнообразия и глобальных изменений. Таким образом, толщина коры древесных растений и величина ее ежегодного прироста, наряду с показателем ежегодного прироста древесины, может являться индикатором стрессовых условий вулканических ландшафтов и других экосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для *B. ermanii*, произрастающей в стрессовых экологических условиях холодного морского побережья, вулканических отложений, гидротермальных проявлений, свойственно формирование кустарниковой биоморфы. У деревьев в таких условиях погибают крупные ветви, в результате чего крона формируется неравномерно. Изменения затрагивают и стволовую часть дерева, которая искривляется и приобретает эксцентричность за счет различной ширины годичных приростов древесины и коры по окружности. Наибольший коэффициент эксцентричности имеют кустарниковые биоморфы *B. ermanii* в кальдере вулкана Ксудач.

Структурный отклик *B. ermanii* на усиление напряженности экологических факторов выражается в уменьшении толщины коры и величины ее прироста по сравнению с фоновыми условиями. В стрессовых условиях изменяется время заложения ритидома. В типичных для *B. ermanii* экологических условиях в возрасте 50–60 лет у комля ствола образуется грубо трещиноватая корка. В экстремальных условиях формирование ритидома начинается значительно (на 10–20 лет) позже. Повторные перидермы закладываются фрагментарно, формируя на поверхности ствола отдельные небольшие "чешуи".

Величина годичного прироста коры *B. ermanii* в стрессовых условиях уменьшается в 1.5 раза. Наиболее существенные изменения проявляется у растений в кальдере вулкана Ксудач, где годичный прирост коры уменьшается в 2 раза. Аналогичным образом изменяется и годичный прирост древесины *B. ermanii* в условиях влияния стрессовых факторов. Его наибольшее снижение по сравнению с нормой (в 2 раза) отмечено в условиях морского побережья о-ва Уруп. Сокращение приростов коры и древесины приводит к существенному уменьшению диаметра стебля (ствола).

Данные выполненного структурного анализа стволов *B. ermanii* в контрастных экологических условиях демонстрируют, что толщина коры и величина ее ежегодного прироста могут выступать в качестве самостоятельных функциональных признаков растений (plant functional trait).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (инициативный грант № 15-04-04774) и в рамках государственного задания Института морской геологии и геофизики ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Недолужко А.К., Скворцов А.К.* 1996. Сем. Березовые. – Betulaceae. – Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 13–24.
2. *Шамшин В.А.* 1999. Каменноберезовые леса Камчатки: биология, экология, строение древостоев. М. 170 с.
3. *Шемберг М.А.* 1986. Береза каменная (систематика, география, изменчивость). Новосибирск. 174 с.
4. *Ashburner K., McAllister H.A.* 2013. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. London, Royal Botanic Gardens, Kew. 431 p.
5. *Ashburner K., McAllister H.A.* 2016. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. Reprinted with corrections. London, Kew Publishing.
6. *Скворцов А.К.* 2002. Новая система рода *Betula* L. – Береза. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 107(5): 73–76. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2002_107_5.djvu
7. *Кабанов Н.Е.* 1972. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. М. 136 с.
8. *Баркалов В.Ю.* 2009. Флора Курильских островов. Владивосток. 468 с.
9. *Miyawaki A., Ohba T., Okuda S., Nakayama K., Fujiwara K.* 1968. Pflanzensoziologische Studien über die Vegetation der Umgebung von Echigo-Sanzan und Okutadami. – Nature. Japan, Conserv. Soc. 57–152. (На яп. яз., реферат на нем. яз.)
10. *Воробьев Д.П.* 1963. Растительность Курильских островов. М.–Л. 92 с.
11. *Попов Н.А.* 1963. Леса Южных Курильских островов и перспективы их использования. – В сб.: Труды конференции. Красноярск. С. 59–69.
12. *Нешатаева В.Ю.* 2009. Растительность полуострова Камчатка. М. 527 с.
13. *Исаченко Т.И., Лукичева А.Н.* 1956. Березовые и осиновые леса. – В кн.: Растительный покров СССР. М.–Л. Т. 1. С. 319–345.
14. *Кабанов Н.Е.* 1940. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток. 211 с.
15. *Манько Ю.И., Сидельников А.Н.* 1989. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток. 163 с.
16. *Манько Ю.И.* 1980. Вулканизм и динамика растительности. – Бот. журн. 65(4): 457–469. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19800404
17. *Якубов А.А., Григорьянц Б.В., Алиев А.Д.* 1980. Грязевой вулканизм Советского Союза и его связь с нефтегазоносностью. Баку. 167 с.
18. *Ершов В.В., Копанина А.В.* 2017. Химический состав водных вытяжек из почв грязевулканических ландшафтов. – В сб.: География: развитие науки и образования. Часть I. Коллективная монография по материалам ежегодной Международной научно-практической конференции LXX Герценовские чтения, посвященной году экологии в России, 220-летию Герценовского университета, 85-летию факультета географии, 145летию со дня рождения профессора Владимира Петровича Буданова, Санкт-Петербург, РГПУ им. А. И. Герцена, 20–23 апреля 2017 года. СПб. С. 142–147. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30521683&pff=1
19. *Гришин С.Ю.* 2017. Излияние лавовых потоков на Камчатке в XX и начале XXI века: масштабы и глубина изменения экосистем. – Известия русского географического общества. 149(6): 43–59.
20. *Гришин С.Ю.* 2019. Основные тенденции динамики растительности на территории, испытавшей воздействие катастрофического извержения вулкана Безымянный 30 марта 1956 г. (Камчатка). – Известия русского географического общества. 151(5): 32–47. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=41234508
21. *Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Шляхов С.А., Яковлева А.Н., Якубов В.В.* 2013. Динамика растительного покрова Толбачинского дола (Камчатка) в течение последних десятилетий. – Комаровские чтения. 61: 119–158. https://www.biosoil.ru/KR/Publication/831
22. *Гришин С.Ю., Бурдуковский М.Л., Лазарев А.Г., Комачкова И.В., Перепелкина П.А., Яковлева А.Н.* 2015. Гибель растительности в результате прохождения пирокластической волны (вулкан Шивелуч, Камчатка, 2010 г.). – Вестник ДВО РАН. 2(180): 101–108. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23485819
23. *Гришин С.Ю., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л., Яковлева А.Н.* 2017. Начало восстановления лесной растительности после воздействия пирокластической волны вулкана Шивелуч (Камчатка) 27 февраля 2005 г. – Вестник Камчатской региональной ассоциации “Учебно-научный центр”. Серия: науки о земле. 36(4): 28–38. http://www.kscnet.ru/journal/kraesc/article/view/167
24. *Гришин С.Ю., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л.* 2019. Начало сукцессий растительности на лавовых потоках Толбачинского извержения 2012–2013 гг. (Камчатка). – Экология. 3: 226–229. https://doi.org/10.1134/S036705971903003X
25. *Del Moral R., Grishin S.Yu.* 1999. Volcanic disturbance and ecosystem recovery – Ecosystems of Disturbed Ground. Amsterdam. 137–160. http://biosoil.ru/files/00007084.pdf

26. *Marler T.E., Del Moral R.* 2018. Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. – Plant Ecology. 219(8): 1009–1020. https://doi.org/10.1007/s11258-018-0853-z

27. *Копанина А.В., Лебедева Е.В., Власова И.И.* 2018. Особенности восстановления растительности после извержения 1907 г. кальдеры Ксудач на юге Камчатского полуострова. – Известия РАН. Серия географическая. 6: 57–69. https://izvestia.igras.ru/jour/article/view/786/580

28. *Березина Н.А., Афанасьева Н.Б.* 2009. Экология растений: учеб. пособие для студ. высш. учеб, заведений. М. 400 с.

29. *Schweingruber F.H.* 2007. Wood Structure and Environment. Berlin. 279 p. https://www.springer.com/gp/book/9783540482994

30. *Боголицын К.Г., Сурсо М.В., Гусакова М.А., Зубов И.Н.* 2016. Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав и строение древесины можжевельника. – Лесной журн. 6(354): 33–41. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27371845

31. *Фахрутдинова В.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В.* 2017. Изменчивочть структуры годичных колец у лиственницы Гмелина на северной границе леса (полуостров Таймыр). – Сибирский лесной журнал. 2: 62–69. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29160420

32. *Фонти М.В., Фахрутдинова В.В., Калинина Е.В., Тычков И.И., Попкова М.И., Шишов В.В., Николаев А.Н.* 2018. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец хвойных пород в криолитозоне средней Сибири. – Лесоведение. 6: 403–416 http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1143

33. *Farahat E., Gartner H.* 2019. Anatomy and dendrochronological potential of *Moringa peregrina* from the hyper-arid desert in Egypt. – Dendrochronologia. 56: 125606. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.125606

34. *Islama M., Rahmana M., Brauning A.* 2019. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. – Dendrochronologia. 53: 63–72. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.11.007

35. *Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F.* 2007. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. – Global Change Biology. 13(6): 1122–1137. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x

36. *Cruz-Munoz A.R., Rodriguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L.* 2008. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. – X-Ray Spectrom. 37(2): 163–168. https://doi.org/10.1002/xrs.1057

37. *Alfaro Sanchez R., Camarero, J.J., Querejeta, J.I., Sagra J., Moya D., Rodriguez-Trejo D.* 2020. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. – Dendrochronologia. 59: 125663. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663

38. *Carlón Allende T., Macías, J.L., Mendoza M.E., Villanueva Díaz J.* 2020. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees in the Tacaná Volcano, Mexico-Guatemala. – Can. J. For. Res. 50(1): 65–72. https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214

39. *Барыкина Р.П., Кудряшев Л.В.* 1973. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. – Ботанический журн. 58(3): 421–428. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19730303&rid=pdf_0004515

40. *Боровикова М.Г.* 2013. Изменчивость ширины годичных слоев стволовой древесины и коры березы пушистой. – Вестник КрасГАУ. 2(77): 76–80. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18964558

41. *Corvalán Vera P., Naulin P.I., Contreras Valdovinos A.* 2019. Variación del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. – Interciencia. 44(11): 644–648. https://www.interciencia.net/wp-content/uploads/2019/12/05_644_Com_Corvalan_v44n11.pdf (На исп. яз., реферат на англ. и порт. яз.)

42. *Стасова В.В., Зубарева О.Н., Иванова Г.А.* 2015. Анатомические характеристики луба ствола Сосны обыкновенной после лесного пожара. – Сибирский лесной журн. 1: 74–86. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23136897

43. *Odhiambo B., Meincken M., Seifert T.* 2014. The protective role of bark against fire damage: a comparative study on selected introduced and indigenous tree species in the Western Cape, South Africa. – Trees. 28(2): 555–565. https://doi.org/10.1007/s00468-013-0971-0

44. *Pausas J.G.* 2015. Bark thickness and fire regime. – Functional Ecology. 29(3): 315–327. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372

45. *Pausas J.G.* 2017. Bark thickness and fire regime: another twist. – New Phytologist. 213(1): 13–15. https://doi.org/10.1111/nph.14277

46. *Shearman T.M., Wang G.G., Ma P.T., Guan S.* 2018. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to fire-tolerance. – Trees. 32(2): 519–524. https://doi.org/10.1007/s00468-017-1649-9

47. *Kidd K.R., Varner J.M.* 2019. Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California. – Trees. 33(1): 267–277. https://doi.org/10.1007/s00468-018-1775-z

48. *Kopanina A.V.* 2019. Structure and formation of bark tissues of *Betula ermanii* (*Betulaceae*) in ontogenesis. – В сб.: Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы международного симпозиума, посвященного 90-летию профессора Людмилы Ивановны Лотовой, 16–22 сентября 2019 г. Часть 1: материалы на английском языке. Москва. С. 130–134. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf

49. *Kopanina A.V.* 2019. The role of woody plants in formation of the vegetation of juvenile volcanic substrates: the Ksudach caldera (South Kamchatka) – In: Abstracts of the conference "Lost world" in biodiversity studies: focus on the Earth's "blank spaces", September 24–27, 2019, Vladivostok, Russia. P. 45. http://www.geobotanica.ru/symposium_2019/abstract_book_2019.pdf

50. *Kopanina A.V.* 2019. Vegetation of the Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano as an indicator of activity – IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 324: 012032. https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012032

51. *Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (Anacardiaceae) in the extreme environments of gas-hydrothermal volcanic activity. – Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 8(2): 3–17. https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212

52. *Копанина А.В.* 2019. Структурные особенности коры и древесины *Spiraea beauverdiana* (*Rosaceae*) в экстремальных условиях Арктики и поствулканической активности на Курильских островах. – Сибирский лесной журнал. 3: 52–63. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38587954

53. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island). – IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 324: 012033. https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033

54. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. Specific structural features of the bark in annual stems of *Betula ermanii* Cham. exposed to hydrothermal gases and fluids of Baransky volcano, Iturup island. – В сб.: Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы международного симпозиума, посвященного 90-летию профессора Людмилы Ивановны Лотовой, 16–22 сентября 2019 г. Часть 1: материалы на английском языке. Москва. С. 241–245. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf

55. *Evert R.F.* 2006. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. 3rd ed. New Jersey. 601 p.

56. *Schafer J.L., Breslow B.P., Hohmann M.G., Hoffmann W.A.* 2015. Relative bark thickness is correlated with tree species distributions along a fire frequency gradient. – Fire Ecology. 11(1): 74–87. https://doi.org/10.4996/fireecology.1101074

57. *Midgley J.J., Lawes M.J.* 2016. Relative bark thickness; towards standardised measurement and analysis. – Plant Ecol. 217(6): 677–681. https://doi.org/10.1007/s11258-016-0587-8

58. *Pellegrini A.F., Anderegg W.R., Paine C.E., Hoffmann W.A., Kartzinel T., Rabin S.S., Sheil D., Franco A.C., Pacala S.W.* 2017. Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change. – Ecol. Lett. 20(3): 307–316. https://doi.org/10.1111/ele.12725

59. *Midgley J.J.* 2019. Evidence from Cape *Proteaceae* that high relative bark thickness is correlated with high bark thickness growth rates. – South African Journal of Botany. 124: 36–38. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.04.021

60. *Боголюбов А.С.* 1996. Методика геоботанического описания леса. М. 264 с.

61. *Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В.* 2002. Методы изучения лесных сообществ. СПб. 240 с.

62. *Зайцев Г.Н.* 1973. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. 256 с.

63. *Минько А.А.* 2004. Статистический анализ в MSExcel. М. 448 с.

64. *Еремин В.М., Копанина А.В.* 2012. Атлас анатомии коры деревьев, кустарников и лиан Сахалина и Курильских островов. Брест. 896 с.

65. *Новицкая Л.Л.* 2008. Карельская береза: механизмы роста и развитие структурных аномалий. Петрозаводск. 144 с. http://www.krc.karelia.ru/publ.php?id=4414&plang=r

66. *Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И.* 2019. Структурные особенности коры молодых стеблей *Betula ermanii* Cham. в условиях Южно-Сахалинского грязевого вулкана (о-в Сахалин). – В сб.: Геодинамические процессы и природные катастрофы: тезисы докладов III всероссийской научной конференции с международным участием, Южно-Сахалинск, 27–31 мая 2019 г. Южно-Сахалинск. С. 181. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38176978&pff=1

67. *Тальских А.И., Копанина А.В., Власова И.И.* 2019. Структурные особенности однолетнего стебля *Betula ermanii* Cham. в условиях газогидротермальной активности влк. Баранского, о. Итуруп. – В сб.: IX Съезд общества физиологов растений России "Физиология растений – основа создания растений будущего". Сборник тезисов Всероссийской научной конференции с международным участием 19–21 сентября 2019. Казань. С. 423. https://doi.org/10.26907/978-5-00130-204-9-2019

68. *Lawes M.J., Adie H., Russell-Smith J., Murphy B., Midgley J.J.* 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. – Ecosphere. 2(4): 1–13. https://doi.org/10.1890/ES10-00204.1

69. *Hoffmann W.A., Geiger E.L., Gotsch S.G., Rossatto D.R., Silva L.C.R., Lau O.L., Haridasan M., Franco A.C.* 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. – Ecol. Lett. 15(7): 759–768. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x

70. *Sonsin J.O., Gasson P., Machado S.R., Caum C., Marcati C.R.* 2014. Atlas of Wood Diversity in the Cerrado of São Paulo. São Paulo. 423 p. (In English and Portuguese).

71. *Bruelheide H., Dengler J., Purschke O. et al.* 2018. Global trait – environment relationships of plant communities. – Nat. Ecol. Evol. 2(12): 1906–1917. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8

Structural Features of *Betula ermanii* (Betulaceae) in Coastal and Active Volcanic Landscapes of the Russian Far East

A. I. Talskikh[a], *, A. V. Kopanina[a], I. I. Vlasova[a]

[a] *Institute of Marine Geology and Geophysics Far East Branch Russian Academy of Sciences (IMGG FEB RAS), Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

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

Abstract—Erman's birch *Betula ermanii* Cham. is one of the major forest-forming species of the Far East. It is a monoecious, deciduous, anemophilic large tree or shrub. The species has a wide ecological amplitude, forms both pure and mixed forests in mountains and foothills, and low shrub thickets – yerniks, on the coast and highlands. We analyzed stem biomorphology and specifically the bark thickness of *B. ermanii*, growing at the coasts of the Sea of Okhotsk and in active magmatic and mud volcanic landscapes of the Kuril Islands, Sakhalin Island, and the Kamchatka Peninsula. These *B. ermanii* habitats are the areas of natural stress characterized by pronounced substrate acidification and salinization, and by the presence of nitrogen oxides, sulfur, hot water vapor and other substances in the surface air layer. Under stressing environments the following structural changes were observed in *B. ermanii*: decrease in stem diameter, late and local rhytidome formation, decrease in bark and wood thickness, and decrease in bark and wood thickness growth rate. In harsh conditions *B. ermanii* grows as shrub and is characterized by the decreased plant height, increased number of stems and curvated and eccentric stems. The obtained structural analysis data on *B. ermanii* stem charateristics under stress, demonstrate that bark thickness and rate of its annual growth can stand as plant functional traits.

Keywords: Betula ermanii, tunk diameter, bark thickness, bark structure, bark thickness growth rate, biomorph alteration, stress conditions, volcanic activity

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant No. 15-04-04774) and within the framework of the state research assignment of the Institute of Marine Geology and Geophysics, Far East Branch, Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. *Nedoluzhko A.K., Skvortsov A.K.* 1996. [Fam. Birch – Betulaceae]. – In: [Vascular plants of the Soviet Far East]. V. 8. St. Petersburg. P. 13–24. (In Russian)
2. *Shamshin V.A.* 1999. [*Betula ermanii* (stone birch) forests of Kamchatka: biology, ecology, structure of tree stands]. Moscow. 170 p. (In Russian)
3. *Shemberg M.A. 1986.* [*Betula ermanii* – stone birch (systematics, geography, variability)]. Novosibirsk. 174 p. (In Russian)
4. *Ashburner K., McAllister H.A.* 2013. The genus Betula: a taxonomic revision of birches. London, Royal Botanic Gardens, Kew. 431 p.
5. *Ashburner K., McAllister H.A.* 2016. The genus Betula: a taxonomic revision of birches. Reprinted with corrections. London, Kew Publishing.
6. *Skvortsov A.K.* 2002. A new system of the genus *Betula*. – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 107(5): 73–76. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2002_107_5.djvu (In Russian)
7. *Kabanov N.E.* 1972. [Botanical, geographic and silvicultural aspects of Erman's birch forests]. Moscow. 136 p. (In Russian)
8. *Barkalov V.Yu.* 2009. [Flora of the Kuril Islands. Vladivostok]. 468 p. (In Russian).
9. *Miyawaki A., Ohba T., Okuda S., Nakayama K., Fujiwara K.* 1968. Pflanzensoziologische Studien über die Vegetation der Umgebung von Echigo-Sanzan und Okutadami. – Nature. Japan, Conserv. Soc. 57–152. (In Japanese with German summary)
10. *Vorob'ev D.P.* 1963. [Vegetation of the Kuril Islands]. Moscow–Leningrad. 92 p. (In Russian)
11. *Popov N.A.* 1963. [Forests of the South Kuril Islands and the prospects for their use]. – In: [Conference proceedings]. Krasnoyarsk. P. 59–69. (In Russian)
12. *Neshataeva V.Yu.* 2009. [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow. 527 p. (In Russian)
13. *Isachenko T.I., Lukicheva A.N.* 1956. [Birch and aspen forests] – In: [Vegetative cover of the USSR]. V. 1. P. 319–345. (In Russian)
14. *Kabanov N.E.* 1940. [Forest vegetation of the Soviet Sakhalin]. Vladivostok. 211 p. (In Russian)
15. *Manko Yu.I., Sidelnikov A.N.* 1989. [Influence of volcanism on vegetation]. Vladivostok. 163 p. (In Russian)
16. *Manko Yu.I.* 1980. Volcanism and dynamics of vegetation. – Botanicheskiy Zhurnal. 65(4): 457–469. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19800404 (In Russian)
17. *Yakubov A.A., Grigoriants B.V., Aliyev A.D.* 1980. [Mud volcanism of the Soviet Union and its relationship to petroleum potential]. Baku. 167 p. (In Russian)
18. *Ershov V.V., Kopanina A.V.* 2017. [The chemical composition of water extracts from the soils of mud volcanic landscapes]. – In: [Geography: development of science and education. I. Collective monograph on the materials of the annual International scientific and practical conference LXX Herzen readings 20-23 April, 2017]. St. Petersburg. P. 142–147. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30521683&pff=1 (In Russian)
19. *Grishin S.Yu.* 2017. Effusing of lava flows in Kamchatka in the XX and beginning of the XXI century: the scale and depth of impact on the ecosystems. – Izvestiya Russkogo Geograficheskogo Obshchestva. 149(6): 43–59. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30575549 (In Russian)
20. *Grishin S.Yu.* 2019. The main trends in the dynamics of vegetation on the territory affected by the catastrophic eruption of Bezymyanny Volcano on March 30, 1956 (Kamchatka). – Izvestiya Russkogo Geograficheskogo Obshchestva. 151(5): 32–47. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=41234508 (In Russian)
21. *Grishin S.Yu., Krestov P.V., Verkholat V.P., Shlyakhov S.A., Yakovleva A.N., Yakubov V.V.* 2013. – Dynamics of vegetation of Tolbachinsky dol (Kamchatka) in the last decades. – Komarovskie Chteniya. 61: 119–158. https://www.biosoil.ru/KR/Publication/831 (In Russian)
22. *Grishin S.Yu., Burdukovskij M.L., Lazarev A.G., Komachkova I.V., Perepelkina P.A., Yakovleva A.N.* 2015. Devastation of vegetation as a result of the impact of pyroclastic surge (Shiveluch volcano, Kamchatka, 2010). – Vestnik of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences. 2(180): 101–108. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23485819 (In Russian)
23. *Grishin S.Yu., Perepelkina P.A., Burdukovskij M.L., Yakovleva A.N.* 2017. The beginning of restoration of forest vegetation after the February 27, 2005 pyroclastic surge from Sheveluch volcano (Kamchatka). – Vestnik Kamchatskoy Regional'noy Assotsiatsii "Uchebno-Nauchnyy Tsentr". Seriya: Nauki o Zemle. 36(4): 28–38. http://www.kscnet.ru/journal/kraesc/article/view/167 (In Russian)
24. *Grishin S.Yu., Perepelkina P.A., Burdkovskij M.L.* 2019. Beginning of vegetation succession on lava flows from the 2012–2013 eruption of Tolbachik volcano, Kamchatka. – Rus. J. Ecol. 50(3): 300–303. https://doi.org/10.1134/S1067413619030032

25. *Del Moral R., Grishin S.Yu.* 1999. Volcanic disturbance and ecosystem recovery – Ecosystems of Disturbed Ground. Amsterdam. 137–160. https://faculty.washington.edu/moral/publications/RDM_Grishin.pdf

26. *Marler T.E., Del Moral R.* 2018. Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. Increasing topographic influence on vegetation structure during primary succession. – Plant Ecology. 219(8): 1009–1020. https://doi.org/10.1007/s11258-018-0853-z

27. *Kopanina A.V., Lebedeva E.V., Vlasova I.I.* 2018. Features of vegetation restoration after the eruption of the 1907 Ksudach caldera in the south of the Kamchatka Peninsula – Izvestiya RAN. Seriya Geograficheskaya. 6: 57–69. https://izvestia.igras.ru/jour/article/view/786/580 (In Russian)

28. *Berezina N.A., Afanasyeva N.B.* 2009. [Plant ecology: manual for graduate students]. Moscow. 400 p. (In Russian)

29. *Schweingruber F.H.* 2007. Wood Structure and Environment. Berlin. 279 p. https://www.springer.com/gp/book/9783540482994

30. *Bogolitsyn K.G., Surso M.V., Gusakova M.A., Zubov I.N.* 2016. The Influence of Stresses on the Component Composition and Structure of Juniper Wood. – Lesnoy Zhurnal. 6: 33–41. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27371845 (In Russian)

31. *Fakhrutdinova V.V. Benkova V.E., Shashkin A.V.* 2017. Variability of the tree-rings structure of Gmelin's larch at northern tree line (Peninsula of Taymyr). – Sibberian Journal of Forest Science. 2: 62–69. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29160420 (In Russian)

32. *Fonti M.V., Fakhrutdinova V.V., Kalinina E.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Shishov V.V., Nikolaev A.N.* 2018. Long-term variability of anatomic features of annual rings of coniferous species in permafrost zone in central Siberia. – Russian J. Forest Science. 6: 403–416. http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1143 (In Russian)

33. *Farahat E., Gartner H.* 2019. Anatomy and dendrochronological potential of *Moringa peregrina* from the hyper-arid desert in Egypt. – Dendrochronologia. 56: 125606. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.125606

34. *Islama M., Rahmana M., Brauning A.* 2019. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. – Dendrochronologia. 53: 63–72. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.11.007

35. *Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf T.W., Strumia S., Cotrufo F.* 2007. Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. – Global Change Biology. 13(6): 1122–1137. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01350.x

36. *Cruz-Munoz A.R., Rodrıguez-Fernandez L., Calva-Vazquez G., Ruvalcaba-Sil J.L.* 2008. Effects due to Popocatepetl volcano eruptions on the elemental concentrations in tree growth rings. – X-Ray Spectrom. 37(2): 163–168. https://doi.org/10.1002/xrs.1057

37. *Alfaro Sanchez R., Camarero, J.J., Querejeta, J.I., Sagra, J., Moya D., Rodrıguez-Trejo D.* 2020. Volcanic activity signals in tree-rings at the treeline of the Popocatepetl, Mexico. – Dendrochronologia. 59: 125663. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125663

38. *Carlón Allende T., Macías, J.L., Mendoza M.E., Villanueva Díaz J.* 2020. Evidence of volcanic activity in the growth rings of trees in the Tacaná Volcano, Mexico-Guatemala. – Can. J. For. Res. 50(1): 65–72. https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0214

39. *Barykina R.P., Kudryashev L.V.* 1973. Anatomical study of hypoarctic shrubs *Betula exilis* Sukacz. and *Betula nana* L. – Botanichesky Zhurnal 58(3): 421 – 428. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19730303&rid=pdf_0004515 (In Russian)

40. *Borovikova M.G.* 2013. The year layer width variability of the fluffy birch stem wood and bark. – Vestnik KrasGAU. 2(77): 76–80. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18964558 (In Russian)

41. *Corvalán Vera P., Naulin P.I., Contreras Valdovinos A.* 2019. Variación del espesor de corteza en el perfil fustal de *Nothofagus obliqua* en la precordillera de Maule, Chile. – Interciencia. 44(11): 644–648. https://www.interciencia.net/wp-content/uploads/2019/12/05_644_Com_Corvalan_v44n11.pdf (In Spanish with English and Portuguese abstracts)

42. *Stasova V.V., Zubareva O.N., Ivanova G.A.* 2015. Anatomical features of the scots pine stem phloem after forest fire. – Siberian J. Forest Science. 1: 74–86. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23136897 (In Russian)

43. *Odhiambo B., Meincken M., Seifert T.* 2014. The protective role of bark against fire damage: a comparative study on selected introduced and indigenous tree species in the Western Cape, South Africa. – Trees. 28(2): 555–565. https://doi.org/10.1007/s00468-013-0971-0

44. *Pausas J.G. 2015.* Bark thickness and fire regime. – Functional Ecology. 29(3): 315–327. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372

45. *Pausas J.G.* 2017. Bark thickness and fire regime: another twist. – New Phytologist. 213(1): 13–15. https://doi.org/10.1111/nph.14277

46. *Shearman T.M., Wang G.G., Ma P.T., Guan S.* 2018. Patterns of bark growth for juvenile trees of six common hardwood species in the eastern United States and the implications to fire-tolerance. – Trees. 32(2): 519–524. https://doi.org/10.1007/s00468-017-1649-9

47. *Kidd K.R., Varner J.M.* 2019. Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California. – Trees. 33(1): 267–277. https://doi.org/10.1007/s00468-018-1775-z

48. *Kopanina A.V.* 2019. Structure and formation of bark tissues of *Betula ermanii* (Betulaceae) in ontogenesis. – In: Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. September 16–22, 2019. Part 1: contributions in English. Moscow. P. 130–134. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf

49. *Kopanina A.V.* 2019. The role of woody plants in formation of the vegetation of juvenile volcanic substrates: the Ksudach caldera (South Kamchatka) – In: Abstracts of the conference "Lost world" in biodiversity studies: focus on the Earth's "blank spaces", September 24–27, 2019, Vladivostok, Russia. P. 45. http://www.geobotanica.ru/symposium_2019/abstract_book_2019.pdf

50. *Kopanina A.V.* 2019. Vegetation of the Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano as an indicator of activity – IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 324: 012032. https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012032

51. *Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. Structural changes of bark of the woody liana *Toxicodendron orientale* Greene (Anacardiaceae) in the extreme environments of gas-hydrothermal volcanic activity. – Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 8(2): 3–17. https://doi.org/10.17581/bp.2019.08212

52. *Kopanina A.V.* 2019. Structural features of bark and wood of *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae) in the extreme conditions of arctic and volcanic activity on the Kuril Islands. – Siberian J. Forest Science. 3: 52–63. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38587954 (In Russian)

53. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. Structural features of the bark in young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of Yuzhno-Sakhalinsky mud volcano (Sakhalin Island) – IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 324: 012033. https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012033

54. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. Specific structural features of the bark in annual stems of *Betula ermanii* Cham. exposed to hydrothermal gases and fluids of Baransky volcano, Iturup island. – In: Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. September 16–22, 2019. Part 1: contributions in English. Moscow. P. 130–134. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf Part 1: contributions in English. Moscow. P. 241–25. https://msu-botany.ru/gallery/10-29003-m664-conf-lotova2019_part1.pdf

55. *Evert R.F.* 2006. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. 3rd ed. New Jersey. 601 p.

56. *Schafer J.L., Breslow B.P., Hohmann M.G., Hoffmann W.A.* 2015. Relative bark thickness is correlated with tree species distributions along a fire frequency gradient. – Fire Ecology. 11(1): 74–87. http://dx.doi.org/10.4996/fireecology.1101074

57. *Midgley J.J., Lawes M.J.* 2016. Relative bark thickness; towards standardised measurement and analysis. – Plant Ecol. 217(6): 677–681. https://doi.org/10.1007/s11258-016-0587-8

58. *Pellegrini A.F., Anderegg W.R., Paine C.E., Hoffmann W.A., Kartzinel T., Rabin S.S., Sheil D., Franco A.C., Pacala S.W.* 2017. Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change. – Ecol. Lett. 20(3): 307–316. http://dx.doi.org/10.1111/ele.12725

59. *Midgley J.J.* 2019. Evidence from Cape *Proteaceae* that high relative bark thickness is correlated with high bark thickness growth rates. – South African J. Botany. 124: 36–38. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.04.021

60. *Bogolyubov A.S.* 1996. [Method of geobotanical description of the forest]. Moscow.264 p. (In Russian)

61. *Andreyeva Ye.N., Bakkal I.Yu., Gorshkov V.V.* 2002. [Methods for studying forest communities]. St. Petersburg. 240 p. (In Russian)

62. *Zaitsev G.N.* 1973. [Methods of biometric calculations. Mathematical statistics in experimental botany]. Moscow. 256 p. (In Russian)

63. *Minko A.A.* 2004. [Statistical analysis in MS Excel]. Moscow. 448 p. (In Russian)

64. *Yeremin V.M., Kopanina A.V.* Atlas of the bark anatomy of trees, shrubs and lianas of Sakhalin and the Kuril Islands. 2012. Brest. 896 p. (In Russian)

65. *Novickaya L.L.* 2008. [Karelian Birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk. 144 p. http://www.krc.karelia.ru/publ.php?id=4414&plang=e (In Russian)

66. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. [Structural features of the bark of young stems of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of the Yuzhno-Sakhalin mud volcano (Sakhalin Island)]. – In.: Geodynamical Processes and Natural Hazards: abstracts of the III National scientific conference with foreign participation, Yuzhno-Sakhalinsk, May 27–31, 2019. Yuzhno-Sakhalinsk. P. 181. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38176978&pff=1 (In Russian)

67. *Talskikh A.I., Kopanina A.V., Vlasova I.I.* 2019. [Structural features of the annual stem of *Betula ermanii* Cham. in the conditions of gas-hydrothermal activity of Baransky Volcano, Iturup Island]. – In.: [IX Congress of the Society of Plant Physiologists of Russia "Plant Physiology - the Basis for Creating Future Plants". Abstracts of the Natural Scientific Conference with international participation September 19–21, 2019]. Kazan. P. 423. https://doi.org/10.26907/978-5-00130-204-9-2019 (In Russian)

68. *Lawes M.J., Adie H., Russell-Smith J., Murphy B., Midgley J.J.* 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. – Ecosphere. 2(4): 1–13. https://doi.org/10.1890/ES10-00204.1

69. *Hoffmann W.A., Geiger E.L., Gotsch S.G., Rossatto D.R., Silva L.C.R., Lau O.L., Haridasan M., Franco A.C.* 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. – Ecol. Lett. 15(7): 759–768. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x

70. *Sonsin J.O., Gasson P., Machado S.R., Caum C., Marcati C.R.* 2014. Atlas of Wood Diversity in the Cerrado of São Paulo. São Paulo. 423 p. (In English and Portuguese).

71. *Bruelheide H., Dengler J., Purschke O. et al.* 2018. Global trait – environment relationships of plant communities. – Nat. Ecol. Evol. 2(12): 1906–1917. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 145–157

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

МАССА ТОНКИХ КОРНЕЙ В ПОЧВАХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ НА ПОСТАГРОГЕННЫХ ЗЕМЛЯХ В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ (НА ПРИМЕРЕ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ)

© 2021 г. А. Ю. Карпечко[1, *], А. В. Туюнен[1], М. В. Медведева[1], Е. В. Мошкина[1], И. А. Дубровина[2], Н. В. Геникова[1], В. А. Сидорова[2], А. В. Мамай[1], О. В. Толстогузов[3], Л. М. Кулакова[3]

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

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

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

**e-mail: anna.karpechko@gmail.com*

Поступила в редакцию 07.05.2020 г.
После доработки 24.09.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

Определена и проанализирована масса тонких корней (диаметром до 2 мм) в лесных сообществах, которые сформировались на участках, использовавшихся в прошлом с сельскохозяйственными целями. Объекты изучения располагаются в среднетаежной подзоне, вблизи г. Петрозаводска (южный агроклиматический район Республики Карелия). Пробные площади были заложены в смешанном мелколиственном сообществе возрастом 20 лет и в 65- и 110-летних еловых лесах. Установлено, что наиболее высокая масса тонких корней характерна для лиственного древостоя, наиболее низкая – для 65-летнего елового древостоя с примесью лиственных пород. С увеличением возраста древостоя процентная доля тонких корней в общей подземной фитомассе снижается. Показано, что соотношение массы тонких корней березы и ели европейской не соответствует их доле в общем запасе стволовой древесины. Наибольший запас подстилки характерен для 110-летнего ельника, наименьший – для 20-летнего березняка. В еловых лесах при увеличении возраста древостоя от 65 до 110 лет доля тонких корней в общем запасе подстилки не изменяется.

Ключевые слова: постагрогенные леса, мелколиственные леса, еловые леса, подземная фитомасса, масса тонких корней, запас подстилки

DOI: 10.31857/S0033994621010088

Леса, возобновляющиеся на землях постагрогенного использования, являются эффективным поглотителем углерода [1–4]. В настоящее время Россия занимает лидирующие позиции по площади земель, выведенных из сельскохозяйственного оборота [5, 6]. Лесовосстановление в одних и тех же физико-географических условиях может проходить по разным сценариям [7–9]. Площадь зарастающих земель, тип почвы, таксационные показатели окружающих насаждений, а также вид сельскохозяйственного использования участков до момента его прекращения – все это отражается на показателях восстанавливающихся экосистем [10–12].

Основная функция тонких корней – снабжение дерева питательными веществами и водой [13–16]. Они играют важную роль в круговороте углерода в связи с более высокой скоростью разложения, по сравнению с надземными частями деревьев [17]. Согласно некоторым исследованиям [16, 18], доля тонких корней в ежегодной чистой первичной продукции бореальных лесов составляет 32%, при этом их участие в общей древесной биомассе составляет менее 5%. Тонкие корни прямо и опосредованно влияют на почвенные биогеохимические циклы [16]. По данным K. Vogt et al. [19], Clemmensen et al. [20] корни и микроорганизмы ризосферы являются источни-

ком 50–70% содержащегося в почве углерода. В некоторых экосистемах тонкие корни являются основным источником поступления органического вещества в почву [21].

Существуют разные градации деления корней на фракции по толщине. Чаще всего к тонким относят корни с диаметром в диапазоне от 0.6 до 5 мм. А.Я. Орлов [22] выделял фракцию корней диаметром до 0.6 мм. М.И. Калинин [14], L. Finer et al. [23], A. Lehtonen et al. [24] к тонким корням относят корни с диаметром до 2-х мм. В других работах [25, 26] корни делились на две группы: с диаметром менее 2 мм и от 2 до 5 мм. Иногда выделяют фракцию тонких корней с диаметром менее 1 мм [27, 28].

Накопление элементов минерального питания в корнях зависит от их размеров. Тонкие корни (диаметром до 2 мм) содержат большее количество зольных элементов и азота, чем более крупные корни. Согласно оценкам Н.И. Казимирова и Р.М. Морозовой [29], в мелких корнях количество зольных элементов и азота на единицу веса в 1.4 раза больше, чем в корнях диаметром до 1 см и в 2 раза больше, чем в корнях диаметром более 1 см. Кроме того, количество азота в корнях возрастает с повышением плодородия почвы [29]. Эти факты подчеркивают важность оценки массы тонких корней и изучение ее динамики.

Свойства почв после прекращения сельскохозяйственного использования постепенно изменяются по кислотно-щелочным показателям, пулу микро- и макроэлементов, ферментативной активности, характеристикам биотического компонента. Изменяется количество и качество опада, который интенсивнее вовлекается в природный круговорот [30–32]. Трудно минерализуемые остатки хвойных растений медленно разлагаются в почве, что является причиной формирования мощных грубогумусных лесных подстилок [33], в то время как опад лиственных растений положительно влияет на биологическую активность почв, процессы его микробиологической трансформации происходят быстрее [34]. Взаимосвязь и взаимообусловленность свойств почв и развития корней определяют необходимость их комплексного изучения.

Связующим звеном различных компонентов биогеоценоза являются лесные подстилки. На фоне антропогенного воздействия происходит изменение состава органического вещества почв, ризосферных процессов, микробиологических и экофизиологических показателей (рис. 1).

Анализ динамики накопления фитомассы на бывших сельхозземлях представляется актуальным, особенно это касается ее подземной части, как наименее изученной в связи с трудоемкостью работ и сложностью определения содержания корней в почве.

Целью настоящего исследования является оценка изменения массы и распределения в почве тонких корней древесных растений в период от 20 до 110 лет после прекращения сельскохозяйственного использования земель в условиях средней тайги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучаемая территория располагается в среднетаежной подзоне Республики Карелия. Климат – континентальный с чертами морского [36]. Среднегодовая температура воздуха по многолетним наблюдениям составляет 2.0...2.5 °С, средняя температура января –9...–10 °С, июля +16...+17 °С. Для региона характерен режим избыточного увлажнения, сумма осадков составляет 550–750 мм в год [37]. По теплообеспеченности почв район относится к теплому, количество дней с температурой выше +10 °С составляет 115–125 [38].

На территории преобладают еловые (*Picea abies* (L.) Karst.) леса, которые могут сменяться мелколиственными после антропогенных нарушений. Почвенный покров характеризуется комплексностью. Широко распространены подзолистые почвы различной степени агрогенной трансформации. На фоне антропогенного воздействия (пашня, вырубки, урбанизация и пр.) происходит существенное изменение свойств почв. В целом для почв характерна природная ограниченность использования для нужд сельскохозяйственного производства, так как благоприятный период для вегетации растений относительно короткий [39].

Работа велась на участках, вовлеченных в прошлом в сельскохозяйственное использование. Они расположены в окрестностях г. Петрозаводска (61°44′53″ С 34°20′35″ В). Было заложено 3 пробные площади (ПП).

ПП 1 представлена 20-летним смешанным мелколиственным (*Salix caprea* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Alnus incana* (L.) Moench) разнотравным сообществом. Почва агродерново-подзолистая типичная [40] легкосуглинистая на суглинистой морене. В почве наблюдаются признаки первоначального восстановления текстурной дифференциации. Общее проективное покрытие напочвенного покрова составляет 40%. Доминантом является вейник лесной *Calamagrostis arundinaciae* (L.) Roth., покрытие других видов незначительно. Моховой покров развит слабо, представлены *Brachythecium salebrosum* (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al. – 10%, *Climacium dendroides* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr – 1%.

ПП 2 заложена в 65-летнем ельнике черничном. Почва дерново-подзолистая постагрогенная [40] легкосуглинистая на суглинистой морене. По морфологическому строению изучаемая почва

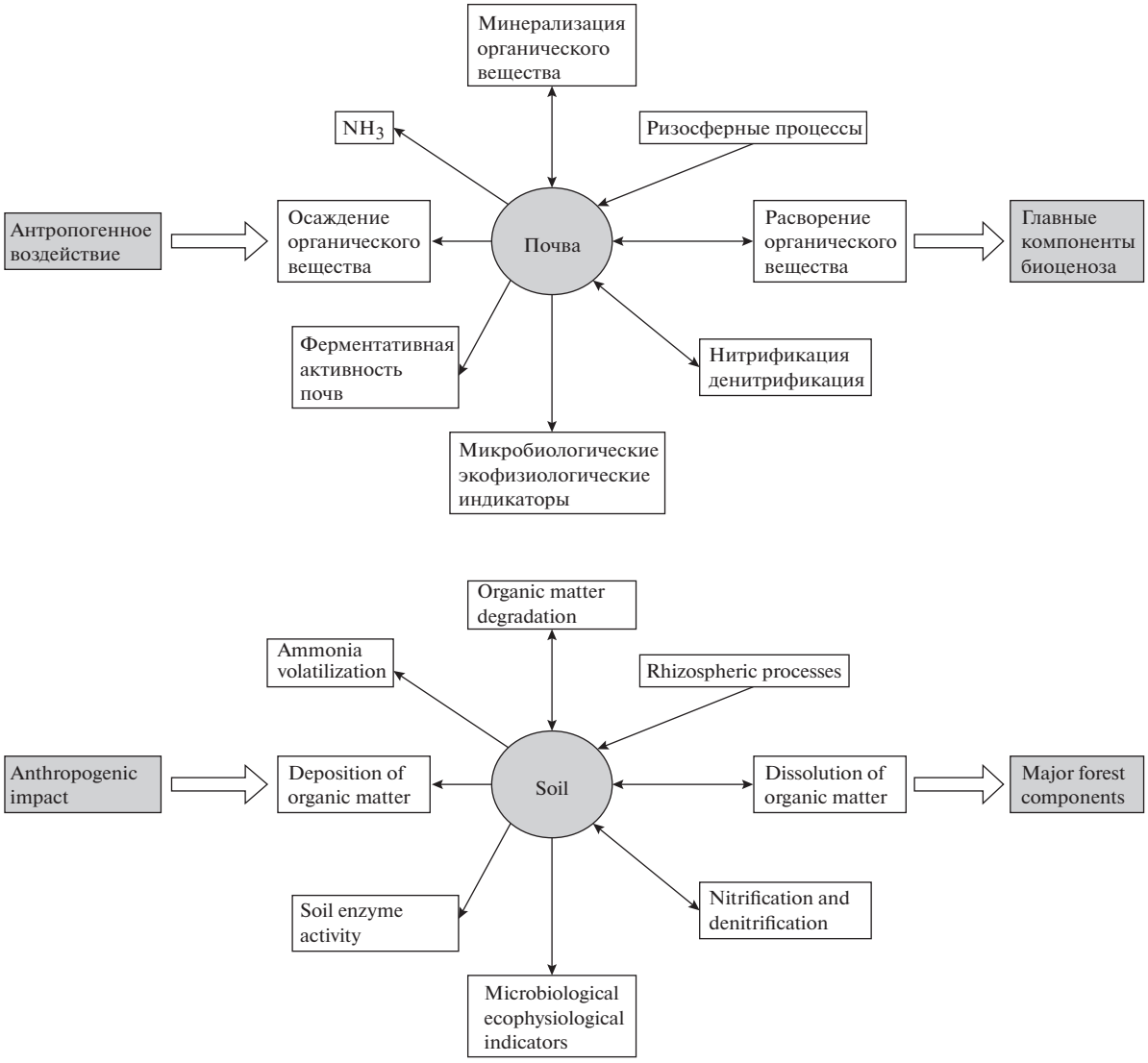


Рис. 1. Направленность изменения свойств лесных почв в условиях антропогенного воздействия (по материалам: Nein, 2019 [35]).
Fig. 1. Changes in the forest soil properties under anthropogenic impact (adapted from Nein, 2019 [35]).

близка к естественным зональным, однако в ней еще наблюдаются признаки агрогенной трансформации. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 20%, преобладают кислица *Oxalis acetosella* L., черника *Vaccinium myrtillis* L. и щитовник картузианский *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 5%, представлены *Pleurozium shreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Dicranum scuparium* Hedw., *Rhodobrium roseum* (Hedw.) Limpr.).

ПП 3 заложена в 110-летнем ельнике черничном. Почва подзолистая типичная [40] легкосуглинистая на суглинистой морене. Для нее характерна типичная текстурная дифференциация профиля, отсутствие гумусово-аккумулятивного горизонта. Напочвенный покров отличается высоким проективным покрытием *Vaccinium myrtillis* (40%), покрытие *Oxalis acetosella* составляет 15%, *Vaccinium vitis-idaea* L. – 10%. В моховом ярусе преобладают *Pleurozium shreberi* (20%) и *Sphagnum girgensohnii* Russow (15%).

Закладка пробных площадей и описание древостоев (табл. 1) проводилось в соответствии с общепринятыми методиками [41]. Были выполнены геоботанические описания с оценкой общего проективного покрытия и покрытия доминантных видов напочвенного покрова. На основании полученных таксационных показателей и плотности древесины [42] рассчитывалась общая фитомасса древостоя, в составе которой, исходя

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев
Table 1. Forest stand characteristics

ПП Sample plot	Древесная порода Tree species	Запас, $м^3$ $га^{-1}$ Standing stock, m^3 ha^{-1}	Состав Stand composition	Общая фитомасса, т $га^{-1}$ Total phytomass, t ha^{-1}	Число стволов, экз. $га^{-1}$ Number of stems, ind. ha^{-1}	Средние Average		Сумма площадей сечений, $м^2$ $га^{-1}$ Basal area, m^2 ha^{-1}
						диаметр, см diameter, cm	высота, м height, m	
1	Ива *Salix caprea*	77	38B52S10Al	105	11167	4.4	6.4	16.6
	Береза *Betula pubescens*	56.1			8750	3.9	8.1	10.2
	Ольха *Alnus incana*	15.6			667	7.7	8.9	3.05
2	Ель *Picea abies*	193	67Pic16Al 12Pop5B	200	1444	14.6	13.9	24.1
	Ольха *Alnus incana*	37.7			222	17.6	14.8	5.42
	Осина *Populus tremula*	29.2			44	31.4	18.3	3.44
	Береза *Betula pubescens*	15.6			44	23.7	17.2	1.96
	Рябина *Sorbus aucuparia*	9.3			267	8.6	10.4	1.6
	Ива *Salix caprea*	4.1			44	13.8	13.5	0.62
3	Ель *Picea abies*	459	95Pic4B1Pop	319	575	28.5	27.3	36.8
	Береза *Betula pubescens*	17.5			71	17.3	23.3	1.69
	Осина *Populus tremula*	3.27			4	31.9	25.0	0.29

Примечание. Pic – *Picea abies*, B – *Betula pubescens*, Pop – *Populus tremula*, Al – *Alnus incana*, S – *Salix caprea*.
Note. Pic – *Picea abies*, B – *Betula pubescens*, Pop – *Populus tremula*, A – *Alnus incana*, S – *Salix caprea*.

Таблица 2. Масса тонких корней древесных пород в верхнем слое почвы
Table 2. Tree species fine roots mass in the upper soil layer

Общая подземная фитомасса, т га$^{-1}$ Total underground phytomass, t ha^{-1}	Масса корней древесных пород по фракциям диаметра Root mass of tree species by diameter			
	т га$^{-1}$ t ha^{-1}		% от общей подземной фитомассы % of total underground phytomass	
	0–1 мм 0–1 mm	0–2 мм 0–2 mm	0–1 мм 0–1 mm	0–2 мм 0–2 mm
ПП1 Березняк разнотравный 20 лет SP1 *Betuletum herbosum* 20 years				
12.60	1.95 ± 0.23	3.21 ± 0.37	15.5	25.5
ПП2 Ельник черничный 65 лет SP2 *Piceetum myrtillosum* 65 years				
31.28	0.89 ± 0.08	1.78 ± 0.17	2.8	5.7
ПП3 Ельник черничный 110 лет SP3 *Piceetum myrtillosum* 110 years				
59.40	1.09 ± 0.09	2.58 ± 0.21	1.8	4.3

из известных соотношений [29, 43], выделялась фракция подземной фитомассы.

Массу тонких корней определяли методом монолитов [22]. На каждой ПП отбиралось по 10–15 монолитов, размер которых составлял 10 × 10 × 20 см. Из образцов извлекались корни, которые сортировались по размерам: до 1 и до 2 мм по диаметру. Далее корни высушивались до абсолютно сухого состояния при температуре 105 °C и взвешивались. Запас подстилок определяли термостатно-весовым методом, с пересчетом абсолютно сухого веса в т га$^{-1}$ [44].

Достоверность различий величин исследованных параметров оценивалась с использованием критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для начальной стадии восстановления лесного покрова после прекращения использования участков в сельскохозяйственных целях в условиях среднетаежной подзоны характерно формирование лиственных древостоев с участием в составе березы пушистой, ивы козьей, ольхи серой (ПП 1). Этому способствуют благоприятные эдафические условия (повышенное содержание органического вещества), ежегодный высокий урожай семян в лиственных насаждениях, произрастающих на прилегающих территориях, а также высокая энергия роста надземных и подземных органов лиственных пород по сравнению с хвойными.

Масса тонких корней (диаметр менее 2 мм) древесных пород является более высокой в мелколиственном сообществе (ПП 1) по сравнению с другими изучаемыми сообществами (ПП 2, 3) (табл. 2). Это свидетельствует о характерной для постагрогенной экосистемы активной аккумуляции фитомассы. Полученный результат согласуется с данными других исследователей [45], согласно которым масса тонких корней диаметром до 2 мм достигает более высокого значения на участке, выведенном из сельскохозяйственного оборота 20 лет назад, по сравнению с контрольным лесным участком.

В березняке с ивой разнотравном (ПП 1) общая масса корней составляет 12.6 т га$^{-1}$, из которой на долю тонких корней диаметром до 2 мм приходится 25.5% (табл. 2). Полученная величина значительно отличается от соответствующих величин в других изученных сообществах. Это объясняется тем, что мелколиственный древостой, отличающийся высокой густотой (более 20 тыс. экз. га$^{-1}$), находится на этапе активного роста и нуждается в большом количестве минеральных веществ. Согласно имеющимся обзорным работам, в биоме бореальных лесов доля тонких корней в общей корневой массе составляет в среднем 16% [18].

Общая подземная фитомасса 65-летнего елового древостоя на ПП 2 составляет 31.28 т га$^{-1}$ (табл. 2). На долю корней диаметром до 2 мм приходится около 6% от этой величины. В 110-летнем еловом древостое (ПП 3) общая подземная фитомасса равна 59.4 т га$^{-1}$, тонкие корни диаметром до 2 мм составляют 4.3% (табл. 2). Полученные результаты согласуются с данными T. Sun et al. [16], согласно которым с возрастом доля тонких корней деревьев имела тенденцию к уменьшению в ряду 36-, 57- и 82-летних древостоев. В соответствии с более высокой общей подземной фитомассой в 110-летнем сообществе, масса корней древесных пород менее 2 мм в диаметре на ~30% больше, чем в 65-летнем ельнике.

Таблица 3. Масса тонких корней в верхнем слое почвы по породам
Table 3. Fine root mass in the upper soil layer by tree species

Корни лиственных пород, т га$^{-1}$ Roots of deciduous species, t ha^{-1}		Корни ели европейской, т га$^{-1}$ Roots of *Picea abies*, t ha^{-1}	
0–1 мм 0–1 mm	0–2 мм 0–2 mm	0–1 мм 0–1 mm	0–2 мм 0–2 mm
ПП1 Березняк разнотравный 20 лет SP1 *Betuletum herbosum* 20 years			
1.95 ± 0.23	3.21 ± 0.37	–	–
ПП2 Ельник черничный 65 лет SP2 *Piceetum myrtillosum* 65 years			
0.56 ± 0.07	1.10 ± 0.14	0.33 ± 0.06	0.68 ± 0.10
ПП3 Ельник черничный 110 лет SP3 *Piceetum myrtillosum* 110 years			
0.09 ± 0.01	0.19 ± 0.04	1.00 ± 0.09	2.39 ± 0.21

Таблица 4. Масса тонких корней в верхних почвенных горизонтах
Table 4. Fine root mass in the upper soil layer

Масса корней в лесной подстилке, т га$^{-1}$ Root mass in forest litter, t ha^{-1}		Масса корней в минеральном слое, т га$^{-1}$ Root mass in mineral layer, t ha^{-1}	
0–1 мм 0–1 mm	0–2 мм 0–2 mm	0–1 мм 0–1 mm	0–2 мм 0–2 mm
ПП2 Ельник черничный 65 лет SP2 *Piceetum myrtillosum* 65 years			
0.41 ± 0.05	0.71 ± 0.08	0.48 ± 0.07	1.07 ± 0.13
ПП3 Ельник черничный 110 лет SP3 *Piceetum myrtillosum* 110 years			
0.71 ± 0.09	1.34 ± 0.16	0.38 ± 0.04	1.24 ± 0.14

При сравнении массы корней отдельных древесных пород (табл. 3) установлено, что в 65-летнем сообществе, несмотря на примерно 2-кратное преобладание по запасу ели европейской над лиственными породами, масса корней лиственных пород диаметром до 1 и до 2 мм на 40% больше ($p < 0.05$). Согласно некоторым данным [46] при одновременном или почти одновременном возобновлении ели и лиственных пород, корни ели при контакте с корнями лиственных пород нередко частично отмирают или сильно деформируются. Б.С. Мартинович [47] указывает, что корни березы обладают большей энергией роста по сравнению с корнями хвойных пород. Полученные результаты демонстрируют более высокую активность роста корней березы пушистой по сравнению с корнями ели европейской при освоении свободного пространства. Это было также отмечено и в других работах, посвященных изучению корневых систем [48]. В тоже время, согласно Г.А. Чибисову [46] при разложении корней березы в процессе ее естественного изреживания, условия для роста корневых систем ели улучшаются.

В 110-летнем ельнике доля лиственных пород в составе древостоя составляет лишь 5%. К этому возрасту в значительной степени происходит их отпад. Доля корней лиственных пород в общей массе подземных органов (менее 10%), примерно соответствует их доле общей фитомассе древостоя.

Анализ распределения массы корней древесных растений по почвенным горизонтам (табл. 4) показал, что в 65-летнем сообществе в минеральном слое почвы масса корней диаметром до 1 и до 2 мм больше, чем в горизонте лесной подстилки. Для фракции до 2 мм отмеченные различия достоверны при $p < 0.05$. В 110-летнем древостое картина обратная, лесная подстилка содержит больше корней по сравнению с минеральным слоем почвы. Для фракции до 1 мм различия достоверны при $p < 0.05$. Полученный результат можно объяснить наличием на ПП 3 более мощной подстилки, слой которой имеет толщину в среднем 5 см, тогда как на ПП 2 он составляет 3 см. Кроме того, известно, что после окончания использования участка в сельскохозяйственном обороте, характерные для географических условий почвообразовательные процессы начинают

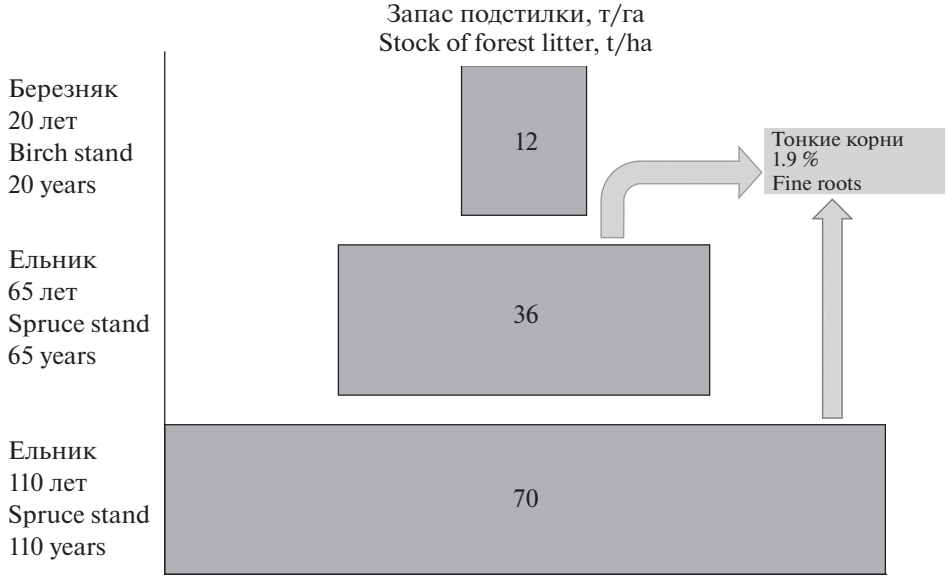


Рис. 2. Содержание тонких корней в лесной подстилке.
Fig. 2. Content of fine roots in forest litter.

играть ведущую роль в формировании почвы [49]. Для изучаемой территории характерен зональный подзолообразовательный процесс. Почвенный профиль 110-летнего древостоя характеризуется наличием обедненного элементами питания подзолистого горизонта и соответственно концентрация тонких корней происходит в лесной подстилке более богатой органическими веществами. В 20-летнем лиственном древостое анализ распределения корней по генетическим почвенным горизонтам выполнить не представлялось возможным вследствие недифференцированности почвенного профиля.

Запас подстилки в 20-летнем лиственном древостое по сравнению с хвойными относительно низкий (рис. 2). Это обусловлено более быстрым разложением опада в связи с высокой микробиологической активностью почв и более интенсивным круговоротом элементов питания [50]. Для хвойных древостоев характерно замедление темпа трансформации органического вещества и усиление процессов его консервации, эфемерные трофические связи, характерные для молодых сообществ, становятся устойчивыми [51]. В результате происходит формирование более мощных лесных подстилок, дифференциация почв на отдельные генетические горизонты становится заметнее. Депонирование N,C,P,K и других элементов питания растений в лесной подстилке приводит к перераспределению массы тонких корней с концентрацией их в органогенном горизонте. Независимо от возраста еловых древостоев масса тонких корней составляет около 2% от запаса подстилок. Можно предположить, что в почвах мелкие корни занимают определенный объем межпорового пространства, заполняют благоприятные для их развития локусы, создавая континуум живой части подземного пространства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях среднетаежной подзоны, земли, исключенные из сельскохозяйственного использования, относительно быстро зарастают древесной растительностью, чему способствует повышенное содержание органического вещества в почвенном профиле, характерное для постагрогенной сукцессии.

На территории южного агроклиматического района Республики Карелия в 20-летнем березняке разнотравном доля тонких корней в общей подземной фитомассе значительно (в 4.5–6 раз) выше, чем в мелколиственно-еловом и еловом сообществах. С увеличением времени, прошедшего с момента прекращения сельскохозяйственного использования территории, общая фитомасса древостоя и ее подземная часть, закономерно возрастают. При этом доля тонких корней в подземной фитомассе снижается. Это объясняется уменьшением величины прироста фитомассы и, соответственно, количества корней, необходимого для его обеспечения.

Доля древесной породы в общей фитомассе древостоя или запасе стволовой древесины не всегда соответствует доле тонких корней в подземной части древостоя. В 65-летнем сообществе при значительном участии в составе древостоя ели европейской (67% по запасу), масса ее корней диаметром до 2 мм на 40% меньше по сравнению

с массой корней лиственных пород. Этот факт демонстрирует более активный рост корней лиственных.

Для лиственного древостоя характерен наиболее низкий запас подстилки. При восстановлении елового древостоя этот показатель возрастает и приходит в соответствие с величинами, характерными для зональных почв. Доля тонких корней в запасе подстилок исследуемых еловых лесов возрастом 65 и 110 лет одинакова.

Проведенное исследование позволило выявить специфику изменения массы и распределения в почве тонких корней древесных растений в лесных фитоценозах, находящихся в условиях постагрогенной трансформации среды. Представляется целесообразным активизировать изучение тонких корней, как компонента, активно участвующего в цикле углерода, в почвах лесных сообществ, формирующихся на бывших сельхозземлях. Это необходимо для более точной оценки потоков углерода и лучшего понимания роли постагрогенных экосистем в глобальных климатических процессах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-29-05153) и из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИЛ КарНЦ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Fan S., Gloor M., Mahlman J., Pacala S., Sarmiento J., Takahashi T., Tans P.* 1998. A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. – Science. 282: 442–6. https://doi.org/10.1126/science.282.5388.442
2. *Silver W.L., Osterlag R., Lugo A.E.* 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. – Restor. Ecol. 8(4): 394–407. https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80054.x
3. *Pacala S.W., Hurtt G.C., Baker D., Peylin P., Houghton R.A., Birdsey R.A., Heath L., Sundquist E.T., Stallard R.F., Ciais P., Moorcroft P., Caspersen J.P., Shevliakova E., Moore B. nine others.* 2001. Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. – Science. 292: 2316 –20. https://doi.org/10.1126/science.1057320
4. *Hooker T.D., Compton J.E.* 2003. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment. – Ecol. Applicat. 13(2): 299–313. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0299:FECANA]2.0.CO;2
5. *Люри Д.И., Горячкин С.В., Караева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г.* 2010 Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М. 416 с.
6. *Рыжова И.М., Ерохова А.А., Подвезенная М.А.* 2015. Изменение запасов углерода в постагрогенных экосистемах в результате естественного восстановления лесов в Костромской области. – Лесоведение. 4: 307–317. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906221&
7. *Уткин А.И., Гульбе Т.А, Гульбе Я.И., Ермолова Л.С.* 2002. О наступлении лесной растительности на сельскохозяйственные земли в Верхнем Поволжье. – Лесоведение. 5: 44–52.
8. *Залесов С.В., Магасумова А.Г., Юровских Е.В.* 2009. Зарастание бывших сельскохозяйственных угодий в Слободо-Туринском районе Свердловской области. – Леса России и хозяйство в них. 3(34): 14–23. http://usfeu.ru/media/filer_public/08/aa/08aacbee-61f0-4fd0-97b1-c4787d5c9b61/lesa_rossii_i_khoziaistvo_v_nikh__4_342009.pdf
9. *Мошкина Е.В., Медведева М.В., Туюнен А.В., Карпечко А.Ю., Геникова Н.В., Дубровина И.А., Мамай А.В., Сидорова В.А., Толстогузов О.В., Кулакова Л.М.* 2019. Особенности естественного восстановления лесных экосистем на бывших сельскохозяйственных землях (на примере южного агроклиматического района Карелии). – Биосфера. 11(3): 134–145. https://doi.org/10.24855/biosfera.v11i3.506
10. *Houghton R.A., Hackler J.L., Lawrence K.T.* 1999. The U.S. carbon budget: contributions from land-use change. – Science. 285: 574–578. https://doi.org/10.1126/science.285.5427.574
11. *Caspersen J.P., Pacala S.W., Jenkins J.C., Hurtt G.C., Moorcroft P.R., Birdsey R.A.* 2000. Contributions of land-use history to carbon accumulation in U.S. forests. – Science. 290: 1148–1151. https://doi.org/10.1126/science.290.5494.1148
12. *Goodale C.L., Aber J.D., McDowell W.H.* 2000. The long-term effects of disturbance on organic and inorganic nitrogen export in the White Mountains, New Hampshire. – Ecosystems. 3: 433–450. https://doi.org/10.1007/s100210000039
13. *Рахтеенко И.Н.* 1952. Корневые системы древесных и кустарниковых пород. М., Л. 107 с.
14. *Калинин М.И.* 1983. Формирование корневой системы деревьев. М. 152 с.
15. *Ehrenfeld J.G., Parsons W.F.J., Han X., Parmelee R.W., Zhu W.* 1997. Live and dead roots in forest soil horizons: contrasting effects on nitrogen dynamics – Ecology. 78(2): 348–362.

https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0348:LADRIF]2.0.CO;2

16. *Sun T., Dong L.L., Mao Z.J., Li Y.Y.* 2015. Fine root dynamics of trees and understory vegetation in a chronosequence of *Betula platyphylla* stands. – Forest Ecology and Management. 346: 1–9. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.035
17. *Ruess R., Hendrick R., Burton A., Pregitzer K., Sveinbjornsson B., Allen M., Maurer G.* 2003. Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska. – Ecol. Monogr. 73(4): 643–662. https://doi.org/10.1890/02-4032
18. *Yuan Z.Y., Chen Y.H.* 2010. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: Literature review and meta-analyses. – CRC Crit. Rev. Plant Sci. 29(4): 204–221. https://doi.org/10.1080/07352689.2010.483579
19. *Vogt K.A., Vogt D.J., Palmiotto P.A., Boon P., O'Hara J., Asbjornsen H.* 1995. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. – Plant Soil. 187(2): 159–219. https://doi.org/10.1007/BF00017088
20. *Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D.* 2013. Roots and associated fungi drive long term carbon sequestration in boreal forest. – Science. 339: 1615–1618. https://doi.org/10.1126/science.1231923
21. *Jackson R.B., Mooney H.A., Schulze E.D.* 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. – PNAS. 94(14): 7362–7366. https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362
22. *Орлов А.Я.* 1967. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы. – Лесоведение. 1: 64–70.
23. *Finér L., Ohashi M., Noguchi K., Hirano Y.* 2011. Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. – Forest Ecol. Manag. 262(11): 2008–2023. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.042
24. *Lehtonen A., Palviainen M., Ojanen P., Kalliokoski T., Nöjd P., Kukkola M., Penttilä T., Mäkipää R., Leppälammi-Kujansuu J., Helmisaari H.-S.* 2016. Modelling fine root biomass of boreal tree stands using site and stand variables. – Forest Ecol. Manag. 359: 361–369. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.023
25. *Vanninen P., Mäkelä A.* 1999. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. – Tree Physiology. 19(12): 823–830. https://doi.org/10.1093/treephys/19.12.823
26. *Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M.* 2007. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. – Tree Physiology. 27(10): 1493–1504. https://doi.org/10.1093/treephys/27.10.1493
27. *Усольцев В.А.* 1988. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск. 253
28. *Усольцев В.А., Залесов С.В.* 2005. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург. 147 с.
29. *Казимиров Н.И., Морозова Р.М.* 1973. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л. 175 с.
30. *Владыченский А.С., Телеснина В.М., Чалая Т.А.* 2012. Влияние растительного опада на химические свойства и биологическую активность постагрогенных почв южной тайги. – Вестник Московского университета. Сер. 17. Почвоведение. 1: 3–10. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17637057
31. *Телеснина В.М.* 2015. Постагрогенная динамика растительности и свойств почвы в ходе демутационной сукцессии в южной тайге. – Лесоведение. 4: 293-306. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906220
32. *Телеснина В.М., Ваганов И.Е., Карлсен А.А., Иванова А.Е., Жуков М.А., Лебедев С.М.* 2016. Особенности морфологии и химических свойств постагрогенных почв южной тайги на легких отложениях (Костромская область) – Почвоведение. 1: 115–129. https://doi.org/10.7868/S0032180X16010111
33. *Прокушкин С.Г.* 1992. Динамика минерализации соснового опада. – Лесоведение. 4: 28–34.
34. *Кузнецов М.А.* 2010. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике. – Лесоведение. 6: 54–60. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15510017
35. *Neina D.* 2019. The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. – Appl. Environ. Soil Sci.9: 1–9. https://doi.org/10.1155/2019/5794869
36. *Научно-прикладной* справочник по климату СССР. 1988. 3 (1-6). Л. 693 с.
37. *Романов А.А.* 1961. О климате Карелии. Петрозаводск. 139 с.
38. *Атлас* Карельской АССР. Москва. 1989. 40 с.
39. *Федорец Н.Г., Морозова Р.М., Солодовников А.Н.* 2003. Лесные почвы Карелии и оценка их продуктивности. – Труды Карельского научного центра РАН. 5: 108–120.

http://resources.krc.karelia.ru/transactions/doc/trudy2003/trudy_2003_5_108-120.pdf

40. *Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.* 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с.
41. *ОСТ 56-69-83.* Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки.
42. *Полубояринов О.И.* 1976. Плотность древесины. М. 160 с.
43. *Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К.* 1979. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л. 216 с.
44. *Методические* рекомендации по определению запасов лесной подстилки и ее зольности при лесоводственных исследованиях. М. 1979. 38 с.
45. *Кондратова А.В., Абрамова Е.Р.* 2018. Особенности формирования тонких корней на различных стадиях восстановления постагрогенных экосистем в зоне южной тайги. – Успехи современного естествознания. 9: 18–22. https://www.natural-sciences.ru/pdf/2018/9/36860.pdf
46. *Чибисов Г.А.* 1971. Рост корневых систем в березово-еловых насаждениях и влияние на них рубок ухода. – Сб. работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск. С. 121–130.
47. *Мартинович Б.С., Кабашникова Г.И., Крот Л.А.* 1982. Особенности роста и жизнедеятельности ели и березы в смешанных елово-березовых насаждениях. – В сб.: Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах. Минск. С. 49–78.
48. *Schmid I.* 2002. The influence of soil type and interspecific competition on the fine root system of Norway spruce and European beech. – Basic Appl. Ecol. 3(4): 339–346. https://doi.org/10.1078/1439-1791-00116
49. *Почвообразовательные* процессы. 2006. М. 510 с.
50. *Германова Н.И., Медведева М.В., Мамай А.В.* 2012. Динамика разложения листового опада в среднетаежных насаждениях Карелии. – Известия вузов. Лесной журнал. 1: 24–32.
51. *Зябченко С.С., Дьяконов В.В., Федорец Н.Г., Синькевич Т.А.* 1994. Лесные экосистемы заповедника "Кивач". – В сб.: Структурно-функциональная организация лесных почв среднетаежной подзоны Карелии. Петрозаводск. С. 5–37.

Fine Root Mass in Post-Agricultural Forest Soils of the Middle Taiga Subzone: The Case of the Republic of Karelia

A. Yu. Karpechko[a], *, A. V. Tuyunen[a], M. V. Medvedeva[a], E. V. Moshkina[a], I. A. Dubrovina[b], N. V. Genikova[a], V. A. Sidorova[b], A. V. Mamai[a], O. V. Tolstoguzov[c], L. M. Kulakova[c]

[a] *Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

[b] *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

[c] *Institute of Economics of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

**e-mail: anna.karpechko@gmail.com*

Abstract—The mass of fine roots (<2 mm in diameter) was determined and analyzed for post-agricultural sites of the middle taiga subzone. They are located near the city of Petrozavodsk. This area belongs to the southern agroclimatic district of Karelia. Sample plots were established in a 20-year-old deciduous stand and 65- and 110-year-old spruce stands. The highest fine root biomass was observed in the deciduous stand, and the lowest – in the 65-year-old spruce stand with admixture of deciduous species. The share of fine roots in the total underground plant biomass declines in maturing stands. Roots of deciduous trees may outnumber spruce roots even on spruce dominated sites, i.e. the fine root mass ratio of tree species does not match the species' shares in the standing stock. The forest floor stock was the highest in the 110-year-old spruce stand and the lowest in the 20-year-old birch stand. The share of fine roots in the total stock of the forest floor in the studied spruce stands did not change. Fine roots are actively involved in carbon cycling, and estimation of their mass is necessary for better understanding the phenomenon of post-agricultural ecosystems in the context of global climate change.

Keywords: underground phytomass, abandoned agricultural land, post-agricultural forest, spruce, deciduous, litter stock, standing stock\fine root mass ratios

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was funded by RFBR research project no. 19-29-05153 and by state order to the Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. *Fan S., Gloor M., Mahlman J., Pacala S., Sarmiento J., Takahashi T., Tans P.* 1998. A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. – Science. 282: 442–6. https://doi.org/10.1126/science.282.5388.442
2. *Silver W.L., Osterlag R., Lugo A.E.* 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. – Restor. Ecol. 8(4): 394–407. https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80054.x
3. *Pacala S.W., Hurtt G.C., Baker D., Peylin P., Houghton R.A., Birdsey R.A., Heath L., Sundquist E.T., Stallard R.F., Ciais P., Moorcroft P., Caspersen J.P., Shevliakova E., Moore B. and nine others.* 2001. Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. – Science. 292: 2316–20. https://doi.org/10.1126/science.1057320
4. *Hooker T.D., Compton J.E.* 2003. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment. – Ecol. Applicat. 13(2): 299–313. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0299:FECANA]2.0.CO;2
5. *Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karaeva N.A., Denisenko E.A., Nefedova T.G.* 2010. [Dynamics of agricultural lands of Russia in XXth century and post-agricultural restoration of vegetation and soils]. M. 416 p. (In Russian)
6. *Ryzhova I.M., Yerokhova A.A., Podvezennaya M.A.* 2015. Alterations of the Carbon Storages in Postagrogenic Ecosystems Due to Natural Reforestation in Kostroma Oblast. – Lesovedeniye. 4: 307–317. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906221& (In Russian)
7. *Utkin A.I., Gulbe T.A., Gulbe Ya.I., Yermolova L.S.* 2002. On advance of forest vegetation to agricultural lands in the upper Volga river basin. – Lesovedeniye. 5: 44–52. (In Russian)
8. *Zalesov S.V., Magasumova A.G., Yurovskikh E.V.* 2009. Regeneration of former agricultural lands in Slobodo-Turinsky district of Sverdlovsk region. – Lesa Rossii i Khozyaistvo v Nikh. 3(34): 14–23. http://usfeu.ru/media/filer_public/08/aa/08aacbee-61f0-4fd0-97b1-c4787d5c9b61/lesa_rossii_i_khoziaistvo_v_nikh__4_342009.pdf (In Russian)
9. *Moshkina E.V., Medvedeva M.V., Tuyunen A.V., Karpechko A.Yu., Genikova N.V., Dubrovina I.A., Mamai A.V., Sidorova V.A., Tolstoguzov O.V., Kulakova L.M.* 2019. Patterns of natural forest ecosystem regeneration in abandoned farmland (the case of the southern agro-climatic district of Karelia). – Biosfera. 11(3): 134–145. http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v11i3.506 (In Russian)
10. *Houghton R.A., Hackler J.L., Lawrence K.T.* 1999. The U.S. carbon budget: contributions from land-use change. – Science. 285: 574–578. https://doi.org/10.1126/science.285.5427.574
11. *Caspersen J.P., Pacala S.W., Jenkins J.C., Hurtt G.C., Moorcroft P.R., Birdsey R.A.* 2000. Contributions of land-use history to carbon accumulation in U.S. forests. – Science. 290: 1148–1151. https://doi.org/10.1126/science.290.5494.1148
12. *Goodale C.L., Aber J.D., McDowell W.H.* 2000. The long-term effects of disturbance on organic and inorganic nitrogen export in the White Mountains, New Hampshire. – Ecosystems. 3: 433–450. https://doi.org/10.1007/s100210000039
13. *Rakhteyenko I.N.* 1952. [Root systems of tree and shrub species]. Moscow, Leningrad. 107 p. (In Russian)
14. *Kalinin M.I.* 1983. [Shaping of the tree root system]. Moscow. 152 p. (In Russian)
15. *Ehrenfeld J.G., Parsons W.F.J., Han X., Parmelee R.W., Zhu W.* 1997. Live and dead roots in forest soil horizons: contrasting effects on nitrogen dynamics – Ecology. 78(2): 348–362. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0348:LADRIF]2.0.CO;2
16. *Sun T., Dong L.L., Mao Z.J., Li Y.Y.* 2015. Fine root dynamics of trees and understory vegetation in a chronosequence of *Betula platyphylla* stands. – Forest Ecology and Management. 346: 1–9. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.035
17. *Ruess R., Hendrick R., Burton A., Pregitzer K., Sveinbjornsson B., Allen M., Maurer G.* 2003. Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska. – Ecol. Monogr. 73(4): 643–662. https://doi.org/10.1890/02-4032
18. *Yuan Z.Y., Chen Y.H. 2010.* Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: Literature review and meta-analyses. – CRC Crit. Rev. Plant Sci. 29(4): 204–221. https://doi.org/10.1080/07352689.2010.483579
19. *Vogt K.A., Vogt D.J., Palmiotto P.A., Boon P., O'Hara J., Asbjornsen H.* 1995. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. – Plant Soil. 187(2): 159–219. https://doi.org/10.1007/BF00017088
20. *Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D, Wardle D.A., Lindahl B.D.* 2013. Roots and associated fungi drive long term carbon sequestration in boreal forest. – Science. 339:

1615–1618.
https://doi.org/10.1126/science.1231923

21. *Jackson R.B., Mooney H.A., Schulze E.D.* 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. – PNAS. 94(14): 7362–7366.
https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362
22. *Orlov A.Ya.* 1967. [Assessment of the tree root biomass in the forest: and approaches to accounting annual growth of organic mass in the thickness of the forest soil]. – Lesovedeniye. 1: 64–70. (In Russian)
23. *Finér L., Ohashi M., Noguchi K., Hirano Y.* 2011. Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. – Forest Ecol. Manag. 262(11): 2008–2023.
https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.042
24. *Lehtonen A., Palviainen M., Ojanen P., Kalliokoski T., Nöjd P., Kukkola M., Penttilä T., Mäkipää R., Leppälammi-Kujansuu J., Helmisaari H.-S.* 2016. Modelling fine root biomass of boreal tree stands using site and stand variables. – Forest Ecol. Manag. 359: 361–369.
https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.023
25. *Vanninen P., Mäkelä A.* 1999. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. – Tree Physiology. 19(12): 823–830.
https://doi.org/10.1093/treephys/19.12.823
26. *Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M.* 2007. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. – Tree Physiology. 27(10): 1493–1504.
https://doi.org/10.1093/treephys/27.10.1493
27. *Usoltsev V.A.* 1988. [Growth and structure of forest stands phytomass]. Novosibirsk. 253 p. (In Russian)
28. *Usoltsev V.A., Zalesov S.V.* 2005. Methods for determining biological productivity of plantations. Ekaterinburg. 147 p. (In Russian)
29. *Kazimirov N.I., Morozova R.M.* 1973. Biologicheskiy krugovorot veshchestv v yelnikakh Karelii [Biological circuit of substances in spruce forests of Karelia]. Leningrad. 175 p. (In Russian)
30. *Vladychenskiy A.S., Telesnina V.M., Chalaya T.A.* 2012. Plant leaf-fall influence on biological activity of south taiga post-agrogenic soils. – Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser 17. Pochvovedeniye.1: 3–10.
https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17637057 (In Russian)
31. *Telesnina V.M.* 2015. Postagrogenic dynamics of vegetation and soil properties during demutational succession in south taiga. – Lesovedeniye. 4: 293–306. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906220 (In Russian)
32. *Telesnina V.M., Vaganov I.E., Karlsen A.A., Ivanova A.E., Zhukov M.A., Lebedev S.M.* 2016. Specific features of the morphology and chemical properties of coarse-textured postagrogenic soils of the southern taiga, Kostroma oblast. – Eurasian Soil Sc 49(1): 102–115. (In Russian)
https://doi.org/10.1134/S1064229316010117
33. *Prokushkin S.G.* 1992. Pine litter mineralization dynamics. – Lesovedeniye. 4: 28–34. (In Russian)
34. *Kuznetsov M.A.* 2010. Effect of decomposition conditions and falloff composition on litter reserves and characteristics in a bilberry-sphagnum spruce forest of middle taiga. – Lesovedeniye. 6: 54–60.
https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15510017 (In Russian)
35. *Neina D.* 2019. The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. – Appl. Environ. Soil Sci. 9: 1–9.
https://doi.org/10.1155/2019/5794869
36. [*Scientific* and applied reference book of the USSR's climate]. 1988. 3 (1-6). Leningrad. 693 p. (In Russian)
37. *Romanov A.A.* 1961. [Climate of Karelia]. Petrozavodsk. 139 p. (In Russian)
38. [*Atlas* of the Karelian USSR]. Moscow. 1989. 40 p. (In Russian)
39. *Fedorets N.G., Morozova R.M., Solodovnikov A.N. 2003.* The forest soils in Karelia and evaluation their capacity. – Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 5: 108–120.
http://resources.krc.karelia.ru/transactions/doc/trudy2003/trudy_2003_5_108-120.pdf (In Russian)
40. *Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I.* 2004. [Russian soil classification and diagnostic system]. Smolensk. 342 p. (In Russian)
41. *OST 56-69-83.* [Industry standard OST 56-69-83. Forest valuation sample plots. Setting-up method]. (In Russian)
42. *Poluboyarinov O.I.* 1976. [Wood density]. Moscow. 160 p. (In Russian)
43. *Kazimirov N.I., Morozova R.M., Kulikova V.K.* 1979. [Birch forests in the middle taiga zone: organic mass and flow of substances]. Leningrad. 216 p. (In Russian)
44. [*Methods* for forest litter stock and ash content quantifications in silvicultural research]. Moscow. 1979. 38 p. (In Russian)
45. *Kondratova A.V., Abramova E.R.* 2018. Specific features of fine root formation at different stages of regeneration of postagrogenic ecosystems in southern taiga zone. – Uspekhi Sovremennogo Estestvoznaniya. 9: 18–22.
https://www.natural-sciences.ru/pdf/2018/9/36860.pdf (In Russian)

46. *Chibisov G.A.* 1971. [Growth of root systems in birch-spruce stands and the effect of thinning on it]. – In: [Papers on forest management resin industry]. Arkhangelsk. P. 121–130. (In Russian)
47. *Martinovich B.S., Kabashnikova G.I., Krot L.A.* 1982. [Life activity and growth patterns of spruce and birch in mixed spruce-birch stands]. – In: [Adjustment of plant growth, development and nutrition in phytocoenoses]. Minsk. P. 49–78. (In Russian)
48. *Schmid I.* 2002. The influence of soil type and interspecific competition on the fine root system of Norway spruce and European beech. – Basic Appl. Ecol. 3(4): 339–346. https://doi.org/10.1078/1439-1791-00116
49. [*Soil* formation processes]. 2006. Moscow. 510 p. (In Russian)
50. *Germanova N.I., Medvedeva M.V., Mamai A.V.* 2012. [Dynamics of the needle-leaf tree waste destruction in the stands of medium boreal Karelia]. – Izvestiya Vuzov. Lesnoy Zhurnal. 1: 24–32. (In Russian)
51. *Zyabchenko S.S., Dyakonov V.V., Fedorets N.G., Sinkevich T.A.* 1994. [Forest ecosystems of "Kivach" strict nature reserve]. – In: [Structural and functional arrangement of forest soils of the middle taiga subzone of Karelia]. Petrozavodsk. p. 5–37. (In Russian)

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 158–167

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВЫБРОСОВ ЦЕМЕНТНОГО ЗАВОДА НА СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ В ХВОЕ *LARIX CAJANDERI* (PINACEAE) НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ САХА (ЯКУТИЯ)

© 2021 г. И. В. Слепцов[1], *, С. М. Рожина[1], В. В. Михайлов[1]

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

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

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.
После доработки 28.08.2020 г.
Принята к публикации 07.03.2021 г.

Исследовано влияние выбросов Мохсоголлохского цементного завода (Республика Саха (Якутия)) на содержание метаболитов в хвое *Larix cajanderi* Mayr. Показано, что по мере приближения к цементному заводу наблюдалось повышение содержания элементов-поллютантов в хвое *L. cajanderi* – кремния, кальция, железа, алюминия, титана, цинка, хрома, никеля и ванадия. В результате их воздействия происходило повышение интенсивности перекисного окисления липидов в хвое, что приводило к ответной биохимической реакции, выражающейся в повышении содержания флавоноидов, жирных кислот, моносахаридов, дисахаридов, пинитола, дитерпеновых смоляных кислот, активности супероксиддисмутазы и снижении концентрации фосфорной и органических кислот. Техногенное загрязнение выбросами цементного завода привело к повышению уровня перекисного окисления липидов, активации антиоксидантных систем, ингибированию процессов клеточного дыхания, утолщению клеточной стенки и повышению содержания смоляных кислот в хвое *L. cajanderi*.

Ключевые слова: Larix cajanderi, хвоя, перекисное окисления липидов, флавоноиды, метаболомный профиль, техногенное загрязнение, цементный завод

DOI: 10.31857/S0033994621020084

В настоящее время, вследствие интенсивного развития промышленности, одной из актуальных проблем является антропогенное загрязнение атмосферы, почв, водных ресурсов и растений. Загрязнение пылью составляет примерно 10% от общего антропогенного загрязнения [1]. Одним из основных источников пылевого загрязнения является цементная промышленность [2]. Выбросы цементного завода воздействуют на достаточно обширную территорию. В аэрозольные выбросы завода входят оксиды азота, серы, углерода, органические продукты сгорания топлива и значительное количество цементной, шламовой, клинкерной пыли [3]. Цементная пыль, которая является продуктом пережигания известняка с цементообразующими добавками, содержит CaO, SiO_2, K_2O, SO_3, Al_2O_3, MgO, Fe_2O_3, MnO, в меньшем количестве соединения Mn, Zn, Cu, Cr, V, As, Ba, Pb и т.д. [4, 5]. Выбросы цементного завода оказывают влияние на биоту, в результате этого в организмах протекают приспособительные физиолого-биохимические реакции. Показано, что вблизи цементного завода наблюдается усыхание деревьев с характерным вершинно-периферическим типом повреждения кроны, дехромация хвои, уменьшение количества молодых побегов [6]. Установлено также изменение биохимических параметров, вследствие повышения уровня активных форм кислорода (АФК) и свободных радикалов, в результате чего изменяется прооксиданто-антиоксидантное стационарное равновесие в клетках растений [7–9]. Основной древесной породой и наиболее подверженной техногенному загрязнению Мохсоголлохским цементным заводов является лиственница Каяндера *Larix cajanderi* Mayr. Однако изучение влияния выбросов цементного завода на первичные и вторичные метаболиты хвои *L. cajanderi* ранее не проводилось.

Цель данного исследования – изучить воздействие хронического загрязнения цементной пылью на первичные и вторичные метаболиты в хвое *Larix cajanderi*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлась лиственница Каяндера *Larix cajanderi* Mayr, относящаяся к се-

мейству Pinaceae Lindl. Сбор хвои проводили с деревьев высотой 2–3 м в лиственничниках брусничных, в конце июля 2019 г. Точки отбора проб находились на расстоянии 1 (61°24′ с.ш., 128°58′ в.д.), 2 (61°25′ с.ш., 128°59′ в.д.), 3 (61°25′ с.ш., 129°00′ в.д.), 4 (61°25′ с.ш., 129°01′ в.д.) и 8 км (61°28′ с.ш., 129°04′ в.д. – условно чистая зона) от Мохсоголлохского цементного завода (Республика Саха (Якутия)) в северо-восточном направлении, в котором, согласно результатам, полученным В.А. Соромотиным [6], регистрируется преимущественное пылевое загрязнение. Отбор проб хвои для каждой аналитической повторности производили с 5 разных деревьев.

Для определения элементного состава отобранных образцов хвои *L. cajanderi*, предварительно промытых дистиллированной водой, использовался атомно-эмиссионный спектрометр с индуктивно связанной плазмой (АЭС ИСП) iCAP DUO 6500 фирмы Thermo Scientific (США) с программным обеспечением iTEVA. Используемая методика заключается в кислотном разложении навески 100 мг измельченной пробы. Навески помещали в полипропиленовые пробирки системы HotBlock фирмы Environmental Express (США), добавляли по 1 мл 40%-ной фтористоводородной кислоты. Пробирки помещали в систему HotBlock и выдерживали при 130 °С в течение 60 мин. После 30 мин остывания в пробирки добавляли по 2 мл 70%-ной азотной кислоты и 8 мл 37%-ной соляной кислоты. Пробирки выдерживали с закрытой крышкой при 130 °С в течение 60 мин в системе HotBlock. После 30 мин остывания пробирок на воздухе в каждую добавляли по 5 мл 37%-ной соляной кислоты и 20 мл 4%-ной борной кислоты. В качестве внутреннего стандарта для учета качества разбавления полученного раствора и различных эффектов матрицы при определении методом АЭС использовалась добавка 1 мл раствора нитрата индия с массовой концентрацией In^{3+} 1.25 мг/л. Полученный раствор разбавляли до 50 мл и фильтровали через бумажный фильтр марки “синяя лента”. Далее в фильтрате проводили определение концентраций Si, Ca, Fe, Al, Ti, Zn, Cr, Ni, V методом АЭС ИСП.

Определение активности супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1; мкмоль/г мин) проводили по измерению величины молярного коэффициента экстинкции бисформазановых комплексов [10]. Интенсивность перекисного окисления липидов определяли по методике, основанной на реакции между малоновым диальдегидом (МДА, мкмоль/г) и тиобарбитуровой кислотой [11]. Концентрацию флавоноидов в хвое определяли в метанольных экстрактах на ВЭЖХ Милихром А-02 фирмы ЭкоНова (Россия) [12].

Для метаболомного анализа 10 мг воздушно-сухой хвои *L. cajanderi* экстрагировали в 1 мл метанола. Полученный экстракт выпаривали при 40° С на роторном испарителе, сухой остаток растворяли в 50 мкл пиридина. Для получения летучих триметилсилил-производных (ТМС) проводили дериватизацию с использованием 50 мкл N,*О-бис*-(триметилсилил)трифторацетамида (BSTFA) в течение 15 мин при 100 °С. Анализ проводили методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС) на хроматографе “Маэстро” (Россия) с квадрупольным масс-спектрометром Agilent 5975C (США), колонка HP-5MS, 30 м × 0.25 мм. Для хроматографии использовали линейный градиент температуры от 70 до 320 °С со скоростью 4 °С/мин при потоке газа (гелий) 1 мл/мин. Сбор данных осуществляли с помощью программного обеспечения Agilent ChemStation. Количественную интерпретацию хроматограмм проводили методом внутренней стандартизации по углеводороду C_{23} [13]. Обработка и интерпретация масс-спектрометрической информации проводилась с использованием стандартной библиотеки NIST 2011. Для статистического анализа полученных метаболомных данных была создана матрица, на которой отражены метаболомные профили хвои *L. cajanderi* на исследованных участках. Построенный профиль включал 15 наблюдений по 124 метаболитам. Полученный массив данных был обработан методом дискриминантного анализа частичных наименьших квадратов (PLS-DA) в программе MetaboAnalyst (www.metaboanalyst.ca).

Все аналитические измерения выполнены в трех повторностях. Полученные результаты представлены в виде средней арифметической величины и ее стандартного отклонения ($M \pm SD$). Сравнение средних значений выборок проводили методом ANOVA. Значимость отличий от контроля определяли, используя критерий Ньюмена–Кейлса для множественных сравнений при уровне $P < 0.05$. Для установления статистической взаимосвязи между биохимическими параметрами и суммарным содержанием элементов-поллютантов использовали коэффициент корреляции Пирсона. Расчет проводился с помощью пакета AnalystSoft, StatPlus – программа статистического анализа, Vol.2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что по мере удаления от источника загрязнения содержание кремния, кальция, железа, алюминия, титана, цинка, хрома, никеля и ванадия статистически достоверно уменьшалось в хвое *L. cajanderi* (табл. 1). Следует отметить очень высокое содержание титана в хвое *L. cajanderi* вблизи цементного завода, которое превышало условно фоновое содержание в 37 раз, что согласуется с ранее проведенными исследованиями [6, 7]. Это может

Таблица 1. Содержание элементов-поллютантов в хвое *Larix cajanderi* на разном удалении от цементного завода
Table 1. Content of pollutants in *Larix cajanderi* needles at different distances from the cement plant

Расстояние, км Distance, km	Si, г кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Ca, г кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Fe, г кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Al, г кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Ti, мг кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Zn, мг кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Cr, мг кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Ni, мг кг$^{-1}$ g kg^{-1}	V, мг кг$^{-1}$ g kg^{-1}	Сумма, мг кг$^{-1}$ Sum, g kg^{-1}
1	20 ± 2^{a}	17 ± 1^{a}	1.0 ± 0.1^{a}	0.91 ± 0.06^{a}	296 ± 37^{a}	44 ± 4^{a}	7.0 ± 0.5^{a}	3.6 ± 0.2^{a}	1.5 ± 0.2^{a}	39 ± 3^{a}
2	16 ± 1^{b}	12 ± 1^{b}	0.8 ± 0.1^{a}	0.56 ± 0.05^{b}	108 ± 13^{b}	41 ± 3^{a}	6.5 ± 0.5^{a}	3.2 ± 0.2^{a}	1.3 ± 0.2^{a}	30 ± 2^{b}
3	12 ± 1^{c}	11 ± 1^{b}	0.4 ± 0.0^{b}	0.40 ± 0.05^{c}	15 ± 3^{c}	26 ± 2^{b}	4.9 ± 0.3^{b}	1.6 ± 0.1^{b}	0.9 ± 0.1^{b}	24 ± 1^{c}
4	10 ± 1^{c}	12 ± 1^{b}	0.4 ± 0.1^{b}	0.23 ± 0.03^{d}	16 ± 4^{c}	23 ± 3^{b}	5.2 ± 0.4^{b}	1.6 ± 0.1^{b}	0.6 ± 0.1^{c}	23 ± 1^{c}
8	8 ± 0^{d}	9 ± 1^{c}	0.2 ± 0.0^{c}	0.15 ± 0.03^{d}	8 ± 1^{d}	26 ± 2^{b}	4.2 ± 0.3^{c}	1.4 ± 0.1^{b}	0.4 ± 0.0^{d}	17 ± 1^{d}

Примечание. Средние значения с разными буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически различаются при $p \le 0.05$ по критерию Ньюмена–Кейлса, $n = 3$.
Note. Different superscript letters within the column indicate statistical differences of the means at $p \le 0.05$ according to the Newman–Keuls test, $n = 3$.

Таблица 2. Активность супероксиддисмутазы, концентрация малонового диальдегида, рутина и дигидрокверцетина в хвое *Larix cajanderi* на разном удалении от цементного завода
Table 2. Superoxide dismutase activity, concentration of malondialdehyde, rutin and dihydroquercetin in *Larix cajanderi* needles at different distances from the cement plant

Расстояние, км Distance, km	СОД, мкмоль г$^{-1}$ мин$^{-1}$ SOD, μmol g^{-1} min^{-1}	МДА, мкмоль г$^{-1}$ MDA, μmol g^{-1}	Рутин, мг г$^{-1}$ Rutin, mg g^{-1}	ДКВ, мг г$^{-1}$ DHQ, mg g^{-1}
1	3.4 ± 0.3^{a}	0.26 ± 0.02^{a}	0.91 ± 0.07^{a}	0.86 ± 0.10^{a}
2	$2.9 \pm 0.3^{a,b}$	0.26 ± 0.02^{a}	1.02 ± 0.12^{a}	0.51 ± 0.03^{b}
3	2.6 ± 0.2^{b}	0.19 ± 0.01^{b}	0.71 ± 0.05^{b}	$0.46 \pm 0.05^{b,c}$
4	1.7 ± 0.2^{c}	0.18 ± 0.01^{b}	$0.62 \pm 0.03^{b,c}$	0.37 ± 0.02^{c}
8	0.3 ± 0.0^{d}	0.14 ± 0.01^{c}	0.58 ± 0.02^{c}	0.29 ± 0.02^{d}

Примечание. Средние значения с разными буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически различаются при $p \le 0.05$ по критерию Ньюмена–Кейлса, $n = 3$.
Note. Different superscript letters within the column indicate statistical differences of the means at $p \le 0.05$ according to the Newman–Keuls test, $n = 3$.

быть связано с высокой концентрацией титана в перерабатываемой породе.

Известно, что в результате пылевого загрязнения происходит проникновение поллютантов внутрь растительных клеток, приводящее к повышению генерации активных форм кислорода (АФК) и интенсификации перекисного окисления мембранных полиненасыщенных жирных кислот, ведущее к повышению содержания малонового диальдегида [8, 14]. Результаты наших исследований показали, что по мере приближения к цементному заводу наблюдалось статистически достоверное увеличение в хвое *L. cajanderi* концентрации МДА на 29–86% (табл. 2). Выявлена прямая корреляция между концентрацией МДА в клетках и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ($r = 0.92$; $P = 0.02$), что может свидетельствовать об увеличении генерации АФК и свободных радикалов при действии техногенного загрязнения цементной пылью.

Для инактивации АФК и свободных радикалов в растениях развиты сложные антиоксидантные системы защиты [15]. Одним из важнейших их составляющих является фермент супероксиддисмутаза, который катализирует дисмутацию супероксида с образованием кислорода и пероксида водорода [16]. По мере приближения к цементному заводу наблюдалось увеличение активности СОД в хвое *L. cajanderi* в 3.4–6.5 раз (табл. 2). Выявлена прямая взаимосвязь между активностью СОД и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ($r = 0.89$; $P = 0.04$), что может свидетельствовать о повышении концентрации супероксид радикалов. Флавоноиды также являются важнейшими низкомолекулярными антиоксидантами растений, которые вносят существенный вклад в защиту организма [17]. Из-

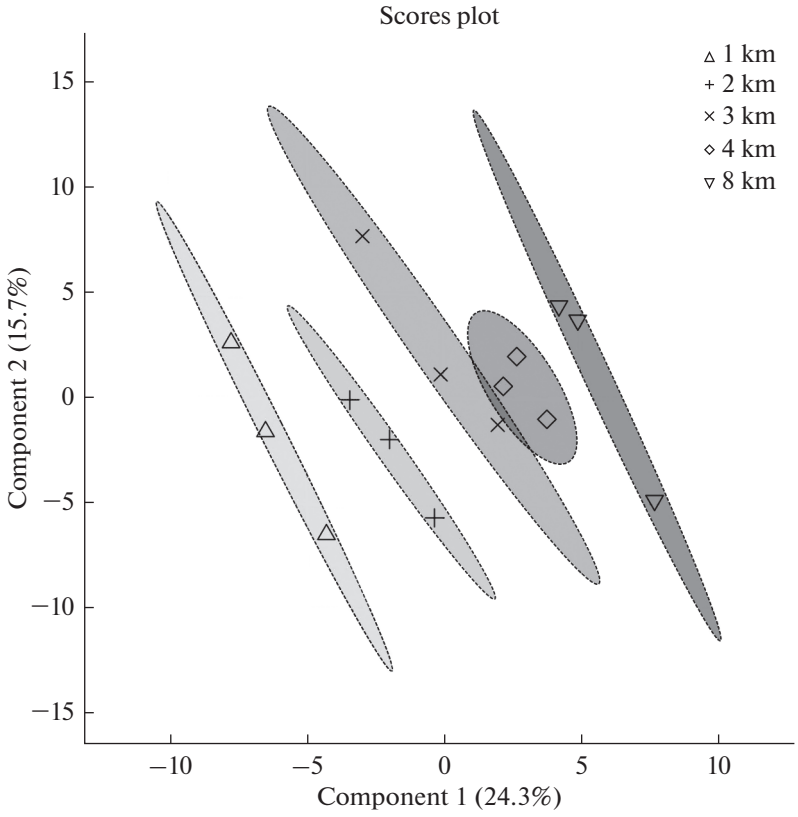


Рис. 1. Распределение метаболомов в хвое *Larix cajanderi* на разном расстоянии от цементного завода, рассчитанное методом дискриминантного анализа частичных наименьших квадратов. Модель построена на основе анализа концентраций 124 метаболитов.
Fig. 1. Distribution of metabolomes in the needles of *Larix cajanderi* at different distances from the cement plant calculated by partial least squares discriminant analysis. The model is based on the analysis of concentrations of 124 metabolites.

вестно, что низкомолекулярные антиоксиданты, в том числе и флавоноиды, участвуют в инактивации свободных радикалов, некоторые из них способны также образовывать с тяжелыми металлами нерастворимые соединения [18]. В хвое *L. cajanderi* зафиксировано увеличение концентрации рутина и дигидрокверцетина (ДКВ) в 1.2–1.7 и 1.3–3.0 раза соответственно по мере приближения к цементному заводу (табл. 2), что, по-видимому, вызвано повышением содержания свободных радикалов и элементов-поллютантов в клетках. Подтверждением этого может служить прямая связь между содержанием рутина ($r = 0.80$; $P = 0.05$) и ДКВ ($r = 0.97$; $P = 0.01$) в хвое *L. cajanderi* и суммарным содержанием элементов-поллютантов.

Таким образом, показано, что при действии цементного загрязнения в хвое *L. cajanderi* повышается генерация АФК и свободных радикалов, вызванная проникновением в клетки элементов-поллютантов. В результате этого происходит усиление интенсивности перекисного окисления липидов и наблюдается ответная защитная реакция организма, которая заключается в активации супероксиддисмутазы и увеличении концентрации флавоноидов. Вместе с тем, полученные результаты указывают на то, что повышение активности антиоксидантных систем оказывается недостаточным для компенсации повышения интенсивности ПОЛ в результате техногенного загрязнения цементной пылью.

По результатам метаболомного анализа установлено, что точки, являющиеся отражением метаболома хвои *L. cajanderi*, объединились в 5 групп, соответствующих расстоянию от цементного завода (рис. 1). Следует отметить, что полученные группы не перекрываются друг с другом, что может быть вызвано различной техногенной нагрузкой на исследованных участках. Исключением является небольшое перекрытие двух групп метаболомов хвои, собранной на расстоянии 3 и 4 км.

Основными метаболитами, которые оказывали наибольший вклад в разделение групп метаболомов, являлись моносахариды, дисахариды, полиолы, неорганические, органические, жирные и дитерпеновые кислоты. Показано, что по мере приближения к цементному заводу наблюдалось уменьшение содержания янтарной, фумаровой и яблочной кислот на 30–58, 22–44 и 21–29% соот-

Таблица 3. Содержание органических, неорганических и свободных жирных кислот в хвое *Larix cajanderi* на разном удалении от цементного завода
Table 3. Content of organic, inorganic and free fatty acids in *Larix cajanderi* needles at different distances from the cement plant

Расстояние, км Distance, km	Фосфорная кислота, мг г$^{-1}$ Phosphoricacid, mg g^{-1}	Янтарная кислота, мг г$^{-1}$ Succinicacid, mg g^{-1}	Фумаровая кислота, мг г$^{-1}$ Fumaric acid, mg g^{-1}	Яблочная кислота, мг г$^{-1}$ Malic acid, mg g^{-1}	Аскорбиновая кислота, мг г$^{-1}$ Ascorbic acid, mg g^{-1}	Олеиновая кислота, мг г$^{-1}$ Oleic acid, mg g^{-1}	Линолевая кислота, мг г$^{-1}$ Linoleic acid, mg g^{-1}
1	6.0 ± 0.1^{a}	0.22 ± 0.02^{a}	0.23 ± 0.03^{a}	0.75 ± 0.04^{a}	2.3 ± 0.1^{a}	0.39 ± 0.01^{a}	0.35 ± 0.01^{a}
2	6.6 ± 0.4^{b}	0.37 ± 0.02^{b}	0.32 ± 0.03^{b}	0.83 ± 0.06^{a}	2.2 ± 0.1^{a}	$0.36 \pm 0.01^{c,b}$	0.11 ± 0.01^{b}
3	6.8 ± 0.5^{b}	0.38 ± 0.02^{b}	$0.35 \pm 0.03^{b,c}$	0.98 ± 0.04^{b}	3.4 ± 0.1^{b}	0.34 ± 0.01^{b}	0.10 ± 0.01^{b}
4	7.2 ± 0.4^{b}	0.37 ± 0.05^{b}	$0.36 \pm 0.02^{b,c}$	1.01 ± 0.09^{b}	3.5 ± 0.2^{b}	0.28 ± 0.02^{c}	0.09 ± 0.01^{b}
8	8.8 ± 0.4^{c}	0.53 ± 0.02^{c}	0.41 ± 0.02^{c}	1.05 ± 0.09^{b}	4.0 ± 0.4^{b}	0.17 ± 0.02^{d}	0.09 ± 0.02^{b}

Примечание. За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с разными буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически различаются при $p \le 0.05$ по критерию Ньюмена–Кейлса, $n = 3$.
Note. As 1 mg of a compound, 1 mg of its TMS-derivative is taken. Different superscript letters within the column indicate statistical differences of the means at $p \le 0.05$ according to the Newman–Keuls test, $n = 3$.

ветственно (табл. 3) что, вероятно, вызвано образованием растворимых комплексов исследуемых веществ с металлами [19]. Выявлена обратная корреляция между содержанием янтарной ($r = -0.93$; $P = 0.02$), фумаровой ($r = -0.99$; $P = 0.01$) и яблочной кислот ($r = -0.97$; $P = 0.01$) в хвое *L. cajanderi* и суммарным содержанием элементов-поллютантов. Наблюдаемые эффекты могут свидетельствовать о снижении интенсивности клеточного дыхания при загрязнении цементной пылью, в результате закупоривания устьиц [20]. Вследствие этого, возможно, нарушались энергетические процессы в растительном организме, которые отражались в уменьшении концентрации фосфорной кислоты в хвое *L. cajanderi* на 17–32%. ($r = -0.88$; $P = 0.04$) по мере приближения к цементному заводу.

С приближением к источнику загрязнения наблюдалось достоверное уменьшение (на 12–43%) содержания аскорбиновой кислоты в хвое *L. cajanderi* (табл. 3). Выявлена обратная связь между содержанием аскорбиновой кислоты и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ($r = -0.91$; $P = 0.03$), что может быть связано с повышением уровня перекисного окисления липидов. Так, известно, что аскорбиновая кислота способствует инактивации АФК и свободных радикалов [21]. По мере приближения к цементному заводу, концентрация в хвое свободных ненасыщенных жирных кислот, таких как олеиновая и линоленовая, увеличивалось в 1.6–2.3 и 1.2–3.9 раза соответственно. Выявлена прямая связь между содержанием олеиновой ($r = 0.87$; $P = 0.05$) и линоленовой ($r = 0.87$; $P = 0.05$) кислот и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов. Такие эффекты могут быть вызваны активацией десатураз жирных кислот, возникающих в результате компенсаторных биохимических адаптационных реакций в ответ на повышение интенсивности перекисного окисления липидов [22].

Известно, что клеточная стенка играет важную роль в защите организма при техногенном загрязнении [23]. При интоксикации тяжелыми металлами наблюдается утолщение клеточной стенки [24], так как она предотвращает поступление тяжелых металлов в клетки растения [25, 26]. Наши исследования показали прямую корреляцию между суммарным содержанием элементов-поллютантов и концентрацией галактозы ($r = 0.82$; $P = 0.05$), фруктозы ($r = 0.92$; $P = 0.02$), глюкозы ($r = 0.90$; $P = 0.03$), маннозы ($r = 0.98$; $P = 0.01$), сахарозы ($r = 0.87$; $P = 0.05$), трегалозы ($r = 0.98$; $P = 0.01$) и пинитола ($r = 0.99$; $P = 0.00$) в хвое *L. cajanderi* (табл. 4). Повышение содержания моносахаридов, дисахаридов и пинитола в хвое *L. cajanderi* в результате пылевого загрязнения выбросами цементного завода может быть вызвано утолщением клеточной стенки.

Одними из важнейших метаболитов, участвующих в защите хвойных растений при воздействии абиотических и биотических факторов среды, являются дитерпеновые смоляные кислоты [27, 28]. Наши исследования показали, что по мере приближения к цементному заводу в хвое *L. cajanderi* наблюдалось повышение содержания таких дитерпеновых смоляных кислот, как изопимаровая и дегидроабиетиновая в 2.5–4.2 и 1.7–2.7 раз соответственно (табл. 5). Выявлена прямая корреляция между содержанием изопимаровой ($r = 0.97$; $P = 0.01$) и дегидроабиетиновой ($r = 0.94$; $P = 0.01$) кислот и суммарным содержанием элементов-

Таблица 4. Содержание моносахаридов, дисахаридов и полиолов в хвое *Larix cajanderi* на разном удалении от цементного завода
Table 4. Content of monosaccharides, disaccharides and polyols in *Larix cajanderi* needles at different distances from the cement plant

Расстояние, км Distance, km	Галактоза, мг г$^{-1}$ Galactose, mg g^{-1}	Фруктоза, мг г$^{-1}$ Fructose, mg g^{-1}	Глюкоза, мг г$^{-1}$ Glucose, mg g^{-1}	Манноза, мг г$^{-1}$ Mannose, mg g^{-1}	Сахароза, мг г$^{-1}$ Sucrose, mg g^{-1}	Трегалоза, мг г$^{-1}$ Trehalose, mg g^{-1}	Пинитол, мг г$^{-1}$ Pinitol, mg g^{-1}
1	11 ± 1^{a}	40 ± 2^{a}	50 ± 1^{a}	34 ± 2^{a}	53 ± 2^{a}	0.27 ± 0.01^{a}	73 ± 4^{a}
2	11 ± 0^{a}	39 ± 3^{a}	$48 \pm 3^{a,b}$	31 ± 2^{a}	47 ± 2^{a}	0.22 ± 0.01^{a}	62 ± 3^{b}
3	11 ± 1^{a}	33 ± 1^{b}	45 ± 1^{b}	26 ± 1^{b}	29 ± 2^{b}	0.17 ± 0.01^{b}	55 ± 1^{c}
4	10 ± 1^{a}	28 ± 1^{c}	37 ± 1^{c}	27 ± 1^{b}	31 ± 1^{b}	0.14 ± 0.01^{b}	55 ± 2^{c}
8	8 ± 1^{b}	26 ± 1^{c}	34 ± 1^{d}	24 ± 1^{b}	33 ± 1^{b}	0.08 ± 0.01^{c}	47 ± 2^{d}

Примечание. За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с разными буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически различаются при $p \le 0.05$ по критерию Ньюмена–Кейлса, $n = 3$.
Note. As 1 mg of a compound, 1 mg of its TMS-derivative is taken. Different superscript letters within the column indicate statistical differences of the means at $p \le 0.05$ according to the Newman–Keuls test, $n = 3$.

Таблица 5. Содержание изопимаровой и дегидроабиетиновой кислот в хвое *Larix cajanderi* на разном удалении от цементного завода
Table 5. Content of isopimaric and dehydroabietic acids in *Larix cajanderi* needles at different distances from the cement-plant

Расстояние, км Distance, km	Изопимаровая кислота, мг г$^{-1}$ Isopimaric acid, mg g^{-1}	Дегидроабиетиновая кислота, мг г$^{-1}$ Dehydroabietic acid, mg g^{-1}
1	0.34 ± 0.02^{a}	0.35 ± 0.03^{a}
2	0.24 ± 0.03^{b}	0.22 ± 0.02^{b}
3	0.21 ± 0.02^{b}	0.23 ± 0.02^{b}
4	0.20 ± 0.02^{b}	0.22 ± 0.01^{b}
8	0.08 ± 0.02^{c}	0.13 ± 0.01^{c}

Примечание. Значения представлены в виде среднего ± стандартное отклонение ($M \pm \sigma$). За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \le 0.05$ по критерию Ньюмена–Кейлса, $n = 3$.
Note. Values are represented as mean ± standard deviation ($M \pm \sigma$). As 1 mg of a compound, 1 mg of its TMS-derivative is taken. Means with same superscript letters within the column indicate no statistical difference at $p \le 0.05$ according to the Newman–Keuls test, $n = 3$.

поллютантов. Повышение содержания смоляных кислот в хвое при воздействии выбросов цементного завода обусловлено тем, что они могут участвовать в связывании тяжелых металлов за счет наличия карбоксильных групп. Так, известно, что лимонная, винная, щавелевая, янтарная, аспарагиновая и глутаминовая кислоты образуют растворимые комплексы с металлами, которые способствуют увеличению их подвижности в организме [19].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что выбросы Мохсоголлохского цементного завода (Республика Саха (Якутия)) приводят к повышению содержания кремния, кальция, железа, алюминия, титана, цинка, хрома, никеля и ванадия в хвое *Larix cajanderi* Mayr. В результате антропогенного загрязнения цементной пылью в хвое *L. cajanderi* наблюдалось повышение интенсивности ПОЛ, активация механизмов антиоксидантной защиты, синтеза ненасыщенных жирных кислот и ингибирование клеточного дыхания. Проникновение поллютантов в хвою *L. cajanderi* способствовало ответной биохимической реакции, проявляющейся в утолщении клеточной стенки и увеличении содержания дитерпеновых смоляных кислот, которые, возможно, способствовали их связыванию и выведению из растения. Результаты исследования показывают, что техногенное загрязнение окружающей среды,

вызванное деятельностью цементного завода, приводит к существенным изменениям биохимических процессов в хвое *L. cajanderi*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту “Физиолого-биохимические механизмы адаптации растений, животных, человека к условиям Арктики/Субарктики и разработка биопрепаратов на основе природного северного сырья повышающих эффективность адаптационного процесса и уровень здоровья человека в экстремальных условиях среды” (тема № 0297-2021-0025, ЕГИСУ НИОКТР № АААА-А21-121012190035-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Азаров В.Н., Маринин Н.А., Барикаева Н.С., Лопатина Т.Н.* 2013. О загрязнении мелкодисперсной пылью воздушной среды городских территорий – Биосферная совместимость: человек, регион, технологии. (1): 30–34. http://biosfera.swsu.ru/archive/bs(1).pdf
2. *Mutlu S., Atici Ö., Kaya Y.* 2009. Effect of cement dust on the diversity and the antioxidant enzyme activities of plants growing around a cement factory. – Fres. Environ. Bull. 18(10): 1823–1827. https://www.researchgate.net/publication/257727064
3. *Щелчкова М.В., Жерготова М.С.* 2014. Влияние пылевыбросов цементного завода ОАО ПО “Якутцемент” на химические и микробиологические свойства мерзлотных почв. – Проблемы региональной экологии. (5): 31–36. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22927353
4. *Mandre M., Tuulmets L.* 1997. Pigment changes in Norway spruce induced by dust pollution. – Wat. Air Soil Poll. 94(3–4): 247–258. https://doi.org/10.1023/A:1026499523741
5. *Mandre M., Ots K.* 2012. Monitoring of heavy metals uptake and allocation in *Pinus sylvestris* organs in alkalised soil. – Environ. Monit. Assess. 184(7): 4105–4117. https://doi.org/10.1007/s10661-012-2878-4
6. *Соромотин В.А.* 2008. Влияние выбросов цементного завода на растительный покров Центральной Якутии (на примере Мохсоголлохского цементного завода): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 21 с
7. *Шашурин М.М., Журавская А.Н.* 2007. Изучение адаптивных возможностей растений в зоне техногенного воздействия. – Экология. 2: 93–98. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9479221
8. *Erdal S., Demirtas A.* 2010. Effects of cement flue dust from a cement factory on stress parameters and diversity of aquatic plants. – Toxicol. Indust. Health. 26(6): 339–343. https://doi.org/10.1177/0748233710369235
9. *Yakovleva A.I., Okhlopkova E.D., Olesova L.D., Krivoshapkina Z.N., Konstantinova L.I., Grigorieva A.A., Semenova E.I., Efremova A.V., Mironova G.E.* 2019. Influence of cement plant emissions on medicinal properties of medicinal plants in Central Yakutia. – Yakut Medical Journal. 66(2): 38–41. https://doi.org/10.25789/YMJ.2019.66.11
10. *Giannopolitis C.N., Ries S.K.* 1977.Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher Plants. – Plant Physiol. 59(2): 309–314. https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309
11. *Владимиров Ю.А., Арчаков А.И.* 1972. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М. 252 с.
12. *Слепцов И.В., Журавская А.Н.* 2016. Динамика накопления флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus, Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* собранных в Центральной Якутии. – Химия растительного сырья. (3): 67–72. https://doi.org/10.14258/jcprm.2016031241
13. *Петрова Н.В., Сазанова К.В., Медведева Н.А., Шаварда А.Л.* 2018. Особенности метаболомного профиля на разных стадиях онтогенеза *Prunella vulgaris* (*Lamiaceae*) при выращивании в климатической камере. – Химия растительного сырья. (3): 139–147. https://doi.org/10.14258/jcprm.2018033798
14. *Прокопьев И.А., Филиппова Г.В., Шеин А.А., Габышев Д.В.* 2014. Влияние городского техногенного загрязнения на морфологические, биохимические характеристики и семенную продуктивность ромашки аптечной. – Экология. 1: 22–29. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21092702
15. *Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V.* 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. – Ann. Botan. 91(2): 179–194. https://doi.org/10.1093/aob/mcf118
16. *Gill S.S., Tuteja N.* 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. – Plant Physiol. Biochem. 48(12): 909–930. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016
17. *Sytar O., Kumar A., Latowski D., Kuczynska P., Strzałka K., Prasad M.N.V.* 2013. Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. – Acta Physiol. Plant. 35(4): 985–999. https://doi.org/10.1007/s11738-012-1169-6

18. *Michalak A.* 2006. Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress. – Pol. J. Environ. Stud. 15(4): 523–530. http://www.pjoes.com/Phenolic-Compounds-and-Their-Antioxidant-Activity-in-Plants-Growing-under-Heavy-Metal,87899,0,2.html

19. *Yang R.B., Zeng Q.R., Zhou X.H., Tie B.Q., Liu S.Y.* 2000. The activated impact of plant root exudates on heavy metals in soils contaminated by tailing of lead-zinc ore. – Agro Environ. Protec. 19(3): 152–155.

20. *Ильин В.Б.* 1991. Тяжелые металлы в системе почва–растение. Новосибирск. 151 с.

21. *He Y.Y., Häder D.P.* 2002. UV-B-induced formation of reactive oxygen species and oxidative damage of the cyanobacterium *Anabaena* sp.: protective effects of ascorbic acid and *N*-acetyl-L-cysteine. – J. Photochem. Photobiol. B: Biology. 66(2): 115–124. https://doi.org/10.1016/S1011-1344(02)00231-2

22. *Hochachka P.W., Somero G.N.* 1984. Biochemical adaptation. New Jersey. 537 p. https://doi.org/10.1515/9781400855414

23. *Macfie S.M., Welbourn P.M.* 2000. The cell wall as a barrier to uptake of metal ions in the unicellular green alga *Chlamydomonas rienhardtii* (*Chlorophyceae*). – Arch. Environ. Contam. Toxicol. 39(4): 413–419. https://doi.org/10.1007/s002440010122

24. *Wierzbicka M.* 1998.Lead in apoplast of *Allium cepa* L. root tips – ultrastructural studies. – Plant Sci. 133(1): 105–119. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00023-5

25. *Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В.* 2012. Устойчивость растений к кадмию. Петрозаводск. 54 с.

26. *Regvar M., Vogel-Mikuš K.* 2008. Recent advances in understanding of plant responses to excess metals: exposure, accumulation, and tolerance. – In: Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants. Berlin, Heidelberg. P. 227–251. https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-3-540-76326-0_11

27. *Langenheim J.H.* 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. – J. Chem. Ecol. 20(6): 1223–1280. https://doi.org/10.1007/BF02059809

28. *Keeling C.I., Bohlmann J.* 2006. Diterpene resin acids in conifers. – Phytochemistry. 67(22): 2415–2423. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.08.019

Impact of Cement Plant Emissions on Metabolites in the Needles of *Larix cajanderi* (Pinaceae) of the Republic of Sakha (Yakutia)

I. V. Sleptsov[a], *, S. M. Rozhina[a], V. V. Mikhailov[a]

[a] *Institute of Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia*

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

Abstract—The effect of cement works emissions on the metabolite content in *Larix cajanderi* Mayr needles was investigated. It was shown that content of polluting substances, such as silicon, calcium, iron, aluminum, titanium, zinc, chromium, nickel and vanadium in larch needles increased closer to the cement plant. Higher concentrations of pollutants in *L. cajanderi* needles indicate anthropogenic nature of the atmospheric pollution caused by Mokhsogollokh Cement Works emissions. The concentration of malondialdehyde in the needles of *L. cajanderi* increased due to the formation of reactive oxygen species and free radicals caused by the penetration of heavy metals from the cement dust. Increase in lipid peroxidation initiated an increase in the content of free unsaturated fatty acids, which appeared to be a biochemical compensatory response induced by aerial emissions from the cement plant. With increase in industrial pollution, the mechanisms of antioxidative defense were activated and expressed in a decrease in the content of ascorbic acid and in an increase in the activity of superoxide dismutase and concentration of rutin and dihydroquercetin in the needles. Decrease in the concentration of succinic, fumaric and malic acids under the industrial emission inhibited tricarboxylic acid cycle which could be confirmed by a decrease in the amount of phosphoric acid in *L. cajanderi*. needles. It was shown that as a result of cement dust pollution, there was an increase in the content of monosaccharides, disaccharides and pinitol in the needles of *L. cajanderi*, which could be caused by the cell wall thickening due to the penetration of heavy metals. A recorded increase in the content of resin acids, such as isopimaric acid and dehydroabietic acid, may indicate their protective function, when exposed to cement dust emission. Thus, direct industrial pollution form the operation of the Mokhsogollokh Cement Works leads to an increase in the level of lipid peroxidation, activation of antioxidant systems, inhibition of cellular respiration processes, thickening of the cell wall and an increase in the content of resin acids in *L. cajanderi* needles.

Keywords: Larix cajanderi, needles, cement plant, industrial pollution, flavonoids, lipid peroxidation, metabolic profile

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (n. AAAA-A17-117020110055-3) of the Institute of Biological Problems of Cryolithozone SB RAS.

REFERENCES

1. *Azarov V.N., Marinin N.A., Barikaeva N.S., Lopatina T.N.* 2013. Air pollution by highly dispersed dust in urban areas – Biospheric Compatibility: Human, Region, Technologies. (1): 30–34. http://biosfera.swsu.ru/archive/bs(1).pdf (In Russian)
2. *Mutlu S., Atici Ö., Kaya Y.* 2009. Effect of cement dust on diversity and antioxidant enzyme activities of plants growing around a cement factory. – Fres. Environ. Bull. 18(10): 1823–1827. https://www.researchgate.net/publication/257727064
3. *Shchelchkova M.V., Zhergotova M.S.* 2014. Impact of the dust emissions of the Open Joint Stock Company "Yakutcement" on chemical and microbiological properties of permafrost soils. – Problemy Regional'noj Ekologii. (5): 31–36. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22927353 (In Russian)
4. *Mandre M., Tuulmets L.* 1997. Pigment changes in Norway spruce induced by dust pollution. – Wat. Air Soil Poll. 94(3–4): 247–258. https://doi.org/10.1023/A:1026499523741
5. *Mandre M., Ots K.* 2012. Monitoring of heavy metals uptake and allocation in *Pinus sylvestris* organs in alkalised soil. – Environ. Monit. Assess. 184(7): 4105–4117. https://doi.org/10.1007/s10661-012-2878-4
6. *Soromotin V.A.* 2008. [Impact of cement plant emissions on the vegetation cover of Central Yakutia (by the example of the Mokhsogollokh cement plant): Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci.] Yakutsk. 21 p. (In Russian)
7. *Shashurin M.M., Zhuravskaya A.N.* 2007. Analysis of adaptive capacities of plants in the zone of technogenic impact. – Rus. J. Ecol. 38(2): 85–89. https://doi.org/10.1134/S1067413607020038
8. *Erdal S., Demirtas A.* 2010. Effects of cement flue dust from a cement factory on stress parameters and diversity of aquatic plants. – Toxicol. Indust. Health. 26(6): 339–343. https://doi.org/10.1177/0748233710369235
9. *Yakovleva A.I., Okhlopkova E.D., Olesova L.D., Krivoshapkina Z.N., Konstantinova L.I., Grigorieva A.A., Semenova E.I., Efremova A.V., Mironova G.E.* 2019. Influence of cement plant emissions on medicinal properties of medicinal plants in Central Yakutia. – Yakut Medical Journal. 66(2): 38–41. http://ymj.mednauka.com/files/YMJ-2-2019-en.pdf
10. *Giannopolitis C.N., Ries S.K.* 1977. Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher Plants. – Plant Physiol. 59(2): 309–314. https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309
11. *Vladimirov Yu.A., Archakov A.I.* 1972. [Lipid peroxidation in biological membranes]. Moscow. 252 p. (In Russian)
12. *Sleptsov I.V., ZHuravskaya A.N.* 2016. Dynamics of accumulation in leaves flavonoids *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa*, and *Thlaspi arvense* in the Central Yakutia. – Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. (3): 67–72. https://doi.org/10.14258/jcprm.2016031241 (In Russian)
13. *Petrova N.V., Sazanova K.V., Medvedeva N.A., SHavarda A.L.* 2018. Metabolomic profile at the different stages of *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) ontogenesis at growing in the climate chamber – Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. (3): 139–147. https://doi.org/10.14258/jcprm.2018033798 (In Russian)
14. *Prokop'ev I.A., Filippova G.V., Shein A.A., Gabyshev D.V.* 2014. Impact of urban anthropogenic pollution on seed production, morphological and biochemical characteristics of chamomile, *Matricaria chamomila* L. – Russ. J. Ecol. 45(1): 18–23. https://doi.org/10.1134/S106741361306009X
15. *Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V.* 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. – Ann. Botan. 91(2): 179–194. https://doi.org/10.1093/aob/mcf118
16. *Gill S.S., Tuteja N.* 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. – Plant Physiol. Biochem. 48(12): 909–930. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016
17. *Sytar O., Kumar A., Latowski D., Kuczynska P., Strzałka K., Prasad M.N.V.* 2013. Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. – Acta Physiol. Plant. 35(4): 985–999. https://doi.org/10.1007/s11738-012-1169-6
18. *Michalak A.* 2006. Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress. – Pol. J. Environ. Stud. 15(4): 523–530. http://www.pjoes.com/Phenolic-Compounds-and-Their-Antioxidant-Activity-in-Plants-Growing-under-Heavy-Metal,87899,0,2.html

19. *Yang R.B., Zeng Q.R., Zhou X.H., Tie B.Q., Liu S.Y.* 2000. The activated impact of plant root exudates on heavy metals in soils contaminated by tailing of lead-zinc ore. – Agro Environ. Protec. 19(3): 152–155.
20. *Il'in V.B.* 1991. [Heavy metals in the soil – plant system]. Novosibirsk. 151 p. (InRussian)
21. *He Y.Y., Häder D.P.* 2002. UV-B-induced formation of reactive oxygen species and oxidative damage of the cyanobacterium *Anabaena* sp.: protective effects of ascorbic acid and *N*-acetyl-L-cysteine. – J. Photochem. Photobiol. B: Biology. 66(2): 115–124.
https://doi.org/10.1016/S1011-1344(02)00231-2
22. *Hochachka P.W., Somero G.N.* 1984. Biochemical adaptation. New Jersey. 537 p.
https://doi.org/10.1515/9781400855414
23. *Macfie S.M., Welbourn P.M.* 2000. The cell wall as a barrier to uptake of metal ions in the unicellular green alga *Chlamydomonas rienhardtii* (*Chlorophyceae*). – Arch. Environ. Contam. Toxicol. 39(4): 413–419.
https://doi.org/10.1007/s002440010122
24. *Wierzbicka M.* 1998.Lead in apoplast of *Allium cepa* L. root tips – ultrastructural studies. – Plant Sci. 133(1): 105–119.
https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00023-5
25. *Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V.* 2012. [Cadmium resistance of plants]. Petrozavodsk. 54 p. (InRussian)
26. *Regvar M., Vogel-Mikuš K.* 2008. Recent advances in understanding of plant responses to excess metals: exposure, accumulation, and tolerance. – In: Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants. Berlin, Heidelberg. P. 227–251.
https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-3-540-76326-0_11
27. *Langenheim J.H.* 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. – J. Chem. Ecol. 20(6): 1223–1280.
https://doi.org/10.1007/BF02059809
28. *Keeling C.I., Bohlmann J.* 2006. Diterpene resin acids in conifers. – Phytochemistry. 67(22): 2415–2423.
https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.08.019

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 168–175

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ РОЗМАРИНОВОЙ КИСЛОТЫ В *PRUNELLA VULGARIS* И *PRUNELLA GRANDIFLORA* (LAMIACEAE) НА СРЕДНЕМ И ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2021 г. Е. В. Болотник[1], *, Л. И. Алексеева[2]

[1]ФГБУН Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург, Россия

[2]Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, г. Сыктывкар, Россия

**e-mail: LizaVB@yandex.ru*

Поступила в редакцию 07.09.2020 г.
После доработки 20.01.2021 г.
Принята к публикации 10.03.2021 г.

Изучена динамика содержания розмариновой кислоты в *Prunella vulgaris* L. и *Prunella grandiflora* L. (Lamiaceae) на Среднем и Южном Урале. У *P. grandiflora* накопление розмариновой кислоты за вегетационный сезон в разных органах составляет от 0.95 до 64.1 мг/г, у *P. vulgaris* – от 6.60 до 61.3 мг/г. Установлено, что для получения высокопродуктивного лекарственного сырья необходимо собирать надземную и подземную массу *P. vulgaris* и *P. grandiflora*.

Ключевые слова: розмариновая кислота, *Prunella vulgaris* L., *Prunella grandiflora* L., фенофазы, БАВ

DOI: 10.31857/S0033994621020035

Розмариновая кислота широко распространена в растительном мире [1] и перспективна для использования в медицине как противовоспалительное [2], антимутагенное [3], противоопухолевое, антипролиферативное [4], антиаллергическое [5], антидепрессивное [6], противовирусное средство [7]. Розмариновая кислота, благодаря своему широкому спектру фармакологического действия, все больше привлекает внимание исследователей [8].

Роль розмариновой кислоты в растениях не установлена, однако предполагается, что она является защитным соединением [9]. Известно, что фенольные соединения, к которым относится розмариновая кислота, играют важную физиологическую и экологическую роль, выполняют функции защиты от УФ-излучения, засухи, заморозков, озона, ранений, патогенов, тяжелых металлов [10]. Биотические и абиотические факторы индуцируют биосинтез фенольных соединений в растениях. Уровень розмариновой кислоты в значительной степени зависит от условий выращивания [11]. Стресс приводит к значительному увеличению содержания розмариновой кислоты [12]. Содержание розмариновой кислоты зависит также от фенофазы. Для *Zostera marina* L. показано, что высокие концентрации розмариновой кислоты обнаружены весной, низкие концентрации – в течение лета и осени [13]. Считается, что во время цветения происходит перераспределение интенсивности синтеза от розмариновой кислоты к флавоноидам [14]. Однако, в растениях *Salvia officinalis* L. уровень розмариновой кислоты начинает расти после цветения. Такие отличия в распределении розмариновой кислоты у различных видов в различные фенофазы не имеют объяснения.

В черноголовке обыкновенной *Prunella vulgaris* L. и черноголовке крупноцветковой *Prunella grandiflora* L. семейства губоцветные Lamiaceae Lindl. нами ранее была обнаружена розмариновая кислота [15]. Содержание и распределение розмариновой кислоты в *P. vulgaris* и *P. grandiflora* на Среднем и Южном Урале до настоящего времени не было исследовано. Петрова Н.В. с соавторами [16] исследовала динамику содержания розмариновой кислоты в листьях *P. vulgaris* в естественных условиях произрастания (Ленинградская обл.) и в эксперименте. Показано, что в естественных условиях содержание розмариновой кислоты увеличивается от бутонизации к плодоношению, а в период вегетации отсутствует во всех образцах. Авторами сделано предположение, что существуют как внутренние, так и внешние факторы, влияющие на ход ее накопления в течение сезона вегетации. Мяделец М.А. и др. [17] исследовали содержа-

ние различных групп биологически активных веществ (БАВ) в *P. vulgaris* (Новосибирская обл.) в зависимости от фазы развития. Наибольшая концентрация БАВ отмечена в листьях и соцветиях в период с начала бутонизации до цветения. На территории Северного Китая для *P. vulgaris* показано, что высокие концентрации розмариновой кислоты обнаружены весной, низкие концентрации – в течение лета и осени [18]. Знание динамики содержания розмариновой кислоты имеет не только фундаментальное, но и практическое значение для оценки возможности использования этих видов в качестве лекарственного сырья.

Для того чтобы более детально рассмотреть локализацию розмариновой кислоты и ее количественное содержание необходимо изучить ее накопление в подземных и надземных органах. Целью нашей работы является изучение распределения розмариновой кислоты в органах растений черноголовки обыкновенной *Prunella vulgaris* L. и черноголовки крупноцветковой *P. grandiflora* L. в зависимости от фенофазы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение динамики накопления розмариновой кислоты в подземных и надземных органах *Prunell vulgaris* и *P. grandiflora* проводили в естественных условиях произрастания в различные фенофазы на Среднем и Южном Урале в 2012 г. (табл. 1). Выборка в ценопопуляциях составляла 30–40 растений. Анализировали среднюю пробу листьев, соцветий, стеблей и корней из каждой ценопопуляции. Листья собирали со среднего яруса растений.

Сушку растений осуществляли при температуре 60°C. Высушенное сырье измельчали до размера частиц, проходящих сквозь сито с отверстиями 1 мм. Анализ проб проводили в трех повторностях. Сухие пробы (100 мг) экстрагировали 10 мл 96%-ного метанола. Анализ розмариновой кислоты проводили методом обращенно-фазовой ВЭЖХ на хроматографе Knauer: насос Smartline 1000, детектор UV-VIS Smartline 2500, $\lambda = 330$ нм с использованием колонки Kromasil 100-5C18 250 × 4 мм (Eka Nobel, Швеция), элюент вода–ацетонитрил–фосфорная кислота (85 : 15 : 0.05, по объему) при скорости элюирования 0.7 мл/мин. Количество розмариновой кислоты рассчитывали методом абсолютной градуировки. Содержание розмариновой кислоты приводили как среднее ± стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для изучения динамики накопления розмариновой кислоты у видов *P. vulgaris*, *P. grandiflora* в раличные фенофазы провели анализ ее накопления в подземных и надземных органах (табл. 2, 3).

У *P. vulgaris* в вегетацию содержание розмариновой кислоты соответствовало диапазону 43.2–55.11 мг/г в листьях, 33.3–40.63 мг/г в стеблях, 31.0–43.2 мг/г в корнях (табл. 2). В фенофазу цветения в листьях *P. vulgaris* накапливается розмариновой кислоты от 30.4 до 33.8 мг/г, в стеблях – от 15.8 до 21.8 мг/г, в корнях – от 38.1 до 45.3 мг/г, в соцветиях – от 24.7 до 61.3 мг/г. В фенофазу плодоношения содержание розмариновой кислоты в органах *P. vulgaris* варьирует в интервале: в листьях – от 11.1 до 24.0 мг/г, в стеблях – от 13.9 до 23.3 мг/г, в корнях – от 22.0 до 37.9 мг/г, в соцветиях – от 6.6 до 16.4 мг/г. У *P. vulgaris* отмечены высокие концентрации розмариновой кислоты во всех органах в фазу вегетации, в соцветия и корнях – в период цветения, в корнях – в период плодоношения.

У *P. grandiflora* в вегетацию содержание розмариновой кислоты соответствовало диапазону 21.5–31.2 мг/г в листьях, 18.2–26.7 мг/г в стеблях, 26.7–33.0 мг/г в корнях (табл. 3). В фенофазу цветения в листьях *P. grandiflora* накапливается розмариновой кислоты от 27.2 до 64.10 мг/г, в стеблях – от 15.4 до 20.3 мг/г, в корнях – от 36.2 до 51.2 мг/г, в соцветиях – от 24.4 до 40.6 мг/г. В фенофазу плодоношения содержание розмариновой кислоты в органах *P. grandiflora* варьирует в интервале: в листьях – от 28.3 до 40.09 мг/г, в стеблях – от 17.7 до 24.5 мг/г, в корнях – от 21.8 до 44.0 мг/г, в соцветиях – от 0.95 до 12.5 мг/г. В частности, в большинстве точек сбора наименьшие концентрации розмариновой кислоты в органах отмечены в фазе вегетации, максимальное накопление вещества – в фазе цветения в листьях и корнях, высокое содержание розмариновой кислоты показано в листьях и корнях для растений, приступивших к плодоношению. В течение вегетационного периода наблюдается изменение содержания розмариновой кислоты в различных органах растения. Однако в отличие от *Salvia officinalis* – продуцента розмариновой кислоты [13], у *P. vulgaris* и *P. grandiflora* не наблюдается градиента концентраций розмариновой кислоты между подземной и надземной частью, изменение которого совпадает с фенофазой развития растений. Причины перераспределения розмариновой кислоты по органам пока неизвестны, однако полученный результат указывает на целесообразность сбора травы с корнями.

Таблица 1. Географические пункты сбора растений рода *Prunella*
Table 1. Location of the collection sites of *Prunella* species

	P. vulgaris
1	Орловка, Челябинская обл., Усть-Катавский округ, сосновый лес у поселка Орловка, берег р. Катав. Координаты: *h* – 394 м над ур. моря; N 54°52′17″; E 58°5′22″ Orlovka, Chelyabinsk region, Ust-Katavsky district, pine forest near Orlovka village, the bank of the Katav River. Elevation 394 m AMSL; N 54°52′17″; E 58°5'22″
2	Хрустальная, Свердловская обл., Первоуральский район, сосновый лес близ станции Хрустальная. Координаты: *h* – 241 м над ур. моря; N 56°50′58.6″; E 060°10′13.8″ Khrustalnaya, Sverdlovsk region, Pervouralsky district, pine forest near the station Khrustalnaya. Elevation 241 m AMSL; N 56°50′58.6″; E 060°10′13.8″
3	Сысерть (Биостанция УрФУ), Свердловская обл., Сысертский район, сосновый лес близ биостанции УрГУ. Координаты: h – 250 м над ур. моря; N 56°36′4″ E 61°3′25″ Sysert (the UrFU Biological Station), Sverdlovsk region, Sysert district, pine forest near the Ural State University biological station. Elevation 250 m AMSL; N 56°36′4″ E 61°3′25″
4	Нижний Иргинск, Свердловская обл., северо-западная часть Красноуфимского района, около д. Нижний Иргинск. Координаты: *h* – 345 м над ур. моря; N 56°52′33.1″; E 057°27′00.5″ Nizhny Irginsk, Sverdlovsk region, north-western part of Krasnoufimsky district, near Nizhny Irginsk village. Elevation 345 m AMSL; N 56°52′33.1″; E 057°27′00.5″
	P. grandiflora
1	Кутушево, Республика Башкортостан, Мечетлинский район, юго-восточный склон горы близ села Кутушево, опушка березового леса. Координаты: *h* – 327 м над ур. моря; N 55°20′56.7″; E 058°29′11.1″ Kutushevo, the Republic of Bashkortostan, Mechetlinsky district, south-eastern slope of a mountain near Kutushevo village, edge of birch forest. Elevation 327 m AMSL, N 55°20′56.7″; E 058°29′11.1″
2	Илек, Челябинская обл., Ашинский район, березовый лес вблизи села Илек. Координаты: h – 469 м над ур. моря; N 55°13′44″; E 58°0′5″ Ilek, Chelyabinsk region, Ashinsky district, birch forest near Ilek village. Elevation 469 m AMSL; N 55°13′44″; E 58°0′5″
3	Александровские сопки, Свердловская обл., Красноуфимский район, южный склон сопок. Координаты: *h* – 334 м над ур. моря; N 56°43′14.8‴; E 057°47′08.5″ Aleksandrovskiye sopki, Sverdlovsk region, Krasnoufimsky district, the southern slope of the hills. Elevation 334 m AMSL; N 56°43′14.8″; E 057°47′08.5″
4	Мокрая, Свердловская обл., Красноуфимский район, к северу от д. Марийский – Усть-Маш, центральная часть юго-восточного склона горы Мокрая. Координаты: *h* – 325 м над ур. моря; N 56°19′51″; E 057°53′56.6″ Mokraya, Sverdlovsk region, Krasnoufimsky district, to the north of the village Mariisky - Ust-Mash, the central part of the south-eastern slope of Mokraya mountain. Elevation 325 m AMSL; N 56°19′51″; E 057°53′56.6″
5	Средний Мунчуг, Республика Башкортостан, Мечетлинский район, у села Большеустьикинское, березовый лес на юго-западном склоне горы Средний Мунчуг. Координаты: *h* – 374 м над ур. моря; N 55°54′38.3″; E 058°26′26.5″ Sredny Munchug, the Republic of Bashkortostan, Mechetlinsky district, near the Bolsheustikinskoe village, birch forest on the south-western slope of Sredny Munchug mountain. Elevation 374 m AMSL; N 55°54′38.3″; E 058°26′26.5″

Таблица 2. Динамика накопления розмариновой кислоты в органах растений *P. vulgaris* по фенофазам (мг/г)
Table 2. Phenological stage-related dynamics of rosmarinic acid accumulation in *P. vulgaris* plant organs (mg/g)

Местообитание/ Фенофазы Habitat/Phenological stage	Вегетация Vegetation			Цветение Blooming				Плодоношение Fruiting			
Органы растения Plant organs	листья leaves	стебли stems	корни roots	листья leaves	стебли stems	корни roots	соцветия inflorescences	листья leaves	стебли stems	корни roots	соцветия inflorescences
Орловка Orlovka	44.5 ± 1.4	40.63 ± 1.21	43.2 ± 1.5	32.58 ± 1.22	21.8 ± 0.7	20.5 ± 0.8	41.9 ± 1.7	24.0 ± 0.8	23.3 ± 0.7	22.0 ± 0.5	6.6 ± 0.3
Хрустальная Khrustalnaya	43.2 ± 1.3	34.5 ± 0.9	32.7 ± 1.1	33.8 ± 1.9	21.7 ± 0.8	27.8 ± 0.9	24.7 ± 0.7	–	–	–	–
Биос Bios	55.1 ± 1.5	33.3 ± 1.0	31.0 ± 0.9	30.7 ± 0.8	15.8 ± 0.5	45.3 ± 1.9	61.3 ± 2.6	–	–	–	–
Нижний Иргинск Nizhny Irginsk	–	–	–	30.4 ± 1.0	19.3 ± 0.7	38.1 ± 1.6	28.3 ±0.9	11.0 ± 0.5	13.9 ± 0.6	37.9 ± 0.7	16.4 ± 1.0

Таблица 3. Динамика накопления розмариновой кислоты в органах растений *P. grandiflora* по фенофазам (мг/г)
Table 3. Phenological stage-related dynamics of rosmarinic acid accumulation in *P. grandiflora* plant organs (mg/g)

Местообитание/ Фенофазы Habitat/Phenological stage	Вегетация Vegetation			Цветение Blooming				Плодоношение Fruiting			
Органы растения Plant organs	листья leaves	стебли stems	корни roots	листья leaves	стебли stems	корни roots	соцветия inflorescences	листья leaves	стебли stems	корни roots	соцветия inflorescences
Кутушево Kutushevo	21.5 ± 0.8	22.5 ± 0.9	26.7 ± 0.6	27.2 ± 0.9	19.2 ± 1.0	46.4 ± 1.7	24.7 ± 0.8	28.3 ± 1.0	24.5 ± 0.7	24.4 ± 0.3	1.71 ± 0.10
Илек Ilek	31.2 ± 0.7	18.2 ± 0.8	32.0 ± 0.8	32.1 ± 0.7	15.4 ± 0.6	44.90 ± 1.20	25.7 ± 1.0	32.7 ± 0.9	20.9 ± 0.7	29.1 ± 0.5	12.5 ± 0.2
Александровские сопки Aleksandrovsky sopka	31.1 ± 0.8	26.7 ± 1.0	33.0 ± 0.8	64.10 ± 2.24	19.7 ± 0.6	51.2 ± 1.5	24.4 ± 0.7	40.09 ± 1.20	22.7 ± 0.6	25.5 ± 0.8	0.95 ± 0.10
Мокрая Mokraya	–	–	–	47.33 ± 1.20	20.3 ± 0.6	36.2 ± 1.3	40.6 ± 0.9	33.8 ± 1.0	20.1 ± 0.4	44.0 ± 0.4	8.03 ± 0.13
Средний Мунчуг Sredny Munchug	–	–	–	–	–	–	–	31.8 ± 1.0	17.7 ± 0.4	21.8 ± 0.4	1.94 ± 0.14

Динамика содержания розмариновой кислоты в стеблях *P. grandiflora* носит более консервативный характер, то есть мало изменяется в период вегетации, цветения и плодоношения (рис. 1). В соцветиях максимальные концентрации розмариновой кислоты отмечены в фазу цветения, в фазу плодоношения ее содержание значительно снижается. В листьях содержание розмариновой кислоты повышается от вегетации к цветению, в фазу плодоношения количество ее снижается. Установлено, что наиболее предпочтительной для сбора является фаза цветения, так как накапливается максимальное количество розмариновой кислоты во всей надземной и подземной части растения за сезон.

Как показали результаты исследований, для *P. vulgaris* характерно максимальное накопление розмариновой в листьях в период вегетации и в соцветиях в фазе цветения (рис. 2). В стеблях максимальная концентрация розмариновой кислоты отмечена в фазу вегетации. В фазу цветения в стеблях содержание розмариновой кислоты снижается в два раза. Во время цветения и плодоношения концентрации ее в стеблях одинаковы. Для листьев и стеблей характерно снижение концентрации от вегетации к плодоношению. В соцветиях максимальные концентрации розмарино-

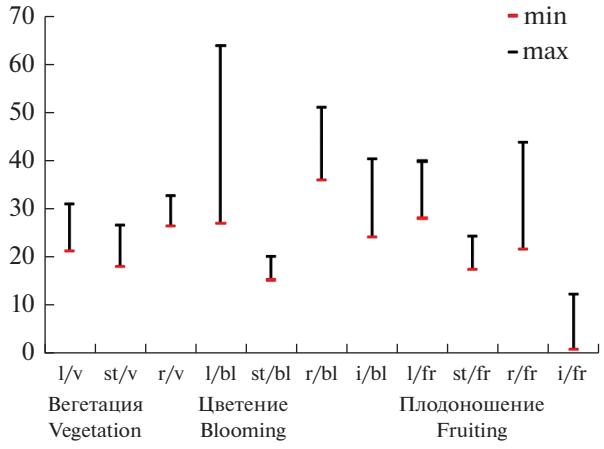


Рис. 1. Содержание розмариновой кислоты в органах *P. grandiflora* в различные фенофазы.
По горизонтали – органы и фенофазы: l/v (листья, вегетация), st/v (стебли, вегетация), r/v (корни, вегетация), l/bl (листья, цветение), st/bl (стебли, цветение), r/bl (корни, цветение), i/bl (соцветия, цветение), l/fr (листья, плодоношение), st/fr (стебли, плодоношение), r/fr (корни, плодоношение), i/fr (соцветия, плодоношение); *по вертикали* – содержание розмариновой кислоты, мг/г сухого растения.
Fig. 1. Phenological stage-related content of rosmarinic acid in *P. grandiflora* plant organs.
X-axis – plant organs and phenological stages: l/v (leaves, vegetation), st/v (stems, vegetation), r/v (roots, vegetation), l/bl (leaves, blooming), st/bl (stems, blooming), r/bl (roots, blooming), i/bl (inflorescences, blooming), l/fr (leaves, fruiting), st/fr (stems, fruiting), r/fr (roots, fruiting), i/fr (inflorescences, fruiting); *y-axis* – content of rosmarinic acid, mg/g of dry matter.

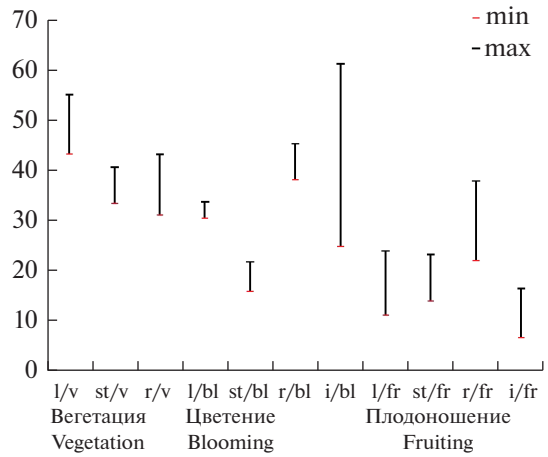


Рис. 2. Содержание розмариновой кислоты в органах растения *P. vulgaris* в различные фенофазы.
По горизонтали – органы и фенофазы: l/v (листья, вегетация), st/v (стебли, вегетация), r/v (корни, вегетация), l/bl (листья, цветение), st/bl (стебли, цветение), r/bl (корни, цветение), i/bl (соцветия, цветение), l/fr (листья, плодоношение), st/fr (стебли, плодоношение), r/fr (корни, плодоношение), i/fr (соцветия, плодоношение); *по вертикали* – содержание розмариновой кислоты, мг/г сухого растения.
Fig. 2. Phenological stage-related content of rosmarinic acid in *P. vulgaris* plant organs.
X-axis – organs and phenological stages: l/v (leaves, vegetation), st/v (stems, vegetation), r/v (roots, vegetation), l/bl (leaves, blooming), st/bl (stems, blooming), r/bl (roots, blooming), i/bl (inflorescences, blooming), l/fr (leaves, fruiting), st/fr (stems, fruiting), r/fr (roots, fruiting), i/fr (inflorescences, fruiting); *y-axis* – content of rosmarinic acid, mg/g of dry matter.

вой кислоты отмечены в цветение, в фазу плодоношения ее содержание значительно снижается. Высокие концентрации розмариновой кислоты обнаружены в фазу вегетации: в листьях, стеблях и корнях *P. vulgaris* накапливается максимальные концентрации розмариновой кислоты за сезон. Результаты по высокому содержанию розмариновой кислоты в период вегетации в листьях не вполне согласуются с данными, полученными ранее по этому виду [16]. Однако, известно, что уровень розмариновой кислоты в значительной степени зависит от условий произрастания [11]. Таким образом, определение оптимальных сроков сбора будет зависеть от географического места сбора и фитоценотических условий. Установлено, что необходимо проводить сбор подземной и надземной части растения для получения ценного сырья. Согласно литературным сведениям, у некоторых видов семейства Lamiaceae также выявлено высокое содержание розмариновой кислоты не только в надземной части растений, но и в корнях [19]. Локализация розмариновой кислоты в репродуктивных органах укладывается в гипотезу об экологической роли розмариновой кислоты у растений, т.е. веществ, сдерживающих численность фитофагов: растения создают повышенный градиент концентрации розмариновой кислоты в органах, ответственных за сохранение вида.

ВЫВОДЫ

У *P. vulgaris* за вегетационный сезон розмариновой кислоты накапливается в листьях от 11.0 до 55.1 мг/г, в стеблях от 13.9 до 40.63 мг/г, в соцветиях от 6.6 до 61.3 мг/г, в корнях от 22.0 до 45.3 мг/г. У *P. grandiflora* отмечено содержание розмариновой кислоты в листьях от 21.5 до 64.10 мг/г, в стеблях от 15.4 до 26.7 мг/г, в корнях от 21.8 до 51.2 мг/г, а в соцветиях от 0.95 до 40.6 мг/г. Таким образом, высокая концентрация розмариновой кислоты отмечена как в надземной, так и в подземной части растений *P. vulgaris*, *P. grandiflora*. От цветения к плодоношению содержание розмариновой кислоты в соцветиях значительно снижается до минимальных значений. Дальнейшие исследования содержания розмариновой кислоты у черноголовки

и других видов, несомненно, будут весьма полезными для понимания центров и путей биосинтеза этих веществ, их биогенетических связей и роли, которую они играют в жизни растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Petersen M., Abdullah Y., Benner J., Eberle D., Gehlen K., Hücherig S., Janiak V., Kim K. H., Sander M., Weitzel C., Wolters S.* 2009. Evolution of rosmarinic acid biosynthesis. – Phytochemistry. 70(15–16): 1663–1679. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.05.010
2. *Santamaria L., Tateo F., Bianchi A., Bianchi L.* 1987. *Rosmarinus officinalis* extract inhibits as antioxidant mutagenesis by 8-methoxypsoralen (8-MOP) and benzo[a]pyrene (BP) *in Salmonella typhimurium*. – Med. Biol. Environ. 15: 97–101.
3. *Makino T., Ono T., Muso E., Yoshida H., Honda G., Sasayama S.* 2000. Inhibitory effects of rosmarinic acid on the proliferation of cultured murine mesangial cells. – Nephrol. Dial. Transplant. 15(8): 1140–1145. https://doi.org/10.1093/ndt/15.8.1140
4. *McCue P.P., Kalidas S.* 2004. Inhibitory effects of rosmarinic acid extracts on porcine pancreatic amylase in vitro. – Asia Pac. J. Clin. Nutr. 13(1): 101–106. http://apjcn.nhri.org.tw/server/APJCN/13/1/101.pdf
5. *Takeda H., Tsuji M., Matsumiya T., Kubo M.* 2002. Identification of rosmarinic acid as a novel antidepressive substance in the leaves of *Perilla frutescens* Britton var. acuta Kudo (Perillae Herba). – Jpn. J. Neuropsychopharmacol. 22(1): 15–22. PMID: 11917505
6. *Dimitrova Z., Dimov B., Manolova N., Pancheva S., Ilieva D., Shishkov S.* 1993. Antiherpes effect of *Melissa officinalis* L. extracts. – Acta Microbiol. Bulg. 29: 65–72. PMID: 8390134
7. *Mazumder A., Neamati N., Sunder S., Schulz J., Pertz H., Eich E., Pommier V.* 1997. Curcumin analogues with altered potencies against HIV-1 integrase as probes for biochemical mechanisms of drug action. – J. Med. Chem. 40(19): 3057–30637. https://doi.org/10.1021/jm970190x
8. *Буданцев А.А., Лесиовская Е.Е.* 2012. Розмариновая кислота: источники и биологическая активность. – Раст. ресурсы. 48(3): 453–468. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17823120
9. *Petersen M., Häusler E., Karwatzki B., Meinhard J.* 1993. Proposed biosynthetic pathway for rosmarinic acid in cell cultures of *Coleus blumei* Benth. – Planta. 189(1): 10–14. https://doi.org/10.1007/BF00201337
10. *Dixon R.A., Paiva N.L.* 1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. – The Plant Cell. 7(7): 1085–1097. https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1085
11. *Fletcher R.S., Slimmon T., McAuley C.Y., Kott L.S.* 2005. Heat stress reduces the accumulation of rosmarinic acid and the total antioxidant capacity in spearmint (*Mentha spicata* L.). – J. Sci. Food Agric. 85(14): 2429–2436. https://doi.org/10.1002/jsfa.2270
12. *Bettaieb I., Hamrouni-Sellami I., Bourgou S., Limam F., Marzouk B.* 2011. Drought effects on polyphenol composition and antioxidant activities in aerial parts of *Salvia officinalis* L. – Acta Physiol. Plant. 33(4): 1103–1111. https://doi.org/10.1007/s11738-010-0638-z
13. *Ravn H., Pedersen M.F., Borum J., Andary C., Anthoni U., Christophersen C., Nielsen P.H.* 1994. Seasonal variation and distribution of two phenolic compounds, rosmarinic acid and caffeic acid, in leaves and roots-rhizomes of eelgrass (*Zostera Marina* L.). – Ophelia. 40(1): 51–61. https://doi.org/10.1080/00785326.1994.10429550
14. *Generalić I., Skroza D., Šurjak J., Možina S.S., Ljubenkov I., Katalinić A., Šimat V., Katalinić V.* 2012. Seasonal Variations of Phenolic Compounds and Biological Properties in Sage (*Salvia officinalis* L.). – Chem. Biodivers. 9(2): 441–457. https://doi.org/10.1002/cbdv.201100219
15. *Алексеева Л.И., Болотник Е.В.* 2013. Розмариновая кислота и антиоксидантная активность *Prunella grandiflora* и *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). – Растительный мир Азиатской России. 1(11): 121–125. http://www.izdatgeo.ru/pdf/rast/2013-1/121.pdf
16. *Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Шаварда А.Л.* 2016. Динамика содержания розмариновой кислоты в листьях *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в природе и в эксперименте. – Раст. ресурсы. 2: 295–303. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25818699
17. *Мяделец М.А., Кукушкина Т.А., Барсукова И.Н.* 2014. Содержание биологически активных веществ в *Prunella vulgaris* L. (*Lamiaceae*) в зависимости от фазы развития. – Сиб. мед. журн (Иркутск). 127(4): 102–105. http://smj.ismu.baikal.ru/index.php/osn/issue/view/26/2014-4
18. *Chen Y., Guo Q.S., Zhu Z.B., Zhang L.X.* 2012. Changes in bioactive components related to the harvest time from the species of *Prunella vulgaris*. – Pharm. Biol. 50(9): 1118–1122. https://doi.org/10.3109/13880209.2012.658477
19. *Luis J.C., Johnson C.B.* 2005. Seasonal variations of rosmarinic and carnosic acids in rosemary extracts. Analysis of their *in vitro* antiradical activity. – Spanish Journal of Agricultural Research. 3(1): 106–112. https://doi.org/10.5424/sjar/2005031-130

Dynamics of Rosemarinic Acid Content in *Prunella vulgaris* and *Prunella grandiflora* (Lamiaceae) in the Middle and Southern Urals

E. V. Bolotnik[a], *, L. I. Alekseeva[b]

[a] *FGBI Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia*
[b] *Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch, RAS, Syktyvkar, Russia*
**e-mail: LizaVB@yandex.ru*

Abstract—The dynamics of rosmarinic acid content in *Prunella vulgaris* L. and *Prunella grandiflora* L. in the Middle and Southern Urals was studied. Seasonal accumulation of rosmarinic acid in different plant parts ranges from 0.95 to 64.1 mg/g in *P. grandiflora* and from 6.60 to 61.3 mg/g in *P. vulgaris*. It was established that to obtain high quality medicinal raw materials, collection of both the above- and belowground parts of *P. vulgaris* and *P. grandiflora* is recommended.

Keywords: rosmarinic acid, *Prunella vulgaris* L., *Prunella grandiflora* L., phenophases, biologically active substances

REFERENCES

1. *Petersen M., Abdullah Y., Benner J., Eberle D., Gehlen K., Hücherig S., Janiak V., Kim K.H., Sander M., Weitzel C., Wolters S.* 2009. Evolution of rosmarinic acid biosynthesis. – Phytochemistry. 70(15–16): 1663–1679. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.05.010
2. *Santamaria L., Tateo F., Bianchi A., Bianchi L.* 1987. *Rosmarinus officinalis* extract inhibits as antioxidant mutagenesis by 8-methoxypsoralen (8-MOP) and benzo[a]pyrene (BP) in *Salmonella typhimurium*. – Med. Biol. Environ. 15: 97–101.
3. *Makino T., Ono T., Muso E., Yoshida H., Honda G., Sasayama S.* 2000. Inhibitory effects of rosmarinic acid on the proliferation of cultured murine mesangial cells. – Nephrol. Dial. Transplant. 15(3): 1140–1145. https://doi.org/10.1093/ndt/15.8.1140
4. *McCue P.P., Kalidas S.* 2004. Inhibitory effects of rosmarinic acid extracts on porcine pancreatic amylase *in vitro*. – Asia Pac. J. Clin. Nutr. 13(1): 101–106. http://apjcn.nhri.org.tw/server/APJCN/13/1/101.pdf
5. *Takeda H., Tsuji M., Matsumiya T., Kubo M.* 2002. Identification of rosmarinic acid as a novel antidepressive substance in the leaves of *Perilla frutescens* Britton var. acuta Kudo (Perillae Herba). – Jpn. J. Neuropsychopharmacol. 22(1): 15–22. PMID: 11917505
6. *Dimitrova Z., Dimov B., Manolova N., Pancheva S., Ilieva D., Shishkov S.* 1993. Antiherpes effect of *Melissa officinalis* L. extracts. – Acta Microbiol. Bulg. 29: 65–72. PMID: 8390134
7. *Mazumder A., Neamati N., Sunder S., Schulz J., Pertz H., Eich E., Pommier V.* 1997. Curcumin analogues with altered potencies against HIV-1 integrase as probes for biochemical mechanisms of drug action. – J. Med. Chem. 40(19): 3057–30637. https://doi.org/10.1021/jm970190x
8. *Budantsev A.L., Lisiovskaya E.E.* 2012. Rosmarinic acid: resources and biological activity. – Rastitelnye Resursy. 48(3): 453–468. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17823120 (In Russian)
9. *Petersen M., Häusler E., Karwatzki B., Meinhard J.* 1993. Proposed biosynthetic pathway for rosmarinic acid in cell cultures of *Coleus blumei* Benth. – Planta. 189(1): 10–14. https://doi.org/10.1007/BF00201337
10. *Dixon R.A., Paiva N.L.* 1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. – The Plant Cell. 7(7): 1085–1097. https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1085
11. *Fletcher R.S., Slimmon T., McAuley C.Y., Kott L.S.* 2005. Heat stress reduces the accumulation of rosmarinic acid and the total antioxidant capacity in spearmint (*Mentha spicata* L.). – J. Sci. Food Agric. 85(14): 2429–2436. https://doi.org/10.1002/jsfa.2270
12. *Bettaieb I., Hamrouni-Sellami I., Bourgou S., Limam F., Marzouk B.* 2011. Drought effects on polyphenol composition and antioxidant activities in aerial parts of *Salvia officinalis* L. – Acta Physiol. Plant. 33(4): 1103–1111. https://doi.org/10.1007/s11738-010-0638-z
13. *Ravn H., Pedersen M.F., Borum J., Andary C., Anthoni U., Christophersen C., Nielsen P.H.* 1994. Seasonal variation and distribution of two phenolic compounds, rosmarinic acid and caffeic acid, in leaves and roots-rhizomes of eelgrass (*Zostera Marina* L.). – Ophelia. 40(1): 51–61. https://doi.org/10.1080/00785326.1994.10429550
14. *Generalić I., Skroza D., Šurjak J., Možina S.S., Ljubenkov I., Katalinić A., Šimat V., Katalinić V.* 2012. Seasonal Variations of Phenolic Compounds and Biological Properties in Sage (*Salvia officinalis* L.). – Chem. Biodivers. 9(2): 441–457. https://doi.org/10.1002/cbdv.201100219

15. *Alekseeva L.I., Bolotnik E.V.* 2013. Rosmarinic acid and antioxidant activity of *Prunella grandiflora* и *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). – Rastitelnyj Mir Aziatskoj Rossii. 1(11): 121–125. http://www.izdatgeo.ru/pdf/rast/2013-1/121.pdf (In Russian)
16. *Petrova N.V., Budantsev A.L., Medvdeva N.A., Shavarda A.L.* 2016. Content of rosmarinic acid in leaves of *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) in nature and experiment. – Rastitelnye Resursy. 2: 295–303. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25818699 (In Russian)
17. *Myadelets M.A., Kukushkina T.A., Barsukova I.N.* 2014 The content of biologically active substances in *Prunella vulgaris* L. (*Lamiaceae*) depending on the phase of development.– Sibirsky Meditsinsky Zhurnal (Irkutsk). 127(4): 102–105. http://smj.ismu.baikal.ru/index.php/osn/issue/view/26/2014-4 (In Russian)
18. *Chen Y., Guo Q.S., Zhu Z.B., Zhang L.X.* 2012. Changes in bioactive components related to the harvest time from the species of *Prunella vulgaris*. – Pharm. Biol. 50(9): 1118–1122. https://doi.org/10.3109/13880209.2012.658477
19. *Luis J.C., Johnson C.B.* 2005. Seasonal variations of rosmarinic and carnosic acids in rosemary extracts. Analysis of their *in vitro* antiradical activity. – Spanish Journal of Agricultural Research. 3(1): 106–112. https://doi.org/10.5424/sjar/2005031-130

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 176–185

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ РАСТЕНИЙ *POTENTILLA ALBA* И *POTENTILLA MEGALANTHA* (ROSACEAE), ПОЛУЧЕННЫХ *IN VITRO*

© 2021 г. Н. А. Поляков[1], *, Е. А. Калашникова[2], Р. Н. Киракосян[2], Ф. М. Хазиева[1]

[1]ФГБНУ "Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений" (ВИЛАР), Москва, Россия

[2]Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия

**e-mail: polakov@yandex.ru*

Поступила в редакцию 13.11.2020 г.
После доработки 12.12.2020 г.
Принята к публикации 07.03.2021 г.

В последнее время все острее встает вопрос поиска альтернативных путей производства целевых лекарственных соединений из растений, которые составляют основу лекарственных препаратов. Среди известных методов сохранения и получения растительного лекарственного сырья для массового производства необходимых для человека фитопрепаратов, широкое распространение получил метод клонирования растений *in vitro*, а именно клональное микроразмножение. Перспективными растениями для изучения в культуре *in vitro* являются растения рода лапчатка *Potentilla*, которые принадлежат к многочисленному семейству Розоцветных (Rosaceae). Экстракты растений рода *Potentilla* обладают высокой биологической активностью, благодаря присутствию большого количества разнообразных фенольных соединений. Препараты из лапчатки используют при лечении различных заболеваний. Поэтому изучение особенностей размножения лапчатки белой *Potentilla alba* L. и лапчатки крупноцветковой *Potentilla megalantha* L. в условиях *in vitro*, а также анализ компонентного состава экстрактивных веществ выращенных растений является актуальным. В результате проведенных исследований установлено, что для образования максимального количества адвентивных микропобегов *P. alba* и *P. megalantha in vitro* необходимо добавление в состав питательной среды 6-бензиламинопурина (БАП) в концентрации 1 мг/л. Фитохимический анализ полученных растений был проведен с помощью ультра-эффективной жидкостной хроматографии в комбинации с масс-спектрометром высокого разрешения (УЭЖХ-ДАД-МСВР). Определено более десятка фенольных соединений, принадлежащие флаванолам, производным оксикоричных кислот, гидролизуемым таниннам и проантоцианидинам или конденсированным таниннам.

Ключевые слова: Potentilla alba L., *Potentilla megalantha* L., лапчатка белая, лапчатка крупноцветковая, высокоэффективная жидкостная хроматография, УЭЖХ-МСВР, фенольные соединения

DOI: 10.31857/S0033994621020060

Широкий спектр фармакологического действия является достоинством фитопрепаратов, поэтому использование лекарственных растений в медицине становится все более актуальным. Одними из интересных и перспективных видов лекарственных растений являются представители рода *Potentilla*. Название *Potentilla* произошло от латинского слова "potents" – "могущественный", "сильный". Благодаря целебным свойствам растений этого рода их в течение длительного времени использовали в традиционной медицине [1, 2].

При изучении фитохимического состава сырья лапчатки белой обнаружены различные вторичные соединения: фитостерины, полисахариды, терпеноиды [3, 4]. Наибольшее количество работ, посвященных растениям рода *Potentilla*, связаны с изучением их фенольного метаболизма [5–10]. Одним из первых соединений, обнаруженных в растениях лапчатки, является катехин, относящийся к флаванолам [9]. Позднее были идентифицированы дубильные вещества, фенолкарбоновые кислоты, многочисленные флавоноиды и их гликозиды [4, 5]. В образцах лапчатки, собранных в разных регионах восточной Сибири обнаружены кофейная и эллаговая кислоты, эллагитаннин агримонин, а также гликозиды мирицитин и кемпферол [6]. Для некоторых представителей растений рода *Potentilla* свойственно высокое содержание различных типов проантоцианидинов [2, 7], общее количество которых в лапчатке составляет 20% [10].

Кроме того, в результате исследований установлена антимикробная активность экстрактов лапчатки [11, 12].

Основной недостаток природных лекарственных препаратов – это ограниченность сырья для их изготовления. Их крупномасштабное использование может быть затруднено в связи с недостаточным восполнением вида естественным путем. Культивирование в полевых условиях в производственных масштабах лапчатки белой проблематично в связи с плохой всхожестью семян, низкой жизнеспособностью проростков растений из-за неподходящих климатических условий [1]. Поэтому важнейшей задачей для развития фармацевтической промышленности является обеспечение возобновляемым сырьем с необходимыми свойствами. Многолетние исследования доказали высокую эффективность метода клонирования растений *in vitro*, а именно клонального микроразмножения, обеспечивающего независимость процесса от влияния различных факторов окружающей среды (климат, сезон, погода, почвенные условия, вредители).

В связи с этим, целью работы являлось изучение особенностей размножения лапчатки белой *P. alba* и *P. megalantha* в условиях *in vitro* и их фитохимический анализ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала использовали семена *P. alba* и *P. megalantha*, которые были собраны в 2016, 2017 гг. До начала проведения опытов их хранили в бумажных пакетиках при комнатных условиях.

Семена стерилизовали 0.1%-ым раствором сулемы в течение 8 мин, после чего трижды промывали стерильной дистиллированной водой. Для проращивания семян использовали безгормональную среду Мурасиге–Скуга (МС), содержащие 3% сахарозы и 0.7% агара.

Стерильные экспланты и семена культивировали в стеклянных сосудах с питательной средой.

Питательные среды для культивирования эксплантов

В работе использовали питательные среды, соответствующие прописи МС, в том числе среды с добавлением фитогормонов различной природы, в концентрациях от 0.1 до 2 мг/л: 6-бензиламинопурин (БАП) и индолил-3-уксусная кислота (ИУК).

Для начала процесса морфогенеза в качестве экспланта применяли органы растения, предварительно прошедшие стерилизацию.

Условия выращивания

Изолированные экспланты помещали в стеклянные емкости (пробирки или колбы) и выращивали при освещении белыми люминесцентными лампами с интенсивностью 3 тыс. люкс, 16-часовом фотопериоде, температуре 23 °C и влажности воздуха 68%.

Анализ фенольных соединений

Для анализа фенольных соединений в растениях-регенерантах *P. alba* и *P. megalantha*, выращенных *in vitro* на питательной среде МС без гормонов и с добавлением гормонов (ИУК 0.2 мг/л и БАП 1 мг/л), использовали высокоэффективную жидкостную хроматографию с масс-спектрометром высокого разрешения (УЭЖХ-МСВР).

Навеску измельченного растительного материала (50 мг) экстрагировали 3 раза раствором вода–ацетон (1 : 4, по объему) при температуре 25 °C и постоянном перемешивании. Экстракты отделяли центрифугированием при 2000 *g* в течение 10 мин и переносили в колбы на 50 мл. Полученные экстракты отгоняли до сухого остатка, добавляли в них 1 мл воды, встряхивали на вортексе, центрифугировали и очищали через специальный фильтр с размером пор 0.2 μm. Объем инжекции – 5 мкл.

Анализ проводили на хроматографе Waters Acquity UPLC® 2.9.0 (Waters Corporation, Милфорд, США), совмещенном с масс-спектрометром высокого разрешения Thermo Scientific QExactive Orbitrap 2.5, оснащенным источником нагреваемой электрораспылительной ионизации (HESI). Масс-спектрометр работал в режиме регистрации отрицательно заряженных ионов, которые сканировали в диапазоне 150–2000 Да при разрешении 140000 (разрешение на полной ширине на полувысоте). Для градуировки масс-спектрометра использовали Pierce-TM ESI negative ion раствор (Thermo Fischer Scientific Inc., Waltham, MA, USA). Полученные данные анализировали с помощью программы Thermo Xcalibur (Version 3.0.63, Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA). Все растворители получены от Sigma-Aldrich.

Условия хроматографического разделения: колонка ACQUITY UPLC BEH Phenyl (100 × 2.1 мм, 1.7 мкм; Waters, Ирландия), температура колонки – 40 °C, скорость потока подвижной фазы – 0.5 мл/мин. Компоненты подвижной фазы: 0.1% (по объему) раствор муравьиной кислоты в воде (растворитель А) и 0.1% (по объему) раствор муравьиной кислоты в ацетонитриле (растворитель Б). При выполнении всех анализов использовали градиентный режим элюирования. В процессе анализа состав подвижной фазы менялся следующим образом (растворитель Б, % по объему): 0–0.5 мин – 0.1%, 0.5–5 мин – 0.1 → 30%, 5–6 мин – 30 → 35%, 6.0–9.5 мин, промывка и стабилизация колонки.

Статистическая обработка результатов

Статистическую обработку результатов проводили по стандартным методикам на основе крите-

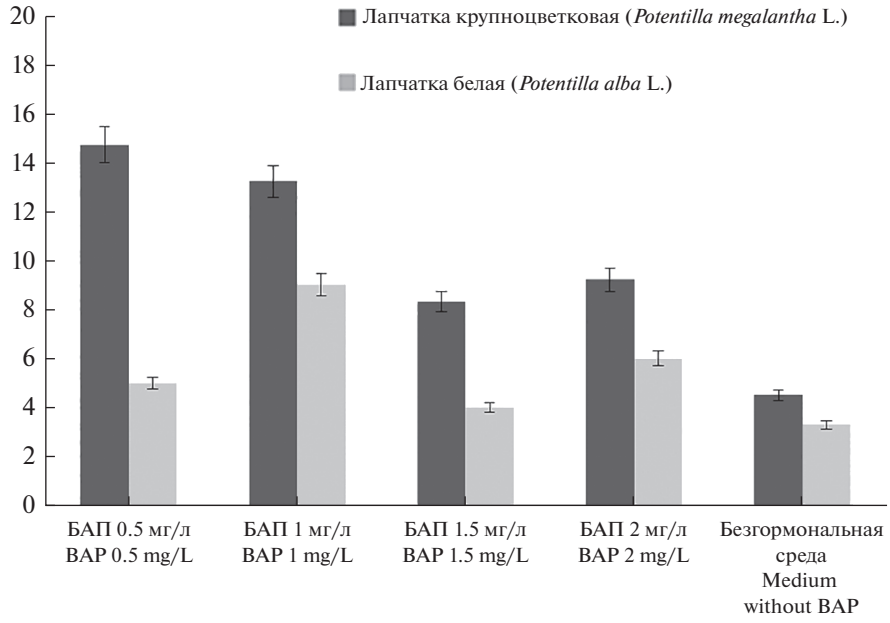


Рис. 1. Влияние различных концентраций БАП на побегообразование лапчатки. *По вертикали* – среднее количество побегов на одно растение, шт.
Fig. 1. The effect of different concentrations of benzylaminopurine (BAP) on the *in vitro* shoot formation. *Y-axis* – average number of shoots per plant, pcs.

риев Стьюдента и Дункана, использовали программу AGROS, пакет программ Windows Excel 2010. Исследования были проведены в 3 биологических повторностях.

Рассчитывали средние арифметические значения и стандартные отклонения количества побегов на одно растение для каждого варианта культивирования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее установлено, что растения *P. alba* в природной среде плохо размножаются семенами вследствие их низкой всхожести. Кроме того, сформировавшиеся проростки обладают медленным ростом и, как правило, достаточно длительное время не могут перейти во взрослую фазу развития [1]. Для ускорения роста и развития представителей рода *Potentilla* нами были проведены исследования по оптимизации условий, обеспечивающие быстрое размножение растений *in vitro*. Известно, что гормональный состав питательной среды является одним из главных факторов регулирующий морфогенетические процессы в культуре *in vitro*. Исходя из этого, первоначально нами был проведен скрининг различных регуляторов роста с цитокининовой активностью (препарат Дропп, БАП, кинетин, препарат Цитодеф) на коэффициент размножения исследуемых видов рода *Potentilla*. Экспериментально установлено, что из всех изучаемых регуляторов роста, только БАП (1 мг/л) в сочетании с ИУК (0.2 мг/л) оказывали существенное влияние на учитываемый показатель. В этом варианте растения характеризовались активным ростом и высоким коэффициентом размножения [13].

Далее были определены оптимальные концентрации БАП, при которых морфогенетический потенциал изолированных эксплантов является максимальным. Результаты исследований представлены на рис. 1. В качестве контроля была питательная среда без гормонов.

Установлено, что коэффициент размножения зависит от видовых особенностей экспланта и гормонального состава питательной среды. Так, для *P. megalantha* наивысший коэффициент размножения отмечался на среде с БАП 0.5–1 мг/л, а для *P. alba* – 1–2 мг/л.

Известно, что фармакологические свойства лапчатки обусловлены накоплением в органах и тканях биологически активных метаболитов в основном фенольной природы [11, 12].

Биосинтез вторичных метаболитов и их накопление в клетке *in vitro* может регулироваться изменением минерального или гормонального состава питательной среды. Если в питательной среде имеются необходимые компоненты, наблюдается активный синтез вторичных метаболитов. Как показали наши исследования, морфогенетический потенциал исследуемых растений зависит от видовых особенностей экспланта и от гормонального состава питательной среды. Поэтому исследования по содержанию фенольных

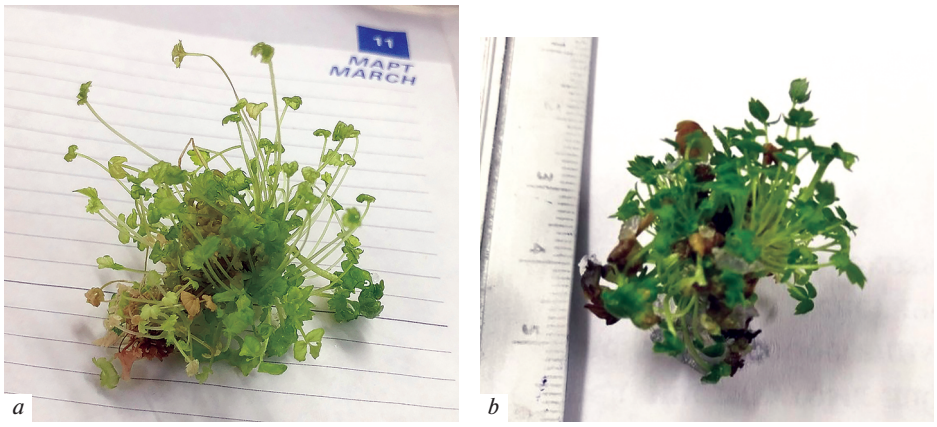


Рис. 2. Внешний вид микрорастений, полученных *in vitro*. (*a*) – *Potentilla megalantha*, (*b*) – *Potentilla alba*.
Fig. 2. Microplants propagated *in vitro*. (*a*) – *Potentilla megalantha*, (*b*) – *Potentilla alba*.

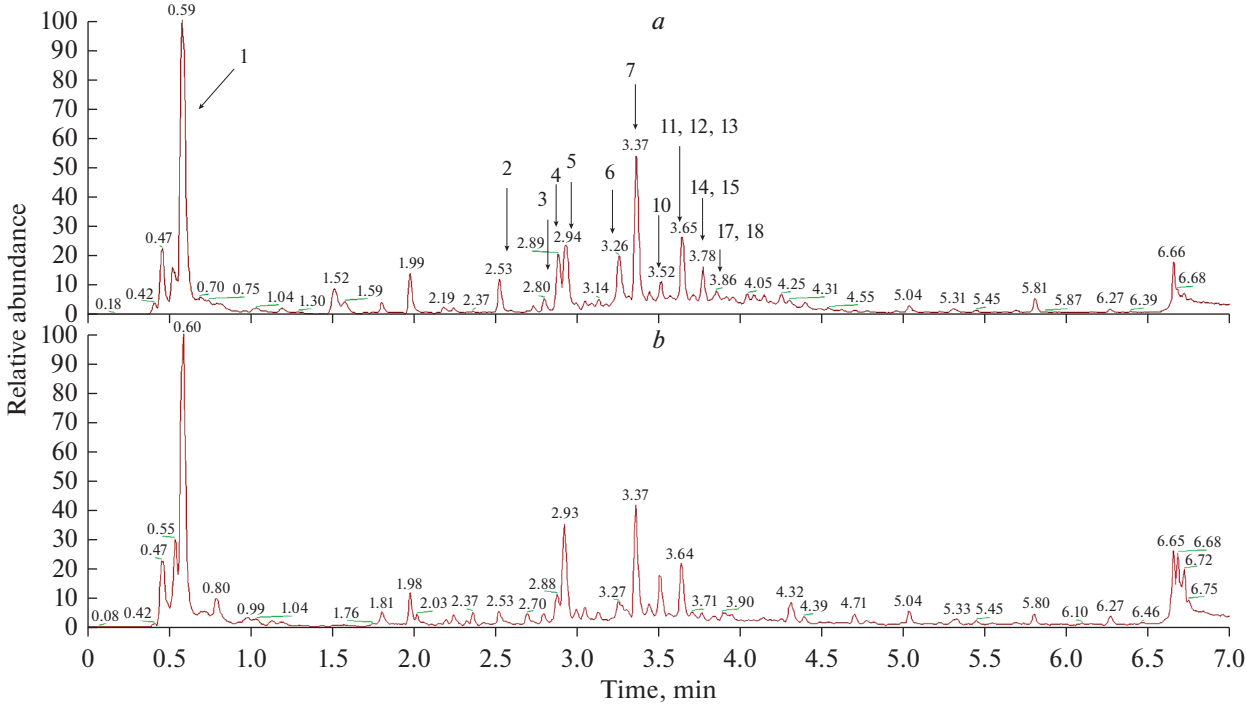


Рис. 3. Масс-спектрометрический профиль фенольных соединений. *a* – экстракт *Potentilla alba*, выращенной на питательной среде с добавлением БАП, *b* – экстракт *Potentilla alba*, выращенной на безгормональной питательной среде.
Fig. 3. MS phenolic profile of the crude extract. *a* – *Potentilla alba* cultivated on the nutrient medium with BAP, *b* – *Potentilla megalantha* cultivated on the nutrient medium without BAP.

соединений были проведены на растениях-регенерантах разных видов, культивируемых на разных питательных средах (рис. 2).

Экспериментально установлено, что растения *P. alba*, полученные на разных питательных средах, имеют схожий компонентный состав, о чем свидетельствует идентичность их хроматографических профилей (рис. 3).

Данные по идентификации фенольных соединений, обнаруженных в экстрактах, представлены в табл. 1.

Важным условием при масс-спектрометрической идентификации фенольного соединения является определение сигнала масс-спектра, который соответствует иону $[M-H]^-$. Точное значение $[M-H]^-$ дает возможность идентифицировать соединение, используя различные базы масс-спектрометрических данных (ChemSpider; The Human Metabolome Database; METLIN; PubChem). Дополнительную информацию дает также изучение фрагментов, которые являются продуктами распада молекулярных ионов. У двух видах растения

Таблица 1. Масс-спектрометрические данные фенольных соединений в экстрактах из *in vitro* культур лапчатки белой и крупноцветковой
Table 1. Mass spectrometric analysis of phenolic compounds in extracts from *in vitro* cultures of *Potentilla alba* and *Potentilla megalantha*

Номер Number	Время, мин Time, min	Образец Plant species	$[M-H]^-$	Масс-спектрометрические данные: значения *m/z* аддуктов или фрагментов Mass-spectrometry data: *m/z* fragment	Определенная моноизотопная масса, Да Calculated monoisotopic mass, Da (*m/z* $[M-H]^- + 1.0072[H]$)	Химическая формула Formula	Рассчитанная моноизотопная масса, Да Monoisotopic mass, Da	Ошибка PPM Delta mass (ppm)	Фенольное соединение Phenolic compound
1	0.59	*Potentilla alba*	341.1080	191.0544; 683.2262	342.1153	$C_{12}H_{22}O_{11}$	342.1162	–2.63	Производное хинной кислоты Quinic acid derivative
2	2.53	*Potentilla alba*	353.0880	191.0544 [Quinic acid – H]$^-$; 707.1791 [2M-H]$^-$	354.0953	$C_{16}H_{18}O_9$	354.0951	0.56	Хлорогеновая кислота Chlorogenic acid
3	2.80	*Potentilla alba*	577.1367	289.0719 [Catechin-H]-	578.1440	$C_{30}H_{26}O_{12}$	578.1424	2.77	ПА-димер типа “Б”, изомер 1 B-type PA-dimer, isomer 1
4	2.92	*Potentilla alba*	289.0716	245.08; 205.05	290.0789	$C_{15}H_{14}O_6$	290.0790	–0.34	(+) – Катехин (+) – Catechin
5	2.95	*Potentilla alba*	577.1358	1151.2445 [2M-H]$^-$	578.1431	$C_{30}H_{26}O_{12}$	578.1424	1.21	ПА-димер типа “Б”, изомер 2 B-type PA-dimer, isomer 2
6	3.25	*Potentilla alba*	577.1368	1155.2775 [2M-H]$^-$	578.1441	$C_{30}H_{26}O_{12}$	578.1424	2.94	ПА-димер, “Б” B-type PA-dimer
7	3.35	*Potentilla alba*	289.0717	579.1483 [2M-H]$^-$; 245.08; 205.05	290.0790	$C_{15}H_{14}O_6$	290.0790	0.00	(–) – Эпикатехин (–) – Epicatechin
8	3.43	*Potentilla alba*	1153.2622	576.1288 $[M-2H]^{2-}$	1154.2695	$C_{60}H_{50}O_{24}$	1154.2692	0.26	ПА-тетрамер типа “Б” изомер1 B-type PA-tetramer, isomer1
9	3.45	*Potentilla alba*	865.1979		866.2052	$C_{45}H_{38}O_{18}$	866.2058	–0.69	ПА-тример типа “Б”, изомер 2 B-type PA-trimer, isomer 2
10	3.50	*Potentilla alba*	1153.2622	576.1287 $[M-2H]^{2-}$	1154.2695	$C_{60}H_{50}O_{24}$	1154.2692	0.26	ПА-тетрамер типа “Б”, изомер2 B-type PA-tetramer, isomer2

Таблица 1. Окончание

Номер Number	Время, мин Time, min	Образец Plant species	$[M-H]^-$	Масс-спектрометрические данные: значения *m/z* аддуктов или фрагментов Mass-spectrometry data: *m/z* fragment	Определенная моноизотопная масса, Да Calculated monoisotopic mass, Da (*m/z* $[M-H]^-$ + 1.0072[H])	Химическая формула Formula	Рассчитанная моноизотопная масса, Да Monoisotopic mass, Da	Ошибка PPM Delta mass (ppm)	Фенольное соединение Phenolic compound
11	3.61	*Potentilla alba*	1441.3258	720.1611 $[M-2H]^{2-}$	1442.3331	$C_{75}H_{62}O_{30}$	1442.3326	0.35	ПА-пентамер, типа “Б”,изомер 1 B-type PA-pentamer, isomer 1
12	3.64	*Potentilla alba*	1729.3903	864.1909 $[M-2H]^{2-}$	1730.3976	$C_{90}H_{74}O_{36}$	1730.3960	0.93	ПА-гексамер, “Б” B-type PA-hexamer
13	3.65	*Potentilla alba*	863.1790	864.1863		$C_{52}H_{32}O_{13}$	864.1843	2.31	ПА-тример, “А” A-type PA-trimer
14	3.76	*Potentilla alba*	1153.2616	576.1288 $[M-2H]^{2-}$	1154.2689	$C_{30}H_{26}O_{12}$	1154.2692	–0.26	ПА-тетрамер, типа “Б”, изомер3 B-type PA-tetramer, isomer3
15	3.78	*Potentilla alba*	595.1271	1153.2655	596.1344	$C_{33}H_{24}O_{11}$	596.1317	4.53	Кверцетин 3- глюкози 7- ксилозид Quercetin 3-glucoside 7-xyloside
16	3.80	*Potentilla megalantha*	1567.1411	783.0652 $[M-2H]^{2-}$	1568.1484	$C_{68}H_{48}O_{44}$	1568.1518	–2.17	Сангуин H10 Sanguin H10
17	3.84	*Potentilla alba*	1441.3255	720.1610 $[M-2H]^{2-}$	1442.3328	$C_{75}H_{62}O_{30}$	1442.3326	0.14	ПА-пентамер, типа “Б”, изомер2 B-type PA-pentamer, isomer-2
18	3.87	*Potentilla alba*	1441.3273	720.1553$[M-2H]^{2-}$	1442.3346	$C_{75}H_{62}O_{30}$	1442.3326	1.39	ПА-пентамер типа “Б”, изомер-3 B-type PA-pentamer, isomer-3
19	4.17	*Potentilla megalantha*	1869.1552	934.0693 $[M-2H]^{2-}$	1870.1625	$C_{82}H_{54}O_{52}$	1870.1581	2.35	Агримонин Agrimonin

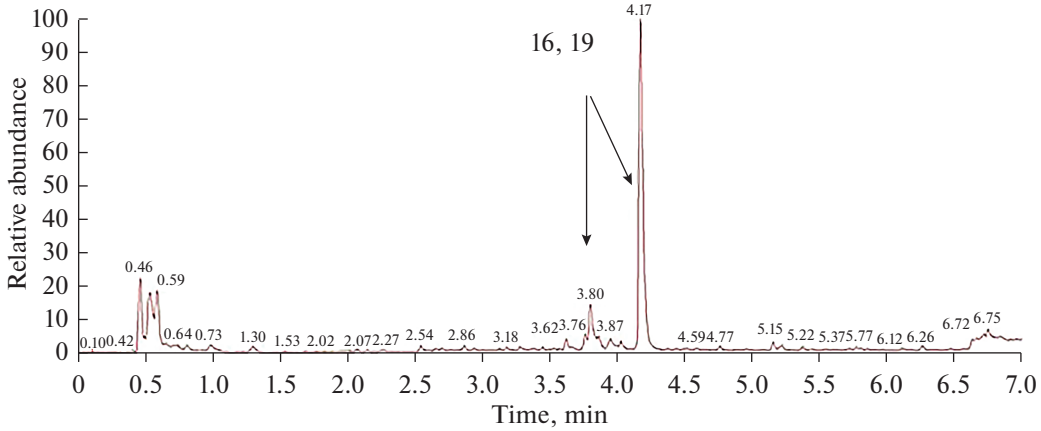


Рис. 4. Масс-спектрометрический профиль фенольных соединений экстракта *Potentilla megalantha*, выращенной на питательной среде с добавлением гормона.
Fig. 4. MS phenolic profile of the crude extract of *Potentilla megalantha* cultivated on the nutrient medium with BAP.

рода *Potentilla* определено 19 фенольных соединений, принадлежащих к различным классам. Например, сигналы масс-спектра с *m/z* 341.1080 и 683.2262 фенольного соединения 1 соответствуют значениям $[M-H]^-$ и $2[M-H]^-$ ионов молекулы дисахарида, однако дополнительный фрагмент с *m/z* 191.0544, соответствующий хинной кислоте, свидетельствует о более сложной структуре фенольного соединения. В связи с этим соединение 1 предварительно идентифицировали как производное хинной кислоты (табл. 1). Фенольное соединение 2 было идентифицировано в экстракте лапчатки белой как хлорогеновая кислота. В его масс-спектре обнаружены два характерных для этого соединения пика 353.0880 и 707.1791 ионов $[M-H]^-$ и $2[M-H]^-$. Дополнительный фрагмент хинной кислоты с *m/z* 191.0544 в масс-спектре фенольного соединения 2 также свидетельствует о том, что это хлорогеновая кислота, которая представляет собой эфир кофейной и хинной кислоты. Изучение масс-спектра фенольных соединений 4 и 7 показало, что пик 289.07 соответствуют иону $[M-H]^-$ флаван-3-ола. Исходя из положения на хроматограмме соединения идентифицировали как (+)-катехин и его изомер (+)-эпикатехин. Однако, наряду с ними, в масс-спектре обнаружили пики 245.08 и 205.05. Подтверждением того, что эти фрагменты относятся к молекулярному иону 4 и 7 является совпадение их масс-спектров.

Наряду с мономерами флаван-3-ола в экстракте *P. alba* обнаружено большое число олигомерных проантоцианидинов, состоящих из мономерных звеньев флаван-3-лов. Ионы ди-, три-, тетра-, пента- и гексамеры проантоцианидинов были идентифицированы в результате регистрации сигналов масс-спектра 577.1368, 865.1979, 1153.2616, 1441.3258, 1729.3903, которые соответствовали значениям *m/z* ионов $[M-H]^-$. Для исследованных олигомерных проантоцианидинов характерна регистрация сигналов масс-спектра, соответствующих ионам $[M-2H]^{2-}$. Особенностью проантоцианидинов типа “Б” является наличие одной химической связи между структурными звеньями флаван-3-ола. К другому типу олигомерных соединений относятся проантоцианидины типа “А”, которые отличаются, тем, что образуют дополнительную эфирную связь между структурными единицами, в результате чего их масса уменьшается пропорционально увеличению степени полимеризации. В экстракте *P. alba*, полученной *in vitro*, определяется только одно соединение 13, которое относится к проантоцианидинам типа “А”. Проантоцианидины типа “А” не так часто встречаются в растениях, как проантоцианидины типа “Б”, но обладают более высокой биологической активностью [2]. В экстракте *P. alba* определено более десятка фенольных соединений, принадлежащих к флаванолам, производным оксикоричных кислот, но основное большинство фенольных соединений является проантоцианидинами или конденсированными таннинами.

В изученных ранее видах *Potentilla* показано высокое содержание проантоцианидинов типа “Б” прежде всего в корнях и корневищах. Конденсированные таннины содержатся в таких видах, как *Potentilla viscosa*, *P. erecta* и *P. alba* [2, 10].

В связи с тем, что разные виды лапчатки являются источником ценных вторичных метаболитов, представляет интерес исследования и других видов растения рода *Potentilla*. Таким перспективным видом, с точки зрения источника нового сырья, может являться плохо исследованная на сегодняшний день *P. megalantha*. Ввиду филогенетического родства с *P. alba* может иметь место сходство их вторичных метаболитов.

На рис. 4 представлен УЭЖХ-МСВР профиль фенольных соединений экстракта, полученного из растений-регенерантов *P. megalantha*, культи-

вируемых *in vitro* на питательной среде, содержащей регуляторы роста. Хорошо видно, что в экстракте *P. megalantha* содержится гораздо меньше фенольных соединений, чем в *P. alba*. Обнаружено только два основных соединения, которые отсутствуют в растениях *P. alba*.

В экстракте *P. megalantha* было идентифицировано 2 гидролизуемых таннина. В масс-спектре соединения 16 обнаружены два сигнала 1567.1411 и 783.0652, которые соответствуют $[M-H]^-$ и $[M-2H]^{2-}$ ионам Сангуина H10 (табл. 1). В масс-спектре следующего фенольного соединения 19 из группы гидролизуемых таннинов присутствуют пики 1869.1552 и 934.0693, которые соответствуют ионам $[M-H]^-$ и $[M-2H]^{2-}$ агримонина. Подтверждением того, что два иона принадлежат одному соединению агримонину, является совпадение их масс-спектрометрических профилей.

Гидролизуемые таннины стали широко известны благодаря подтвержденным разнообразным лечебным свойствам (противораковым, антибактериальным и противовоспалительным) [14].

Фенольное соединение агримонин, наряду с другими соединениями этого класса природных полифенолов, определено еще в трех видах растений рода *Potentilla*: *P. erecta*, *P. discolor* и *P. anserina* [2, 6].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведен сравнительный анализ состава экстрактивных фенольных соединений *Potentilla alba* и *P. megalantha*, полученных методом клонального микроразмножения в условиях *in vitro*. В результате методом УЭЖХ-МСВР определены и идентифицированы соединения, принадлежащие флаваноидам, оксикоричным кислотам, гидролезуемым таниннам и проантоцианидинам.

Показано, что состав питательной среды, а именно наличие гормонов, не оказывает влияния на качественный состав фенольных соединений в растениях-регенерантах *P. alba*, полученных в условиях *in vitro*, но, как показано на хроматограмме, количество фенольных соединений значительно больше в растении, выращенном на питательной среде с гормонами.

Растения-регенеранты *P. megalantha* содержит значительно меньше число фенольных соединений, чем *P. alba*. При этом *P. alba* накапливает в основном проантоцианидины, тогда как *P. megalantha* – эллагитаннины.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллектив авторов выражает благодарность Осипову Владимиру Ионовичу, д.б.н., за оказанную помощь в анализе образцов в университете города Турку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Смык Г.К.* 1976. Использование лапчатки белой как нового лекарственного растения, восстановление запасов ее в природе и возможности культуры. В кн.: Новые культуры в народном хозяйстве и медицине. Ч. 1. С. 41–42.
2. *Tomczyk M., Latté b K.P.* 2009. *Potentilla* – A review of its phytochemical and pharmacological profile. – J. Ethnopharm. 122(2): 184–204. https://doi.org/10.1016/j.jep.2008.12.022
3. *Шериева Ф.К.* 2015. Фармакогностическое изучение лапчатки белой – *Potentilla alba* L., интродуцированной на Северном Кавказе: Дис. ... канд. фармац. наук. Волгоград. 121 с.
4. *Xu J.F., Liu W.D., Du R.F.* 2010. Flavonol glycosides and monoterpenoids from *Potentilla anserine*. – J. Asian Nat. Prod. Res. 6: 529–534. https://doi.org/10.1080/10286020.2010.489826
5. *Mari A., Lyon D., Fragner L., Montoro P.* 2013. Phytochemical composition of *Potentilla anserina* L. analyzed by an integrative GC-MS and LC-MS metabolomics platform. – Metabolomics. 3: 599–607. https://doi.org/10.1007/s11306-012-0473-x
6. *Olennikov D.N., Kashchenko N.I., Chirikova N.K., Kuzmina S.S.* 2015. Phenolic profile of *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) herb of Siberian origin and development of a rapid method for simultaneous determination of major phenolics in *P. anserina* pharmaceutical products by microcolumn RP-HPLC-UV. – Molecules. 20: 224–248. https://doi.org/10.3390/molecules20010224
7. *Matkowski A., Swiader K., Slusarczyk S.* 2006. Free radical scavenging activity of extracts obtained from cultivated plants of *Potentilla alba* L. and *Waldsteinia geoides* L. – Herbapolonica. 52(4): 44–46.
8. *Oszmianski J., Wojdylo A., Lamer-Zarawska E., Swiader K.* 2007. Antioxidant tannins from Rosaceae plant roots. – Food Chem. 100(2): 579–583. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.09.086
9. *Gritsenko O.M., Smik G.K.* 1977. Phytochemical study of *Potentilla alba*. – Farmatsevtichnii Zhurnal (Kiev). 1: 88–89.
10. *Осипов В.И., Поляков Н.А., Сидельников А.Н.* 2017. Проантоцианидины корней и корневищ *Potentilla alba* (Rosaceae). – Растительные ресурсы. 53(1): 114–125.
11. *Tomczyk, M., Leszczyńska K., Jakoniuk P.* 2008. Antimicrobial activity of *Potentilla* species. – Fitoterapia. 79: 592–594. https://doi.org/10.1016/j.fitote.2008.06.006

12. *Tomczyk M., Pleszczynska M., Wiater A.* 2010. Variation in total polyphenolics contents of aerial parts of *Potentilla* species and their anticariogenic activity. – Molecules. 15(7): 4639–4651. https://doi.org/10.3390/molecules15074639

13. *Поляков Н.А., Калашникова Е.А., Киракосян Р.Н., Хазиева Ф.М.* 2020. Особенности размножения лапчатки белой (*Potentilla alba* L.) и лапчатки крупноцветковой (*Potentilla megalantha* L.) в условиях *in vitro*. – Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. 5: 50–56. https://doi.org/10.29296/25877313-2020-03-09

14. *Gasperotti M., Masuero D., Guella G.* 2013. Evolution of ellagitannin content and profile during fruit ripening in *Fragaria* spp. – J. Agric. Food Chem. 61(36): 8597–8607. https://doi.org/10.1021/jf402706h

Phenolic Compounds from *In vitro* Cultivated *Potentilla alba* and *Potentilla megalantha* (Rosaceae)

N. A. Polyakov[a], *, E. A. Kalashnikova[b], R. N. Kirakosyan[b], F. M. Khazieva[a]

[a]*All Russian Scientific Research Institute of Medicinal and Aromatic Plants, Moscow, Russia*

[b]*Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy, Moscow, Russia*

**e-mail: polakov@yandex.ru*

Abstract—Popular medicinal plants of the genus *Potentilla* contain a variety of biologically active substances. The name of the plant originates from the Latin word "potents", meaning "powerful", "strong", due to the healing properties of the plants, which have long been used in traditional medicine around the world. In order to determine pharmacologically active compounds, numerous phytochemical studies of extracts from different species of *Potentilla* have been carried out. It is shown that terpenoids and phenolic compounds, especially condensed tannins or proanthocyanidins, were the primary focus. The proanthocyanidins are the major phenolic compounds in the extract of *Potentilla alba* L. Another promising species in the genus *Potentilla* is *P. megalantha* L., which has not been studied to date and could be a source of new medicinal raw materials. The scientific and practical use of medicinal plants may be difficult. due to their biology, the completion of the species in natural way, and cultivation in field is problematic. An alternative way to obtain the target drug compounds contained in plants that form the basis of drugs is to grow plants in vitro. In this work, we have analyzed the phenolic compounds in the extract of *Potentilla alba* L. and *Potentilla megalantha* L., grown in vitro under different conditions by high-performance liquid chromatography and high resolution mass spectrometry. It was shown that the studied plants contain several different groups of phenolic compounds: flavanols, hydroxycinnamic acid derivatives, hydrolyzable tannins and proanthocyanidins, or condensed tannins.

Keywords: Potentilla alba L., *Potentilla megalantha* L., high-performance liquid chromatography and high resolution mass spectrometry, UPLC-DD-MSHR, phenolic compounds

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Vladimir Osipov, Doctor of Biology for his assistance in the analysis of samples at the University of Turku.

REFERENCES

1. *Smyk G.K.* 1976. Using of white-cinquefoil as new medicinal plant, restoration of its reserves and opportunities. Novyye kultury v narodnom khozyaystve i meditsine. Pt.1. P. 41–42 (In Russian)

2. *Tomczyk M., Lattéb K.P.* 2009. *Potentilla* – A review of its phytochemical and pharmacological profile. – J. Ethnopharm. 122(2): 184–204. https://doi.org/10.1016/j.jep.2008.12.022

3. *Sherieva F.K.* [Pharmacognostic examination of white-cinquefoil – *Potentilla alba* L., introduced in the North Caucasus: dis. ... sciences: Pharmacology.]. – Volgograd. 121 p. (In Russian)

4. *Xu J.F., Liu W.D., Du R.F.* 2010. Flavonol glycosides and monoterpenoids from *Potentilla anserine.* – J. Asian Nat Prod Res. 6: 529–534. https://doi.org/10.1080/10286020.2010.489826

5. *Mari A., Lyon D., Fragner L., Montoro P.* 2013. Phytochemical composition of *Potentilla anserina* L. analyzed by an integrative GC-MS and LC-MS metabolomics platform. – Metabolomics. 3: 599–607. https://doi.org/10.1007/s11306-012-0473-x

6. *Olennikov D.N., Kashchenko N.I., Chirikova N.K., Kuzmina S.S.* 2015. Phenolic profile of *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) herb of Siberian origin and development of a rapid method for simultaneous determination of major phenolics in *P. anserina* pharmaceutical products by microcolumn RP-HPLC-UV. – Molecules. 20: 224–248. https://doi.org/10.3390/molecules20010224
7. *Matkowski A., Swiader K., Slusarczyk S.* 2006. Free radical scavenging activity of extracts obtained from cultivated plants of *Potentilla alba* L. and *Waldsteinia geoides* L. – Herbapolonica. 52(4): 44–46.
8. *Oszmianski J., Wojdylo A., Lamer-Zarawska E., Swiader K.* 2007. Antioxidant tannins from Rosaceae plant roots. – Food Chem. 100(2): 579–583. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.09.086
9. *Gritsenko O.M., Smik G.K.* 1977. Phytochemical study of *Potentilla alba*. – Farmatsevtichnii Zhurnal (Kiev). 1: 88–89.
10. *Osipov V.I., Polyakov N.A., Sidelnikov A.N.* 2017. Proanthocyanidins in the roots and rhizomes of *Potentilla alba* (Rosaceae).– Journal of Chemistry of plant raw material. 53(1): 114–125(In Russian)
11. *Tomczyk M., Leszczyńska K., Jakoniuk P.* 2008. Antimicrobial activity of *Potentilla* species. – Fitoterapia. 79: 592–594. https://doi.org/10.1016/j.fitote.2008.06.006
12. *Tomczyk M., Pleszczynska M., Wiater A.* 2010. Variation in total polyphenolics contents of aerial parts of *Potentilla* species and their anticariogenic activity. – Molecules. 15(7): 4639–4651. https://doi.org/10.3390/molecules15074639
13. *Polyakov N.A., Kalashnikova E.A., Kirakosyan R.N., Khazieva F.M.* 2020. Peculiarities of reproduction of P*otentilla alba* L. and *Potentilla megalantha* L. *in vitro.* – Problems of Biological, Medical and Pharmaceutical Chemistry. 23(3): 50–56. https://doi.org/10.29296/25877313-2020-03-09 (In Russian)
14. *Gasperotti M., Masuero D., Guella G.* 2013. Evolution of ellagitannin content and profile during fruit ripening in *Fragaria* spp. – J. Agric. Food Chem. 61(36): 8597–8607. https://doi.org/10.1021/jf402706h

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 2, с. 186–192

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

ARONIA MELANOCARPA И *SORBUS AUCUPARIA* (ROSACEAE) КАК ПЕРСПЕКТИВНЫЕ ИСТОЧНИКИ ПОЛУЧЕНИЯ АНТОЦИАНСОДЕРЖАЩИХ КОМПЛЕКСОВ ДЛЯ ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ТЕРАПИИ ПЕРЕВИВАЕМЫХ ОПУХОЛЕЙ

© 2021 г. О. Ю. Рыбалкина[1, 2, *], Т. Г. Разина[1], Е. А. Сафонова[1], Е. А. Киселева[1], А. В. Ульрих[1], В. Ю. Андреева[2], Н. В. Исайкина[2], Г. И. Калинкина[2], Е. П. Зуева[1]

[1]Томский национальный исследовательский медицинский центр РАН, Научно-исследовательский институт фармакологии и регенеративной медицины им. Е.Д. Гольдберга, г. Томск, Россия

[2]Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Сибирский государственный медицинский университет", г. Томск, Россия

**e-mail: olgatomsk87@gmail.com*

Поступила в редакцию 15.07.2020 г.
После доработки 31.08.2020 г.
Принята к публикации 04.03.2021 г.

Изучено влияние антоциансодержащих комплексов (АСК) растений семейства Rosaceae – *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott и *Sorbus aucuparia* L. на эффективность химиотерапии у мышей с раком легкого-67. Показано, что при совместном назначении АСК с циклофосфаном наблюдается повышение противометастатического действия цитостатика. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности дальнейших углубленных исследований этих растительных комплексов с целью создания на их основе препаратов для повышения эффективности химиотерапии злокачественных новообразований.

Ключевые слова: антоцианы, арония черноплодная, рябина обыкновенная, рак легкого-67, химиотерапия

DOI: 10.31857/S0033994621020072

В настоящее время в клинической онкологии применяется широкий спектр цитостатических препаратов, отличающихся как по химическому строению, так и по механизму действия на опухолевые клетки. Однако токсичность в отношении здоровых клеток организма и быстрое развитие химиорезистентности опухоли в процессе лечения лимитируют использование цитостатиков [1]. В связи с этим, проблема повышения эффективности химиотерапии продолжает оставаться актуальной и привлекает большое внимание онкологов-экспериментаторов. Одним из перспективных направлений онкофармакологии является поиск веществ природного происхождения с целью создания на их основе новых лекарственных средств для использования в схеме химиотерапии с целью повышения ее эффективности и уменьшения токсичности. Особое место среди фармакологических препаратов занимают средства, созданные на основе растительного сырья, спектр фармакологической активности которых определяется входящими в их состав биологически активными веществами. От количественного и качественного состава биологически активных комплексов зависит доминирование и степень выраженности того или иного биологического эффекта конкретного лекарственного растения и его выбор при назначении в комплексной терапии [2]. В отличие от химически синтезированных соединений, используемых для базовой терапии, фитопрепараты малотоксичны, характеризуются высокой биодоступностью и позволяют корректировать некоторые звенья патогенеза заболевания [3].

Интересными в этом плане являются фенольные соединения, в частности, антоцианы, так как они обладают широким спектром фармакологической активности, могут существенно оптимизировать традиционные схемы комплексной противоопухолевой терапии [4–7]. Антоцианы привлекают внимание фармакологов как вещества, оказывающие антиоксидантное, протекторное действие на фоне использования химиотерапии, они способны подавлять пролиферацию и ангиогенез, вызывают индукцию апоптоза опухолевых клеток, предотвращают агрегацию кровяных клеток [7–11]. Известно, что представители сем. Ro-

saceae – *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott и *Sorbus aucuparia* L. содержат данную группу биологически активных веществ (БАВ) [12, 13].

Арония черноплодная *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott – сильноветвящийся кустарник высотой до 2.5–3м. Родиной *A. melanocarpa* является восток Северной Америки. В начале XX века по рекомендации И.В. Мичурина арония черноплодная была передана на Алтайскую плодово-ягодную станцию, где ученые-селекционеры провели большую работу как по пропаганде этой новой для садоводства культуры, так и по широкому внедрению в промышленное производство страны. Плоды *A. melanocarpa* округлой или шаровидной формы, с 8 темно-коричневыми семенами черного или черно-пурпурового цвета с легким восковым налетом. Вкус плодов кисло-сладкий с различной степенью терпкости [14, 15].

Рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L. – широко распространенное дикорастущее плодовое дерево высотой 20–30 м с узкой кроной, раскидистыми ветвями и сероватой, гладкой корой. Благодаря своей высокой морозостойкости рябина обыкновенная повсеместно встречается в лесах европейской и азиатской частей России и даже заходит за полярный круг. Плоды рябины *S. aucuparia* шаровидные или плоскоокруглые, голые, блестящие, ярко-красного или оранжевого цвета [15, 16].

Плоды аронии черноплодной используют в медицине в качестве средства, обладающего Р-витаминной и гипотензивной активностью. Плоды рябины обыкновенной широко используют в составе витаминных сборов [17]. Однако в литературе встречаются данные о противоопухолевых, антиоксидантных, иммуномодулирующих свойствах представителей этих родов [18–20]. Перспективными являются исследования, посвященные возможности включения антоциансодержащих комплексов в схемы цитостатической терапии злокачественных новообразований с целью повышения эффективности антибластомных препаратов. Имеются сведения, доказывающие способность растительного экстракта *A. melanocarpa* повышать апотоз опухолевых клеток AsPC-1 на фоне использования гемцитабина [20]. В экспериментальных работах на моделях карциномы легких Льюис и рака легкого-67 показано повышение противометастатического действия циклофосфана при его совместном использовании с экстрактом из листьев *S. aucuparia* [12].

Ранее на метастазирующей гематогенно модели карциномы легких Льюис было показано, что антоциансодержащие комплексы (АСК) из плодов *A. melanocarpa* и *S. aucuparia* приводят к повышению антиметастатической активности циклофосфана [12, 13, 21]. Согласно методическим рекомендациям, при оценке новых средств, разрабатываемых для онкологической практики, необходимо изучить активность препарата на двух из общепринятых биологических моделях, используемых в работах по экспериментальной химиотерапии (карцинома легких Льюис, рак легкого-67) [22]. Поэтому следующей экспериментальной моделью по изучению влияния АСК из плодов *A. melanocarpa* и *S. aucuparia* на развитие перевиваемой опухоли был выбран РЛ-67, что явилось целью настоящего исследования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эксперименты выполнены на 57 конвенциональных мышах-самках линии C57BL/6 (массой 20–21 г в возрасте 3 мес.) 1-й категории (сертификат качества № 188-05), полученных из отдела экспериментального биомоделирования НИИФиРМ им. Е.Д. Гольдберга (Томский НИМЦ). Содержание животных осуществляли по правилам, принятым Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и иных научных целей. Эксперименты проведены в соответствии с приказом МЗ РФ № 267 от 19.06.2003 г. “Об утверждении правил лабораторной практики”, Федеральным законом “О лекарственных средствах”, “Руководством по экспериментальному (доклиническому) изучению новых фармакологических веществ” (Москва, 2005). Дизайн экспериментов одобрен Этическим комитетом НИИФиРМ им. Е.Д. Гольдберга (Томский НИМЦ).

Антоциансодержащие комплексы (АСК) получены на кафедре фармакогнозии с курсами ботаники и экологии СибГМУ из плодов *A. melanocarpa* (метод противоточной многоступенчатой реперколяции) и *S. aucuparia* (метод динамической дробной мацерации) [21, 22]. Для получения экстрактов, содержащих антоцианы, был использован 95% этанол. Стандартизация АСК проведена по содержанию антоцианов в пересчете на цианидин-3-О-глюкозид [21, 23].

Рак легкого-67 (РЛ-67) перевивали внутримышечно по 5×10^6 клеток в 0.1 мл физиологического раствора [24]. АСК деалкоголизировали на водяной бане, доводили до прежнего объема дистиллированной водой и вводили мышам внутрижелудочно в дозах 1 и 5 мл/кг ежедневно с 7 сут после перевивки опухоли в течение 11 сут в сочетании с циклофосфаном.

В экспериментах применяли алкилирующий цитостатический препарат циклофосфан (ЦФ) производства ОАО “Биохимик” (Россия), который вводили мышам однократно внутрибрюшинно в дозе 125 мг/кг на 11 сут после трансплантации опухоли. Контрольная группа мышей получала соответствующие растворители.

Таблица 1. Влияние антоциансодержащих комплексов из *A. melanocarpa (*АСК-*A*) и *S. aucuparia (*АСК-*S*) на эффективность лечения циклофосфаном мышей-самок линии C57BL/6 с раком легкого-67
Table 1. Effect of the anthocyanin-containing complexes from *A. melanocarpa* (ACC-A) and *S. aucuparia* (ACC-S) on the efficacy of cyclophosphamide treatment in C57BL/6 mice with Lung cancer-67

Группа наблюдения, доза препарата (количество животных) Observation group, drug dosage (number of animals)	Масса опухоли ($X \pm m$), г Weight of tumo ($X \pm m$), g	ТРО, % TGI, %	ЧМ, % MF, %	Количество метастазов ($X \pm m$) Number of metastases ($X \pm$ m)	Площадь метастазов ($X \pm m$), мм^2 Area of metastases ($X \pm m$), mm^2	ИИМ, % MII, %
1. Контроль (n = 10) 1. Control (n = 10)	2.76 ± 0.45	–	100	9.10 ± 1.40	9.68 ± 3.85	–
2.Циклофосфан, 125 мг/кг (n = 10) 2. Cyclophosphamide, 125 mg/kg (n = 10)	2.09 ± 0.28	24.2	100	4.50 ± 0.72 1–2P < 0.01	0.56 ± 0.18 1–2P < 0.01	50.5
3.Циклофосфан, 125 мг/кг + АСК-*A*, 1 мл/кг (n = 10) 3. Cyclophosphamide, 125 mg/kg + ACC-*A*, 1 ml/kg (n = 10)	2.01 ± 0.44	27.1	70 2–3P < 0.01	3.78 ± 1.21	0.61 ± 0.35	70.9
4.Циклофосфан, 125 мг/кг + АСК-*A*, 5 мл/кг (n = 9) 4. Cyclophosphamide, 125 mg/kg + ACC-*A*, 5 ml/kg (n = 9)	3.00 ± 0.37	–8.9	68 2–4P < 0.01	2.20 ± 0.81 2–4P < 0.05	0.30 ± 0.8 2–4P < 0.05	83.6
5.Циклофосфан, 125 мг/кг + АСК-*S*, 1 мл/кг (n = 10) 5. Cyclophosphamide, 125 mg/kg + ACC-*S*, 1 ml/kg (n = 10)	2.85 ± 0.40	–3.3	10 2–5P < 0.01	0.20 ± 0.20 2–5P < 0.01	0.02 ± 0.01 2–5P < 0.01	99.8
6.Циклофосфан, 125 мг/кг + АСК-*S*, 5 мл/кг (n = 8) 6. Cyclophosphamide, 125 mg/kg + ACC-*S*, 5 ml/kg (n = 8)	2.04 ± 0.40	26.1	38 2–6P < 0.01	0.88 ± 0.52 2–6P < 0.05	0.06 ± 0.04 2–6P < 0.05	96.3

Примечание. Перед уровнем значимости P указаны номера сравниваемых групп. Содержание антоцианов в 1 мл растительного комплекса из *A. melanocarpa* (АСК-*A*) в расчете на сухой остаток составляет 45 мг. Содержание антоцианов в 1 мл растительного комплекса из *S. aucuparia* (АСК-*S*) в расчете на сухой остаток составляет 33 мг. ТРО – торможение роста опухоли, ЧМ – частота метастазов, ИИМ – индекс ингибиции метастазирования.
Note. The numbers of the compared groups are indicated before the significance level P. The content of anthocyanins in 1 ml of the plant complex from *A. melanocarpa* (ACC-*A*) is 45 mg on the dry weight basis. The content of anthocyanins in 1 ml of the plant complex from *S. aucuparia* (ACC-*S*) is 33 mg on dry weight basis. TGI – tumor growth index, MF – metastasis frequency, MII – metastasis inhibition index.

На 21 сут мышей выводили из эксперимента путем дислокации шейного отдела позвоночника, соблюдая "Правила проведения работ с использованием экспериментальных животных", утвержденные МЗ РФ. Определяли массу первичной опухоли, подсчитывали количество и площадь метастазов в легких, вычисляли торможение роста опухоли (ТРО), частоту метастазирования (ЧМ) и индекс ингибирования метастазирования (ИИМ) в процентах [24].

Обработку полученных результатов проводили с использованием непараметрических критериев Вилкоксона–Манна–Уитни (U) и углового преобразования Фишера (φ) ($M \pm m$) (программное обеспечение Statistica). Различия считали достоверными при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В эксперименте на мышах линии C57BL/6 с перевитой РЛ-67 выявлено, что применение циклофосфана привело к достоверному уменьшению количества и площади метастазов в легких в 2.0 и 17.3 раза соответственно, ИИМ составил 50.5% (табл. 1).

При совместном назначении с цитостатиком АСК из *A. melanocarpa* и *S. aucuparia* во всех изучаемых дозах противоопухолевая активность циклофосфана не менялась. Повышение противометастатического эффекта наблюдалось при добавлении в схему химиотерапии АСК из *A. melanocarpa* в дозе 5 мл/кг: количество метастазов в легких и их площадь снизились в 2.0 и 1.9 раза ($P < 0.05$) по сравнению с таковыми у мышей, получавших только циклофосфан. Кроме того, достоверно уменьшилось количество животных с метастазами до 68%, против 100% в группе монохимиотерапии, при этом ИИМ составил 83.6% против 50.5% (табл. 1). Использование цитостатика с АСК из *A. melanocarpa* в меньшей дозе 1 мл/кг также приводило к снижению частоты метастазирования до 70% (табл. 1).

При назначении АСК из *S. aucuparia* в дозе 1 мл/кг наблюдалось достоверное многократное уменьшение количества метастазов в легких и их площади, частота метастазирования снизилась до 10% против 100% ($P < 0.01$) в группе мышей, леченных только цитостатиком. ИИМ в данной группе достиг максимальных значений и составил 99.8%. Аналогичный эффект был получен в группе животных, получавших антоциансодержащий комплекс из *S. aucuparia* в дозе 5 мл/кг совместно с антибластомным препаратом. Так, наблюдалось снижение количества метастазов в легких в 5.1 раза, а их площади – в 9.3 раза ($P < 0.05$), частота метастазирования составила 38% против 100% ($P < 0.01$) в группе мышей, леченных только цитостатиком (табл. 1).

Таким образом, исследование влияния антоциансодержащих комплексов на развитие рака легкого-67 показало, что повышение антиметастатического действия циклофосфана наблюдается при совместном его использовании с АСК как из плодов *A. melanocarpa*, так и из плодов *S. aucuparia*.

В первую очередь, полученные эффекты могут быть связаны с химическим составом растительных комплексов: содержанием фенольных соединений, прежде всего антоцианов [21, 23]. В литературе имеются сведения об антиангиогенном эффекте этих БАВ, механизм действия которых опосредуется через подавление синтеза фактора роста эндотелия сосудов (VEGF), стимулирующего рост кровеносных сосудов, васкуляризацию опухолей и их метастазирование, а также ингибирование экспрессии рецептора VEGF в эндотелиальных клетках [11].

Результаты количественного определения различных групп БАВ в изучаемых АСК доказывают, что помимо антоцианов в состав этих растительных комплексов входят фенолокислоты, флаваноиды, катехины, аскорбиновая кислота, которые являются природными антиоксидантами [21, 23]. Известно, что цитостатическая терапия стимулирует образование свободных радикалов в иммунокомпетентных клетках, приводя к запуску перекисного окисления липидов, что вызывает гибель этих клеток [25, 26]. В литературе встречаются экспериментальные и клинические данные, доказывающие, что использование природных антиоксидантов совместно с цитостатиками может снизить повреждающее действие противоопухолевых препаратов на клетки иммунной системы, повышая тем самым эффективность проводимого лечения [27, 28].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На мышах с раком легкого-67 показано, что при совместном назначении антоциансодержащих комплексов из плодов *A. melanocarpa* и *S. aucuparia* с циклофосфаном наблюдается повышение противометастатического действия цитостатика. Возможно, что в реализации этого фармакологического эффекта приоритетное место занимают антоцианы, входящие в состав изучаемых растительных комплексов.

Результаты проведенных экспериментов доказывают перспективность дальнейшего углубленного изучения антоциансодержащих комплексов, полученных из плодов *A. melanocarpa* и *S. aucuparia,* с целью создания на их основе препаратов для повышения эффективности химиотерапии злокачественных новообразований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Iwamoto T.* 2013. Clinical application of drug delivery systems in cancer chemotherapy: review of the efficacy and side effects of approved drugs. – Biol. Pharm. Bull. 36 (5): 715–718. https://doi.org/10.1248/bpb.b12-01102
2. *Гольдберг Е.Д., Разина Т.Г., Зуева Е.П., Амосова Е.Н., Крылова С.Г., Гольдберг В.Е.* 2008. Растения в комплексной терапии опухолей. М.232 с.
3. *Mishra B.B., Tiwari V.K.* 2011. Natural products: An evolving role in future drug discovery. – Eur. J. Med. Chem. 46(10): 4769–4807. https://doi.org/10.1016/j.ejmech.2011.07.057
4. *Skrovankova S., Sumczynski D., Mlcek J., Jurikova T., Sochor J.* 2015. Bioactive Compounds and Antioxidant Activity in Different Types of Berries. – Int. J. Mol. Sci. 16(10): 24673–24706. https://doi.org/10.3390/ijms161024673
5. *Guerrero J.C., Ciampi L.P., CastillaA.C., Medel F.S., Schalchli H.S., Hormazabal E.H., Bensch E.T., Alberdi M.L.* 2010. Antioxidant capacity, anthocyanins, and total phenols of wild and cultivated berries in Chile. – Chilean J. Agric. Res. 70(4): 537–544. https://oes.chileanjar.cl/files/V70_I4_2010_ENG_JaimeGuerreroC.pdf
6. *Сосипатрова А.А., Демина Н.Б.* 2011. Влияние факторов экстрагирования на эффективность извлечения биологически активных веществ из листьев березы повислой. – Фармация. 1: 25–27. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15587791
7. *Faria A., Pestana D., Teixeira D., de Freitas V., Mateus N., Calhau C.* 2010. Blueberry anthocyanins and pyruvic acid adducts: anticancer properties in breast cancer cell lines. – Phytotherapy Research. 24(12): 1862–1869. https://doi.org/10.1002/ptr.3213

8. *Li L., Adams L.S., Chen S., Killian C., Ahmed A., Seeram N.P.* 2009. *Eugenia jambolana* Lam. berry extract inhibits growth and induces apoptosis of human breast cancer but not non-tumorigenic breast cells. – J. Agric. Food. Chem. 57(3): 826–831. https://doi.org/10.1021/jf803407q

9. *Wang L.S., Stoner G.D.* 2008. Anthocyanins and their role in cancer prevention. – Cancer Lett. 269(2): 281–290. https://doi.org/10.1016 / j.canlet.2008.05.020

10. *Wang Y.P., Cheng M.L., Zhang B.F., Mu M., Zhou M.Y., Wu J., Li C.X.* 2010. Effect of blueberry on hepatic and immunological functions in mice. – Hepatobiliary Pancreat. Dis. Int. 9(2): 164–168. http://www.hbpdint.com/EN/Y2010/V9/I2/164

11. *Гольдина И.А., Сафронова И.В., Гайдуль К.В.* 2015. Полифенольные соединения черники: особенности биологической активности и терапевтических свойств. – Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 10–2: 221–228. https://applied-research.ru/pdf/2015/10-2/7472.pdf

12. *Разина Т.Г., Зуева Е.П., Калинкина Г.И., Исайкина Н.В., Рыбалкина О.Ю., Сафронова Е.А., Ульрих А.В., Хамитова В.Р.* Антиметастатическое средство: Пат. 2657814; Заявл. 19.06.17; Опубл. 15.06.18. Бюл. № 25.

13. *Разина Т.Г., Зуева Е.П., Калинкина Г.И., Андреева В.Ю., Рыбалкина О.Ю., Ульрих А.В., Исайкина Н.В.* Средство, обладающее антиметастатической активностью и повышающее противометастатическое действие циклофосфана: Пат. 2657602; Заявл. 07.12.16; Опубл. 14.06.18. Бюл. № 25.

14. *Лавренов В.К.* 2007. Современная энциклопедия лекарственных растений. М. 272 с.

15. *Государственная* фармакопея Российской федерации. 2018. Научное издание. – 14-е изд. М. Т. 4. 1004 с. http://resource.rucml.ru/feml/pharmacopia/14_4/HTML/index.html

16. *Растительные* ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. 2009. СПб., М. С. 243–245.

17. *Государственный* реестр лекарственных средств. База данных. https://grls.rosminzdrav.ru/grls.aspx

18. *Багхи Д., Сен К.К., Багхи М., Алатай М.* 2004. Антиангиогенные, антиоксидантные и антиканцерогенные свойства нового, богатого антоцианом препарата из экстракта ягод. – Биохимия. 69(1): 95–102. https://biochemistrymoscow.com/f/2004/2004-01-0095-avtjgsek.pdf

19. *Kędzierska M., Malinowska J., Kontek B., Kołodziejczyk-Czepas J., Czernek U., Potemski P, Piekarski J., Jeziorski A., Olas B.* 2013. Chemotherapy modulates the biological activity of breast cancer patients plasma: the protective properties of black chokeberry extract. – Food Chem. Toxicol. 53: 126–132. https://doi.org/10.1016/j.fct.2012.11.042

20. *Abdullah Thani N.A., Keshavarz S., Lwaleed B.A., Cooper A.J., Rooprai H.* 2014. Cytotoxicity of gemcitabine enhanced by polyphenolics from *Aronia melanocarpa* in pancreatic cancer cell line AsPC-1. – J. Clin. Pathol. 67(11): 949–954. https://doi.org/10.1136/jclinpath-2013-202075

21. *Isajkina N.V., Kalinkina G.I., Razina T.G., Zueva E.P., Rybalkina O.U., Ul'rikh A.V., Fedorova E.P., Shilova A.B.* 2018. Sorbus aucuparia L. Fruit Is a Source of the Drug for Increasing the Efficiency of Tumor Chemotherapy. – Russ. J. Bioorg. Chem. 44(7): 899–905. https://doi.org/10.1134/S1068162018070038

22. *Руководство* по проведению доклинических исследований лекарственных средств. Часть первая. 2005. М. 944 с.

23. *Андреева В.Ю., Шейкин В.В., Калинкина Г.И., Разина Т.Г., Зуева Е.П., Рыбалкина О.Ю., Ульрих А.В.* 2020. Разработка средства на основе плодов аронии черноплодной (*Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot), повышающего эффективность химиотерапии опухолей. – Химия растительного сырья. 4: 219–226. http://journal.asu.ru/cw/article/view/6339/7433

24. *Софьина З.П., Сыркин А.Б., Голдин А., Кляйн А.* 1980. Экспериментальная оценка противоопухолевых препаратов в СССР и США. М. 296 с.

25. *Зиновьева В.Н., Спасов А.А.* 2004. ДНК-протекторная активность природных и синтетических антиоксидантов. – Биомедицинская химия. 50(3): 231–242. http://pbmc.ibmc.msk.ru/ru/article-ru/PBMC-2004-50-3-231/

26. *Кит О.И., Франциянц Е.М., Никипелова Е.А., Комарова Е.Ф.* 2014. Состояние свободнорадикальных процессов в ткани злокачественной опухоли толстой кишки. – Сибирское медицинское обозрение. 1: 30–34. https://smr.krasgmu.ru/journal/1199_5-sostoyanie_sv.pdf

27. *Бондаренко И.В., Прохач А.В.* 2015. Роль антиоксидантной терапии в процессе системного лечения рака молочной железы. – Вестник проблем биологии и медицины. 4(2): 9–14. https://vpbm.com.ua/vyipusk-4-tom-2-(125),-2015/8442

28. *Зорькина А.В., Скопин П.И.,* 2011. Модификация противоопухолевой химиотерапии антиоксидантными препаратами в эксперименте. – Сибирский онкологический журн. 1: 34–39. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15592626

Aronia melanocarpa and *Sorbus aucuparia* (Rosaceae) as a Promising Source of Anthocyanin Complexes as an Add-On to Cyclophosphamide Therapy

O. Yu. Rybalkina[a, b, *], T. G. Razina[a], E. A. Safonova[a], E. A. Kiseleva[a], A. V. Ulirich[a], V. Yu. Andreeva[b], N. V. Isaikina[b], G. I. Kalinkina[b], E. P. Zueva[a]

[a]*Goldberg Research Institute of Pharmacology and Regenerative Medicine, Tomsk National Research Medical Center, Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia*

[b]*Siberian State Medical University, Tomsk, Russia*

**e-mail: olgatomsk87@gmail.com*

Abstract—The effect of anthocyanin-containing complexes (ACC) obtained from *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott and *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) on the effectiveness of chemotherapy in Lung cancer-67 mice was studied. It has been shown that administration of the studied ACC as an add-on to cyclophosphamide therapy increased antimetastatic effect of the cytostatic drug. The obtained results show the prospects of further in-depth study of these plant complexes for developing on their basis new drugs that can increase the effectiveness of malignant chemotherapy.

Keywords: anthocyanins, *Aronia melanocarpa*, *Sorbus aucuparia*, lung cancer 67, chemotherapy

REFERENCES

1. *Iwamoto T.* 2013. Clinical application of drug delivery systems in cancer chemotherapy: review of the efficacy and side effects of approved drugs. – Biol. Pharm. Bull. 36 (5): 715–718. https://doi.org/10.1248/bpb.b12-01102.
2. *Goldberg E.D., Razina T.G., Zueva E.P., Amosova E.N., Krylova S.G., Gol'dberg V.E.* 2008. [Plants in complex therapy of tumors]. M. 232 p. (In Russian)
3. *Mishra B.B., Tiwari V.K.* 2011. Natural products: An evolving role in future drug discovery. – Eur. J. Med. Chem. 46(10): 4769–4807. https://doi.org/10.1016/j.ejmech.2011.07.057
4. *Skrovankova S., Sumczynski D., Mlcek J., Jurikova T., Sochor J.* 2015. Bioactive Compounds and Antioxidant Activity in Different Types of Berries. – Int. J. Mol. Sci. 16(10): 24673–24706. https://doi.org/10.3390/ijms161024673
5. *Guerrero J.C., Ciampi L.P., CastillaA.C., Medel F.S., Schalchli H.S., Hormazabal E.H., Bensch E.T., Alberdi M.L.* 2010. Antioxidant capacity, anthocyanins, and total phenols of wild and cultivated berries in Chile. – Chilean J. Agric. Res. 70(4): 537–544. https://oes.chileanjar.cl/files/V70_I4_2010_ENG_JaimeGuerreroC.pdf
6. *Sosipatrova A.A., Demina N.B.* 2011. Influence of extracting factors on the efficiency of removal of biologically active substances from silver birch (*Betula pendula* Roth.) leaves. – Pharmacy. 1: 25–27. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15587791 (In Russian)
7. *Faria A., Pestana D., Teixeira D., de Freitas V., Mateus N., Calhau C.* 2010. Blueberry anthocyanins and pyruvic acid adducts: anticancer properties in breast cancer cell lines. – Phytotherapy Research. 24(12): 1862–1869. https://doi.org/10.1002/ptr.3213
8. *Li L., Adams L.S., Chen S., Killian C., Ahmed A., SeeramN.P.* 2009. *Eugenia jambolana* Lam. berry extract inhibits growth and induces apoptosis of human breast cancer but not non-tumorigenic breast cells. – J. Agric. Food. Chem. 57(3): 826–831. https://doi.org/10.1021/jf803407q
9. *Wang L.S., Stoner G.D.* 2008. Anthocyanins and their role in cancer prevention. – Cancer Lett. 269(2): 281–290. https://doi.org/10.1016/j.canlet.2008.05.020
10. *Wang Y., Cheng M.L., Zhang B.F., Mu M., Zhou M.Y., Wu J., Li C.X.* 2010. Effect of blueberry on hepatic and immunological functions in mice. – Hepatobiliary Pancreat. Dis. Int. 9(2): 164–168. http://www.hbpdint.com/EN/Y2010/V9/I2/164
11. *Goldina I.A., Safronova I.V., Gajdul K.V.* 2015. Polyphenolic compounds of blueberries: features of biological activity and therapeutic properties. – International J. Applied and Fundamental Research. 10–2: 221–228. https://applied-research.ru/pdf/2015/10-2/7472.pdf (In Russian)
12. *Razina T.G., Zueva E.P., Kalinkina G.I., Isajkina N.V., Rybalkina O.Yu., Safronova E.A., Ul'rikh A.V., Khamitova V.R.* [Antimetastatic agent]: Pat. 2657814; Zayavl. 19.06.17; Opubl. 15.06.18. Byul. № 25. (In Russian)
13. *Razina T.G., Zueva E.P., Kalinkina G.I., Andreeva V.Yu., Rybalkina O.Yu., Ulrikh A.V., Isajkina N.V.* [A drug exhibiting antimetastatic activity and increasing antimetastatic effect of cyclophosphamide]: Pat. 2657602; Zayavl. 07.12.16; Opubl. 14.06.18. Byul. № 25. (In Russian)
14. *Lavrenov V.K.* 2007. Modern encyclopedia of medicinal plants. M. 272 p. (In Russian)

15. *State* Pharmacopoeia of the Russian Federation 2018. – 14th ed. – Moscow. V. 4. 1004 p. http://resource.rucml.ru/feml/pharmacopia/14_4/HTML/index.html (In Russian)
16. [*Plant* resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Families Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae]. 2009. V. 2. St. Petersburg, Moscow. P. 243–245. (In Russian)
17. *State* Register of Medicinal Remedies. Database. https://grls.rosminzdrav.ru/grls.aspx (In Russian)
18. *Bagchi D., Sen C.K., Bagchi M., Alatajy M.* 2004. Anti-angiogenic, antioxidant and anti-carcinogenic properties of a novel anthocyanin-rich berry extract formula. – Biochemistry (Moscow). 69(1): 95–102. https://biochemistrymoscow.com/f/2004/2004-01-0095-avtjgsek.pdf (In Russian)
19. *Kędzierska M., Malinowska J., Kontek B., Kołodziejczyk-Czepas J., Czernek U., Potemski P., Piekarski J., Jeziorski A., Olas B.* 2013. Chemotherapy modulates the biological activity of breast cancer patients plasma: The protective properties of black chokeberry extract. – Food Chem. Toxicol. 53: 126–132. https://doi.org/10.1016/j.fct.2012.11.042
20. *Abdullah Thani N.A., Keshavarz S., Lwaleed B.A., Cooper A. J., Rooprai H.* 2014. Cytotoxicity of gemcitabine enhanced by polyphenolics from *Aronia melanocarpa* in pancreatic cancer cell line AsPC-1. – J. Clin. Pathol. 67(11): 949–954. https://doi.org/10.1136/jclinpath-2013-202075
21. *Isajkina N.V., Kalinkina G.I., Razina T.G., Zueva E.P., Rybalkina O.Yu., Ul'rikh A.V., Fedorova E.P., Shilova A.B.* 2018. Sorbus aucuparia L. Fruit Is a Source of the Drug for Increasing the Efficiency of Tumor Chemotherapy. – Russ. J. Bioorg. Chem. 44(7): 899–905. https://doi.org/10.1134/S1068162018070038
22. [*Guidelines* for conducting preclinical studies of drugs]. Part one. 2005. Moscow. 944 p. (In Russian)
23. *Andreeva V.Yu., SHejkin V.V., Kalinkina G.I., Razina T.G., Zueva E.P., Rybalkina O.Yu., Ul'rih A.V.* 2020. Development of a drug based on the fruits of chokeberry (*Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot) improving the efficiency of cancer chemotherapy. – Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 4: 219–226. http://journal.asu.ru/cw/article/view/6339/7433 (In Russian)
24. *Sof'ina Z.P., Syrkin A.B., Goldin A., Klyajn A.* 1980. [Experimental testing of antitumor drugs in the USSR and USA]. Moscow. 296 p. (In Russian)
25. *Zinovjeva V.N., Spasov A.A.* 2004. DNA-protective activity of natural and synthetic antioxidants. – Biomeditsinskaya Khimiya. 50(3): 231–242. http://pbmc.ibmc.msk.ru/en/article-en/PBMC-2004-50-3-231/ (In Russian)
26. *Kit O.I., Frantsiyants E.M., Nikipelova E.A., Komarova E.F.* 2014. Condition of free radical processes in the tissue of a malignant tumor of the colon. – Siberian Medical Review. 1: 30–34. https://smr.krasgmu.ru/journal/1199_5-sostoyanie_sv..pdf
27. *Bondarenko I.V., Prokhach A.V.* 2015. The role of antioxidant therapy in the system treatment of breast cancer. – Bulletin of Problems in Biology and Medicine. 4(2): 9–14. https://vpbm.com.ua/vyipusk-4-tom-2-(125),-2015/8442 (In Russian)
28. *Zorkina A.V., Skopin P.I.* 2011. Modification of antitumor therapy with antioxidant drugs in experimental studies. – Siberian J. Oncology. 1: 34–39. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15592626 (In Russian)