
СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, вып. 2, 2020

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Жизненное состояние, скорость роста и надземная фитомасса *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в средневозрастных северотаежных лесах

П. Н. Катютин, В. В. Горшков

99

Биология ресурсных видов

Биологические особенности семян некоторых видов флоры Дальнего Востока России

Т. В. Ступникова

112

Особенности строения и роста корневых систем *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в молодых сосновых лесах Кольского полуострова

В. Т. Ярмишко, О. В. Игнатьева

129

Структура популяций растений

Фитоценотическая характеристика, онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) в Сибири

В. А. Черёмушкина, А. А. Гусева, Н. И. Макунина, А. Ю. Асташенков, Г. Р. Денисова

138

Антропогенное воздействие на растительные ресурсы

Особенности структуры сообществ экотонного комплекса ельник черничный–осинник злаково-разнотравный в условиях Республики Карелия

*Н. В. Геникова, В. А. Харитонов, А. Н. Пеккоев, А. Ю. Карпечко,
А. В. Кикеева, А. М. Крышень, Р. П. Обабко*

151

Компонентный состав ресурсных видов

Экдистероиды и фенольные соединения некоторых видов Caryophyllaceae

*Л. Н. Зибарева, Е. С. Филоненко, Е. А. Кастерова, Т. П. Анцупова,
Г. Б. Ендонова, С. В. Нестерова*

165

Биологическая активность растений

Биологически активные вещества в листьях и соцветиях *Spiraea media* (Rosaceae) в природных условиях и в культуре на территории Республики Коми

Т. И. Шишова, А. Н. Смирнова, И. В. Бешлей

173

Методика исследований

Сравнительный анализ некоторых классических и современных методик определения площади листовой поверхности

М. М. Дорофеева, С. А. Бонецкая

182

Contents

Vol. 56, issue 2, 2020

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Resources of Useful Plants and Plant Associations

Vitality, Growth Speed and Aboveground Biomass of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in Middle-Aged North Taiga Forests

P. N. Katyutin, V. V. Gorshkov 99

Biology of Resource Species

Biological Characteristics of the Seeds of Some Russian Far East Species

T. V. Stupnikova 112

Structural and Growth Features of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) Root System in Young Pine Forests of the Kola Peninsula

V. T. Yarmishko, O. V. Ignatieva 129

Structure of Plant Populations

Phytocenotic Characteristics, Ontogenetic Structure and Assessment of the State of *Scutellaria scordifolia* (Lamiaceae) Coenopopulations in Siberia

V. A. Cheryomushkina, A. A. Guseva, N. I. Makunina, A. Yu. Astashenkov, G. R. Denisova 138

Anthropogenic Influence on Plant Resources

Structure of Bilberry Spruce–Grass–Forbs Aspen Forest Ecotone Communities in the Republic of Karelia

N. V. Genikova, V. A. Kharitonov, A. N. Pekkoev, A. Yu. Karpechko, A. V. Kikeeva, A. M. Kryshen, R. P. Obabko 151

Component Composition of Resource Species

Ecdysteroids and Phenolic Compounds in Some Caryophyllaceae Species

L. N. Zibareva, E. S. Filonenko, E. A. Kasterova, T. P. Antsupova, G. B. Endonova, S. V. Nesterova 165

Biological Activity of Resource Species

Biologically Active Compounds in Leaves and Inflorescences of Wild and Cultivated *Spiraea media* (Rosaceae) from the Komi Republic

T. I. Shirshova, A. N. Smirnova, I. V. Beshley 173

Methods of Investigation

Comparative Analysis of Some Classical and Contemporary Techniques for Determining Leaf Blade Area

M. M. Dorofeeva, S. A. Bonetskaya 182

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ, СКОРОСТЬ РОСТА
И НАДЗЕМНАЯ ФИТОМАССА *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE)
В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ

© 2020 г. П. Н. Катютин¹, *, В. В. Горшков¹

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

*e-mail: PauRussia@binran.ru

Поступила в редакцию 26.01.2020 г.

После доработки 28.02.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Целью работы являлась оценка различий биологического и ресурсного потенциала деревьев сосны обыкновенной разных категорий жизненного состояния и верификация коэффициентов, используемых для расчета индексов жизненного состояния древостоев. Исследование выполнено в 80-летних северотаежных зеленомошно-лишайниковых сосновых лесах на территории Кольского полуострова. Проанализирована структура надземной фитомассы и показатели роста деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), отягченных к четырем виталитетным категориям (здоровые, умеренно ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие). Установлены достоверные (1.5–4.5-кратные) различия особей разных категорий по абсолютной и относительной (на единицу высоты и диаметра) массе охвоенных ветвей и массе хвои. Охарактеризованы различия в динамике радиального прироста деревьев разного уровня жизненного состояния. Дана оценка доли деревьев разных виталитетных категорий в общем запасе стволовой древесины, ветвей и хвои средневозрастных древостоев. Предложены верифицированные по массе хвои коэффициенты уравнения для расчета индекса жизненного состояния древостоев.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, категория состояния, фитомасса, радиальный прирост, индекс жизненного состояния, сосновые леса, северная тайга

DOI: 10.31857/S0033994620020065

Классификация деревьев по социальному положению и роли в древесном ярусе является одной из наиболее давних, но не утративших своей актуальности проблем лесоведения. Активная разработка принципов диагностики жизненного состояния деревьев и древостоев лесообразующих видов получила дополнительный импульс во второй половине прошлого—начале нынешнего века в связи с оценкой влияния промышленного загрязнения на состояние лесов [1–11] и сохраняет свое значение до настоящего времени [12–17].

В настоящее время согласно действующему законодательству на территории Российской Федерации принята шкала, которая включает 11 категорий состояния деревьев: I – здоровые (без признаков ослабления); II – ослабленные; III – сильно ослабленные; IV – усыхающие; V – свежий сухостой; VI – старый сухостой; VII – свежий ветровал; VIII – свежий бурелом; IX – старый ветровал; X – старый бурелом; XI – аварийные деревья [18]. В практике мониторинга состояния лесов, подвергающихся антропогенному воздействию, выделяют, как правило, от 3 до 6 виталитетных кате-

горий деревьев [1, 5, 6, 11, 19–25]. Эти классификации в своей основе применимы и к оценке состояния древостоев фоновых территорий [26–31], где виталитетная дифференциация обусловлена процессами конкуренции. Все предложенные в отечественной лесной науке классификации жизненного состояния деревьев в значительной степени опирались на принципы оценочной шкалы, разработанной и обоснованной в начале 70-х годов прошлого века [18, 32, 33]. Она отличалась, с одной стороны, относительной простотой и незначительными трудозатратами, с другой – достаточно высокой скоростью получения результата и удовлетворительной информативностью.

Диагностика состояния деревьев осуществляется путем глазомерной качественной или полуколичественной оценки одного или нескольких признаков. Основными критериями выделения виталитетных категорий особей выступают характеристики крон и ассимиляционного аппарата. Оцениваются, прежде всего, такие параметры, как степень дефолиации и дехромации, относительная плотность (ажурность) кроны по отноше-

нию к эталонным значениям. Определение эталона является особой проблемой, подходы к решению которой неодинаковы у разных исследователей.

На основе соотношения особей разных категорий состояния были разработаны интегральные индексы состояния древостоев [21, 34] или лесных сообществ в целом [10]. При оценке состояния древостоев каждой из виталитетной категории присваивается условный коэффициент, который должен с той или иной степенью приближения отражать ее жизненный и продукционный потенциал, определяемый, прежде всего, объемом способных к нормальному функционированию ассимиляционных органов. Предложенные в настоящее время коэффициенты массы хвои особей разных категорий состояния определены преимущественно на основе экспертных оценок или по принципу равномерного уменьшения от высших категорий к низшим.

Целью настоящей работы является оценка объективности выделения виталитетных категорий у древесных растений и верификация коэффициентов, используемых для расчета индексов жизненного состояния древостоев на основе определения надземной фитомассы и показателей роста особей сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), имеющих разный уровень жизненного состояния.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено в подзоне северной тайги на территории Кольского полуострова, в районе среднего течения реки Лива (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.) в 80-летних зеленомошно-лишайниковых сосновых лесах, сформировавшихся после катастрофических пожаров конца 20-х годов прошлого века.

Изученные сообщества располагаются на первой надпойменной террасе р. Ливы, сформированной песчаными водно-ледниковыми отложениями. Почвообразующие породы отличаются высокой водопроницаемостью и бедностью элементами минерального питания. На них формируются подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, песчаные, средне скелетные [35]. Почвы отличаются коротким профилем (до 60 см) и накоплением оксалаторастворимых соединений Al и Fe в иллювиальном горизонте при низком содержании в нем (не более 1.5%) фульватного гумуса [36, 37].

В исследованных сообществах основу древесного яруса (70–100% по запасу) составляют особи *Pinus sylvestris* L. послепожарного происхождения. Таксационные характеристики деревьев разных категорий состояния представлены в табл. 1.

Категории жизненного состояния деревьев сосны обыкновенной определялись с учетом имеющихся рекомендаций [5, 8, 18, 21, 27, 33, 38]. Основным критерием служил показатель плотности кроны, который оценивался по отношению к плотности кроны эталонной особи (сформировавшейся в условиях минимального конкурентного воздействия) соответствующего возраста, принимаемой за 1. Выделялось 5 категорий состояния: I – неугнетенные (здоровые) особи – относительная плотность кроны (CD) > 75–100% (в среднем 87.5%), II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) особи – CD > 50–75% (в среднем 62.5%), III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) особи – CD > 25–50% (в среднем 37.5%), IV – усыхающие особи – CD > 0–25% (в среднем 12.5%), V – сухие особи. Если принять относительную плотность кроны здоровых особей в составе древостоев (87.5%) за 1.0, то коэффициенты плотности кроны умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих особей составят соответственно 0.71, 0.43 и 0.14. Эти величины и были предложены В.Т. Ярмишко с соавторами [39] для расчета величины индекса жизненного состояния древостоев.

В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют лишайники рода *Cladonia* (*Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo, *Cladonia rangiferina* (L.) Nyl., *Cladonia mitis* (Sandst.) Hustich). Покров мхов (*Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. и *Dicranum polysetum* Sw.) составляет около 15%.

На первом этапе исследования были отобраны 70–80-летние модельные деревья сосны (19 деревьев в лесном сообществе и 2 модельных дерева на вырубке-гари) с диаметром ствола на высоте 1.3 м 14–18 см. Количество модельных деревьев, относящихся к категориям здоровых, умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих составило соответственно 4, 5, 6 и 4. Группы особей, относящихся к разным категориям состояния, по величине среднего диаметра достоверно не различались ($K-W = 2.64$; $P = 0.45$). Среднее значение диаметра в пределах всей выборки модельных особей составило 15.9 ± 0.3 см.

После спиливания у всех моделей измеряли диаметры ствола через каждые два метра, начиная от основания, общую высоту и протяженность кроны. Затем методом полного взвешивания отдельных фракций на электронных весах с точностью 0.01–0.001 г определяли сырую массу ствола в коре, массу живых неоховоенных ветвей, массу ветвей, несущих хвою, массу хвои и массу сухих ветвей [40]. Для дальнейшего определения воздушно-сухой массы отбирались образцы каждой фракции. Всего было отобрано 300 образцов.

Таблица 1. Параметры деревьев разных категорий состояния в изученных древостоях сосны обыкновенной
Table 1. Parameters of the trees of different vitality classes in the studied Scots pine stands

Категория состояния Vitality class	<i>N</i>	<i>A</i> ₀ , лет <i>A</i> ₀ , years	<i>A</i> _{1,3} , лет <i>A</i> _{1,3} , years	<i>D</i> ₀ , см <i>D</i> ₀ , cm	<i>D</i> _{1,3} , см <i>D</i> _{1,3} , cm	<i>H</i> , м <i>H</i> , m
ПП 1 Sample plot 1						
I	33	66–80	44–70	11.3–29.4	9.6–22.5	8–15.4
II	30	71–80	54–69	8.1–24.6	5.8–20	5.1–15.4
III	27	65–77	43–68	6.2–26.1	4–21.4	4.5–14.5
IV	11	66–73	50–63	6.2–12.1	4.1–10	4.7–11.2
V	5	73	–	8.7–13.5	7.5–9	5.8–8
ПП 2 Sample plot 2						
I	10	65–80	60	21.5–33.3	11.8–26.1	10–13
II	37	68–80	56–70	13.6–39.4	11.4–29.4	8.7–16
III	44	62–71	49–60	11–26.7	4.2–22.9	8.5–15.5
IV	20	61–68	47–55	6–16.3	4–13.6	5.2–11
V	10	–	–	8.1–15.9	5.2–16.5	4.2–10.3
В среднем Average						
I	43	73 ± 4	61 ± 9	21 ± 5	18 ± 4	12 ± 2
II	67	75 ± 7	63 ± 6	20 ± 5	16 ± 4	12 ± 2
III	71	71 ± 7	59 ± 7	16 ± 5	12 ± 4	11 ± 2
IV	31	67 ± 3	58 ± 5	10 ± 3	8 ± 3	8 ± 2
V	15	–	–	11 ± 2	8 ± 3	7 ± 2

Примечание. I – неугнетенные (здоровые) деревья; II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) деревья; III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) деревья; IV – усыхающие деревья; V – сухие деревья. *N* – количество деревьев; *A*₀, *A*_{1,3} – возраст, установленный у основания ствола и на высоте 1.3 м; *D*₀, *D*_{1,3} – диаметр ствола у основания и на высоте 1.3 м; *H* – высота.

Note. I – unoppressed (healthy) trees; II – moderately oppressed (moderately weakened) trees; III – strongly oppressed (strongly weakened) trees; IV – dying trees; V – dry trees. *N* – number of trees; *A*₀, *A*_{1,3} – tree age determined at the tree base and at breast height (1.3 m); *D*₀, *D*_{1,3} – trunk diameter at the base and at breast height (1.3 m); *H* – height.

Для изучения динамики радиального прироста у моделей отбирали спилы древесины у основания ствола, на высоте 1.3 м. После подготовки (шлифовки) спилов измерение радиального прироста проводилось по общепринятым методикам [41, 42] с использованием микроскопа МБС-10 и полуавтоматической установки LINTAB-6 с точностью 0.01 мм.

Коэффициент синхронности *K*_с прироста деревьев разного жизненного состояния определялся на основе уравнения вида [41]:

$$K_c = \frac{n^+}{n-1} \times 100,$$

где *n*⁺ – количество совпавших по направлению годичных отрезков кривой; *n* – длительность временного интервала, лет.

При анализе скорости роста использовались средние значения, полученные путем сглаживания величин радиального прироста за 5 лет.

Обработка данных проводилась с использованием методов описательной статистики, корреляционного и регрессионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Надземная фитомасса модельных деревьев

Особи, имеющие одинаковый диаметр и относящиеся к разным категориям состояния, по величине общей надземной фитомассы, массы ствола и скелетной части кроны достоверно не различаются (табл. 2). Общая воздушно-сухая надземная фитомасса модельных деревьев сосны обыкновенной составляет в среднем 76 кг; у отдельных особей она имеет двукратные различия, варьируя от 52 до 106 кг. Масса ствола и неохвоенных ветвей варьирует соответственно от 33 до 79 кг и от 3.4 до 15.5 кг, составляя в среднем 54 ± 3 и 9.5 ± 0.7 кг. В процентном выражении на массу ствола приходится в среднем 73%, на массу неохвоенных ветвей – 13% от общей надземной фитомассы (табл. 3).

Масса сухих ветвей, охвоенных ветвей и масса хвои имеют значимую связь с уровнем жизненного состояния особей сосны (соответственно *R* = 0.46, *P* < 0.05; *R* = – 0.89, *P* < 0.001 и *R* = – 0.95, *P* < 0.001). Достоверными, примерно двукратными различиями массы сухих ветвей характеризуются здоровые (3.6 ± 0.8 кг) и усыхающие (8.0 ± 2 кг) особи

Таблица 2. Воздушно-сухая фитомасса (кг) модельных деревьев сосны обыкновенной разных категорий состояния
Table 2. Air-dry biomass (kg) of model Scots pine trees of different vitality classes

Категория состояния Vitality class	N	Ствол в коре Trunk with bark	Неохвоенные живые ветви Live branches	Сухие ветви Dry branches	Охвоенные ветви Branches with needles			Всего Total
					всего total	хвоя needles	ветви branches	
В составе древостоя In the forest stand								
I	4	$\frac{61 \pm 8a^*}{37-74}$	$\frac{12 \pm 1a}{9.5-14.5}$	$\frac{3.6 \pm 0.8a}{2.8-6.1}$	$\frac{9.3 \pm 0.6a}{8.1-10.4}$	$\frac{6.6 \pm 0.4a}{5.7-7.6}$	$\frac{2.7 \pm 0.3a}{2.0-3.4}$	$\frac{86 \pm 10a}{57-104}$
II	5	$\frac{58 \pm 9a}{33-79}$	$\frac{9.6 \pm 0.8a}{8.2-12.8}$	$\frac{4.7 \pm 0.9ab}{3.1-8.3}$	$\frac{6.2 \pm 0.1b}{6.0-6.8}$	$\frac{4.4 \pm 0.2b}{3.9-4.9}$	$\frac{1.8 \pm 0.1b}{1.5-2.2}$	$\frac{78 \pm 10a}{52-106}$
III	6	$\frac{54 \pm 3a}{42-64}$	$\frac{8.4 \pm 0.6a}{6.9-10.9}$	$\frac{5.1 \pm 0.8ab}{3.2-8.7}$	$\frac{4.8 \pm 0.3c}{3.5-5.4}$	$\frac{3.5 \pm 0.2c}{2.7-4.3}$	$\frac{1.4 \pm 0.1b}{0.8-1.8}$	$\frac{72 \pm 3a}{58-83}$
IV	4	$\frac{50 \pm 5a}{41-62}$	$\frac{9 \pm 2a}{3.4-15.5}$	$\frac{8 \pm 2b}{3.4-13.4}$	$\frac{2.1 \pm 0.2d}{1.5-2.5}$	$\frac{1.5 \pm 0.2d}{1.0-1.8}$	$\frac{0.6 \pm 0.1c}{0.5-0.8}$	$\frac{69 \pm 6a}{58-83}$
На вырубке At felling								
I	2	$\frac{41 \pm 16a}{25-58}$	$\frac{12 \pm 4a}{8-16}$	$\frac{0.4 \pm 0.2c}{0.2-0.6}$	$\frac{15 \pm 2e}{12-17}$	$\frac{10 \pm 2e}{8-12}$	$\frac{4.7 \pm 0.2e}{4.2-5.2}$	$\frac{68 \pm 24a}{45-92}$

Примечание. I – неугнетенные (здоровые) деревья; II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) деревья; III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) деревья; IV – усыхающие деревья; V – сухие деревья. Над чертой – среднее значение фитомассы с ошибкой, под чертой – диапазон значений. * Значения, отмеченные разными буквенными индексами, достоверно различаются при уровне значимости $P < 0.05$.

Note. I – unoppressed (healthy) trees; II – moderately oppressed (moderately weakened) trees; III – strongly oppressed (strongly weakened) trees; IV – dying trees; V – dry trees. Above the line – the average value of phytomass and an error, below the line – the range of values. * Values marked with different letter indices differ at a significance level of $P < 0.05$.

(табл. 2). У здоровых деревьев масса сухих ветвей варьирует от ~3 до 6 кг, у усыхающих – от 3 до 13 кг. Как показывают полученные данные, одинаковые по диаметру особи всех категорий состояния могут иметь одинаковую и, в ряде случаев, довольно низкую (~3 кг), массу сухих ветвей (табл. 2). Доля сухих ветвей в общей фитомассе у здоровых, умеренно и сильно ослабленных деревьев достоверно не различается и составляет в среднем ~5.5%, у усыхающих – она является в 2 раза более высокой (табл. 3).

Существенное различие деревьев разных категорий состояния выявлено по массе охвоенных ветвей и хвои. Воздушно-сухая масса охвоенных ветвей имеет значимые различия у здоровых, умеренно ослабленных и усыхающих особей. У здоровых деревьев сосны обыкновенной она максимальна и составляет в среднем ~3 кг, у умеренно и сильно ослабленных особей она достоверно не различается и является более низкой (от 1.5 до ~2 кг), минимальное значение характерно для усыхающих деревьев – в среднем ~0.5 кг (табл. 2). Доля охвоенных ветвей в общей надземной фитомассе снижается от ~3% у здоровых деревьев до 1% – у усыхающих (табл. 3).

Масса хвои достоверно различается у особей всех категорий состояния. В ряду от здоровых до усыхающих особей ее средняя величина изменяется от ~6.5 до 1.5 кг (табл. 2). В общей надземной фитомассе доля хвои уменьшается от 8% у здоровых особей сосны до ~2% – у усыхающих. Средние значения массы охвоенных ветвей и массы хвои у здоровых деревьев соответственно в 1.5, 2 и 4.5 раза превышают соответствующие значения у умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих особей. В соответствии с полученными данными, эти параметры можно рассматривать как индикационные в отношении различий между особями разного уровня жизненного состояния.

Установленное процентное соотношение основных фракций фитомассы здоровых и умеренно ослабленных деревьев сосны в целом соответствует оценкам, полученным ранее в молодых и средневозрастных сосновых древостоях на Кольском полуострове и сопряженных районах, находящихся вне зоны промышленного загрязнения [8, 43–49]. Структура фитомассы сильно ослабленных и усыхающих особей в настоящем исследовании сопоставима со структурой, характерной для деревьев сосны, сформировавшихся в зоне с высоким уровнем промышленного загрязнения [8, 50].

Таблица 3. Соотношение (%) фракций фитомассы модельных деревьев сосны обыкновенной разных категорий состояния

Table 3. The ratio (%) of biomass fractions of model Scots pine trees of different vitality classes

Категория состояния Vitality class	N	Ствол в коре Trunk with bark	Неохвоенные живые ветви Live branches	Сухие ветви Dry branches	Охвоенные ветви Branches with needles			Всего Total
					всего total	хвоя needles	ветви branches	
В составе древостоя In the forest stand								
I	4	$\frac{70 \pm 2a^*}{64-73}$	$\frac{14 \pm 1a}{11-17}$	$\frac{4 \pm 1a}{3-6}$	$\frac{11 \pm 1a}{9-14}$	$\frac{8.0 \pm 0.8a}{6.5-10}$	$\frac{3.2 \pm 0.4a}{2-4}$	100
II	5	$\frac{73 \pm 3a}{63-79}$	$\frac{13 \pm 1a}{10-16}$	$\frac{6 \pm 1a}{3-9}$	$\frac{8 \pm 1b}{6-12}$	$\frac{6.0 \pm 0.9b}{4-9}$	$\frac{2.5 \pm 0.3ab}{1-3}$	100
III	6	$\frac{74 \pm 1a}{71-78}$	$\frac{12 \pm 1a}{9-13}$	$\frac{7 \pm 1a}{4-12}$	$\frac{7 \pm 0.4b}{5-8}$	$\frac{4.8 \pm 0.2b}{4-5.5}$	$\frac{2.0 \pm 0.2b}{1-3}$	100
IV	4	$\frac{73 \pm 1a}{70-76}$	$\frac{13 \pm 3a}{5-19}$	$\frac{12 \pm 4b}{4-21}$	$\frac{3.1 \pm 0.4c}{2-4}$	$\frac{2.2 \pm 0.3c}{1.4-2.8}$	$\frac{1.0 \pm 0.1c}{0.7-1.4}$	100
На вырубке At felling								
I	2	$\frac{59 \pm 4b}{55-63}$	$\frac{17.5 \pm 0.4b}{17-18}$	$\frac{0.5 \pm 0.1a}{0.4-0.6}$	$\frac{23 \pm 4d}{19-28}$	$\frac{16 \pm 3d}{13-18}$	$\frac{8 \pm 2d}{6-9}$	100

Примечание. I – неугнетенные (здоровые) деревья; II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) деревья; III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) деревья; IV – усыхающие деревья; V – сухие деревья. Над чертой – среднее значение с ошибкой, под чертой – диапазон значений. * Значения, отмеченные разными буквенными индексами, достоверно различаются при уровне значимости $P < 0.05$.

Note. I – unoppressed (healthy) trees; II – moderately oppressed (moderately weakened) trees; III – strongly oppressed (strongly weakened) trees; IV – dying trees; V – dry trees. Above the line – the average value and an error, below the line – the range of values. * Values marked with different letter indices differ at a significance level of $P < 0.05$.

В последнем случае регистрируется увеличение доли сухих ветвей (до 3-крат) и снижение доли хвои (1.5–2-кратное) в общей надземной фитомассе по сравнению со здоровыми деревьями в древостоях фоновых территорий.

Здоровые деревья сосны обыкновенной, произрастающие на вырубке-гари и имеющие близкие к остальным модельным особям показатели диаметра ствола, отличаются от здоровых деревьев в составе древостоя достоверно более высокими значениями массы охвоенных ветвей и хвои (табл. 2). Различия по массе ствола и общей надземной фитомассе (1.3–1.5-кратные) в данной выборке не удалось доказать статистически. Кроме того, здоровые деревья на вырубке по сравнению со здоровыми деревьями в древостое имеют достоверно более низкую долю в общей фитомассе стволовой древесины (59% против 70%) и более высокую долю охвоенных ветвей (8% против 3%) и хвои (16% против 8%).

Анализ относительных величин массы хвои позволил установить, что показатель массы хвои на единицу высоты значимо различается ($K-W = 18.48$, $P < 0.001$) у особей всех категорий состояния. У здоровых деревьев в составе древостоев на каждый метр высоты приходится 0.54 кг воздушно-

сухой массы хвои; в условиях свободного развития на вырубке этот показатель в 2 раза выше. У умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих особей масса хвои на единицу высоты ствола составляет соответственно 0.33, 0.26 и 0.13 кг, то есть 60, 48 и 24% от величины у здоровых особей в древостое.

При анализе относительной массы хвои, приходящейся на единицу диаметра на высоте 1.3 м, было выявлено значимое различие этих величин у особей всех категорий состояния за исключением умеренно и сильно ослабленных. На 1 см диаметра ствола на высоте 1.3 м у здоровых деревьев в составе древостоя приходится соответственно 0.4 кг хвои, у умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих особей соответственно 0.27, 0.23 и 0.09 кг, что составляет 67, 57 и 22% от указанной величины. Здоровые деревья на вырубке по величине массы хвои на единицу диаметра ствола превышают здоровые особи в составе древостоев в 1.5 раза.

Радиальный прирост

Анализ роста модельных деревьев сосны обыкновенной, имеющих одинаковую величину диа-

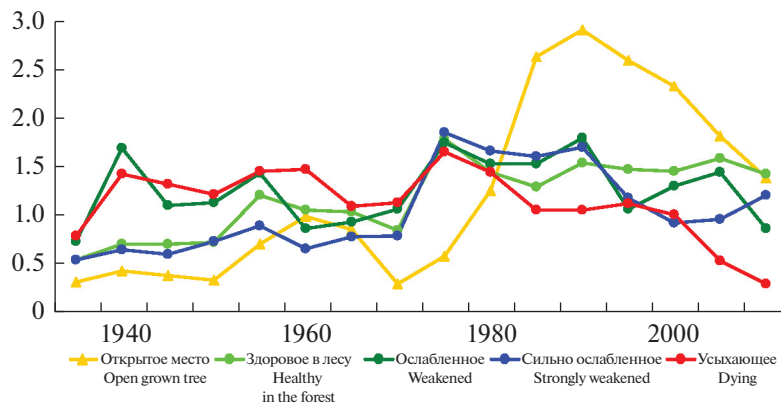


Рис. 1. Динамика радиального прироста основания ствола модельных деревьев *Pinus sylvestris* (диаметр ствола на высоте груди 18 см).

По горизонтали – годы; по вертикали – радиальный прирост, мм в год.

Fig. 1. Dynamics of *Pinus sylvestris* model trees radial growth at the trunk base (DBH 18 cm).

X-axis – years; Y-axis – radial increment, mm per year.

метра ствола на высоте 1.3 м (18 см), но разную категорию состояния (рис. 1), позволяет выделить два основных периода, различающихся по характеру динамики радиального прироста. На протяжении первого периода, который продолжался примерно 40 лет (с конца 30-х до конца 70-х годов прошлого века), средняя величина прироста особей не имела однозначной связи с уровнем их жизненного состояния, установленным в 80-летнем возрасте. Она варьировала от 0.8–0.9 до 1.2 мм/год и была наиболее высокой у умеренно ослабленной и отмирающей особей, а наиболее низкой – у сильно ослабленной и здоровой. Однако здоровое дерево в отличие от деревьев всех остальных категорий состояния на протяжении рассматриваемого периода имело достоверную тенденцию линейного увеличения прироста ($F = 8.98$, $P < 0.05$, $R = 0.75$). Его величина возросла от 0.5–0.7 мм/год до 1.7 мм/год (рис. 1).

В течение второго периода динамики, продолжавшегося с конца 70-х годов прошлого века до конца исследованного периода (2010 г.), прирост здорового дерева оставался стабильным и в среднем составлял 1.47 ± 0.04 мм/год. Прирост особей остальных категорий состояния достоверно снизился ($F = 7.81–44.46$, $P < 0.05$, $R = -0.75…-0.94$: у умеренно и сильно ослабленных особей – в 1.5–2 раза, у усыхающей – в 5 раз. Ход кривых и сопоставление прироста особей разных категорий состояния на протяжении второго периода динамики, свидетельствует о том, что скорость роста и соответственно статус особей только двух крайних категорий состояния можно считать достаточно определенным. Что касается умеренно и сильно ослабленных особей, то выраженная вариабельность их прироста позволяет предполагать, что их статус может меняться с течением времени как сторону повышения, так и в сторону понижения.

Согласно величине коэффициента синхронности, динамика прироста здоровой и умеренно ослабленной особей сосны отличается более довольно высокой степенью согласованности с усредненной кривой ($K_c = 84$ и 77%, $P < 0.001$) и высокой взаимной сопряженностью ($K_c = 70\%$, $P < 0.001$). Кривая прироста сильно ослабленного дерева имеет более низкую степень соответствия усредненной кривой ($K_c = 67\%$, $P < 0.01$), а кривая усыхающего дерева с ней не согласуется ($K_c = 57\%$, $P > 0.05$). Прирост сильно ослабленного и усыхающего деревьев не синхронизирован с приростом здорового и умеренно ослабленного и не имеет достоверной взаимной согласованности ($K_c = 44–60\%$, $P > 0.05$).

Модельное дерево сосны, которое до начала 80-х годов прошлого века произрастало под пологом и конкурентным воздействием пережившего пожар древостоя, на протяжении периода с конца 30-х до конца 70-х годов, также как большинство особей, развивавшихся на открытой гари, не имело направленной тенденции изменения прироста. Его средняя величина (0.51 ± 0.08 мм/год) была достоверно наиболее низкой среди других модельных деревьев. После рубки допозарного древостоя в начале 80-х годов произошло существенное (более, чем 2-кратное) увеличение прироста дерева, оказавшегося на открытом пространстве, за которым последовало его снижение до величины, зарегистрированной у здорового дерева в составе средневозрастного древостоя (рис. 1). В течение рассматриваемого периода модельное дерево, произрастающее на открытом месте, отличалось низким уровнем согласованности (K_c не более 65%) в динамике роста с деревьями, произрастающими в составе древостоя.

Представляет интерес сопоставление параметров прироста отдельных модельных деревьев сосны

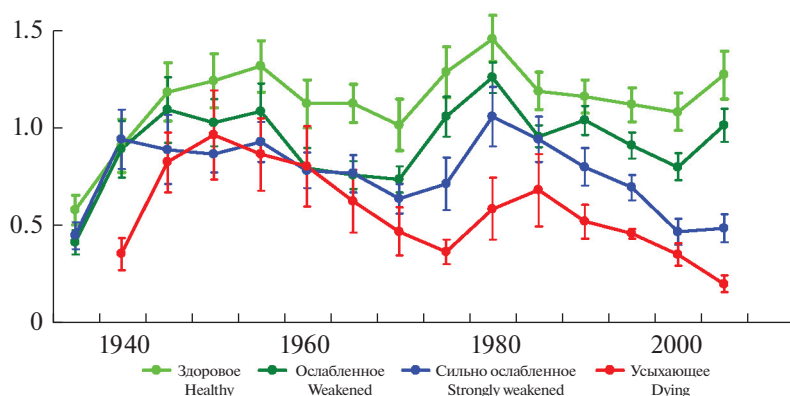


Рис. 2. Динамика радиального прироста основания ствола деревьев *Pinus sylvestris* разного жизненного состояния в средневозрастных зеленомошно-лишайниковых сосновых лесах.

По горизонтали – годы; по вертикали – радиальный прирост мм/год.

Fig. 2. The dynamics of *Pinus sylvestris* radial growth at the trunk base in trees of different vitality classes in middle-aged Scots pine – lichen – green-moss forest.

X-axis – years; Y-axis – radial increment, mm per year.

с параметрами прироста групп особей аналогичных категорий состояния, представленных в составе средневозрастных древостоев сосны (рис. 2).

За весь исследованный период зарегистрировано два выраженных периода роста значений прироста (с конца 30-х до конца 50-х годов и с начала 70-х до начала 80-х годов прошлого века) и два периода спада (с конца 50-х годов до начала 70-х и с начала 80-х до начала 2000-х). Однонаправленное изменение (снижение) прироста за весь исследованный период ($F = 7.01$, $P < 0.05$, $R = -0.61$) выявлено только у категории усыхающих особей.

Все виталитетные группы деревьев имеют достоверные различия по величине среднего прироста за весь исследованный период ($K-W = 31.53$, $P < 0.001$). Прирост умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих деревьев составляет соответственно 80, 67 и 50% от прироста здоровых, составляющего 1.14 ± 0.05 мм/год. В тоже время следует отметить, что если лидирующая роль здоровых деревьев, достоверно проявляющаяся с начала 50-х годов, оставалась устойчивой на протяжении всего исследованного периода, то позиции особей остальных категорий состояния достаточно четко определились лишь с начала 70-х годов, т.е. на 20 лет позже. В последние 20 лет жизни особей (с начала 80-х до середины 2000-х годов) радиальный прирост здоровых и умеренно ослабленных деревьев оставался стабильным, прирост сильно ослабленных и усыхающих особей достоверно снижался ($F = 93.58$ и 30.51 , $P < 0.001$ и < 0.01 , $R = -0.97$ и -0.94).

Кривая прироста здоровых деревьев характеризуется очень высокой степенью синхронности с усредненной кривой ($K_c = 95\%$, $P < 0.001$); у умеренно и сильно ослабленных деревьев степень синхронности является более низкой ($K_c = 83-84\%$, $P < 0.001$). Кроме того, прирост деревьев этих трех

виталитетных категорий отличается довольно отчетливой взаимной согласованностью ($K_c = 78-84\%$, $P < 0.001$). Прирост усыхающих особей не синхронизирован с приростом особей других категорий состояния ($K_c = 47-57\%$, $P > 0.05$). Этот результат с целом согласуется с оценками степени синхронности прироста модельных деревьев разных категорий состояния и подтверждает высказанное еще во второй половине прошлого века мнение [51], что прирост деревьев низкого уровня жизненного состояния, регулируется, прежде всего, конкурентным воздействием, а не климатическими факторами.

Фитомасса древостоев средневозрастных сосновых лесов

На основе полученных результатов, характеризующих структуру фитомассы модельных деревьев сосны и данных о соотношении числа особей разных категорий состояния в составе древостоев, дана оценка запаса основных фракций надземной фитомассы сосны в изученных средневозрастных сосновых лесах. Величина общего запаса фитомассы и соотношение отдельных фракций в его составе (табл. 4) находятся в соответствии с данными других исследователей, полученными в средневозрастных северотаежных лесах [43, 48, 52, 53].

Значительный интерес представляет оценка вклада деревьев разных категорий состояния в общую фитомассу древостоев средневозрастных сосновых лесов. Установлено, что здоровые (неугнетенные), умеренно ослабленные и сильно ослабленные особи имеют близкую долю (28–34%) в общей фитомассе древостоя и общем запасе стволовой древесины (табл. 4). В общей фитомассе живых неохвоенных ветвей, охвоенных ветвей и хвои доля здоровых (34–36%) и умеренно

Таблица 4. Соотношение фракций фитомассы древостоя в средневозрастном сосняке лишайниково-зелено-мошном**Table 4.** The ratio of biomass fractions of the stand in the middle-aged Scots pine–lichen–green-moss forest

Категория состояния Vitality class	Доля участия, % Proportion, %	Ствол в коре Stem with bark	Неохвоенные живые ветви Live branches	Охвоенные ветви Branches with needles			Всего Total
				всего total	хвоя needles	ветви branches	
I	33	$\frac{9.92}{30}$	$\frac{1.96}{34}$	$\frac{1.28}{35}$	$\frac{0.91}{36}$	$\frac{0.37}{35}$	$\frac{13.16}{31}$
II	30	$\frac{11.22}{34}$	$\frac{1.87}{32}$	$\frac{1.34}{37}$	$\frac{0.94}{37}$	$\frac{0.40}{37}$	$\frac{14.43}{34}$
III	27	$\frac{9.73}{29}$	$\frac{1.52}{26}$	$\frac{0.89}{25}$	$\frac{0.63}{24}$	$\frac{0.26}{25}$	$\frac{12.13}{28}$
IV	10	$\frac{2.46}{7}$	$\frac{0.44}{8}$	$\frac{0.10}{3}$	$\frac{0.07}{3}$	$\frac{0.03}{3}$	$\frac{3.00}{7}$
ВСЕГО: TOTAL:	100	$\frac{33.33}{100}$	$\frac{5.78}{100}$	$\frac{3.62}{100}$	$\frac{2.55}{100}$	$\frac{1.07}{100}$	$\frac{42.72}{100}$

Примечание. I – неугнетенные (здоровые) деревья; II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) деревья; III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) деревья; IV – усыхающие деревья; V – сухие деревья. Над чертой – т/га, под чертой – %.
Note. I – unoppressed (healthy) trees; II – moderately oppressed (moderately weakened) trees; III – strongly oppressed (strongly weakened) trees; IV – dying trees; V – dry trees. Above the line – t/ha, below the line – %.

Таблица 5. Коэффициенты массы хвои (плотности кроны) у деревьев разных категорий жизненного состояния

Источник Literature source	Категории состояния Vitality class				
	здоровое (вырубка) healthy (felling)	здоровое healthy	умеренно ослабленное moderately weakened	сильно ослабленное strongly weakened	усыхающее dying
Алексеев, 1989 [21] Alekseev, 1989 [21]	–	100% (1.0)	70% (0.70)	40% (0.40)	5% (0.05)
Manual..., 1994 [23]	–	>90% (1.0)	75–89% (0.86)	40–74% (0.60)	1–39% (0.21)
Бебия, 2000 [26] Bebiya, 2000 [26]		100% (1.0)	70% (0.70)	40% (0.40)	<20% (<0.20)
Методы..., 2002 [38] Methods..., 2002 [38]	–	1.0	0.70	0.40	0.10
Мозолевская, Шарапа, 2003 [24] Mozolevskaya, Sharapa, 2003 [24]	–	1.0	0.80	0.60	0.20
Ярмишко и др., 2005 [39] Yarmishko etc, 2005 [39]	–	1.0	0.71	0.43	0.14
Данное исследование (по массе хвои) This research (by needle mass)	–	1.0	0.66	0.43	0.13
Данное исследование (по массе хвои) This research (by needle mass)	1.0	0.67	0.44	0.28	0.09

ослабленных (32–37%) деревьев одинакова, а доля сильно ослабленных (24–26%) является несколько более низкой. Очень низкой долей в общем запасе всех фракций фитомассы (3–14%) отличаются усыхающие особи.

Оценка степени охвоенности крон деревьев разных категорий состояния

На основе данных об относительной массе хвои у модельных деревьев с одинаковыми параметрами среднего диаметра ствола (16 ± 0.3 см) и средней

высоты (12.6 ± 0.4 м) был произведен расчет массы хвои деревьев разных категорий состояния, диаметр которых соответствует среднему диаметру в изученных сосновых древостоях. Значения диаметра здоровых, умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих деревьев составили соответственно 18, 16, 12 и 8 см, высота — 12, 12, 11 и 8 м (табл. 1). Величина массы хвои, рассчитанная на основе данных о массе хвои на 1 см диаметра и реальных средних значений диаметров деревьев разных категорий состояния в изученных древостоях составила 6.6, 4.4, 2.8 и 0.7 кг. Величина массы хвои, рассчитанная на основе данных о массе хвои на 1 м высоты и средних значений высот особей разных категорий состояния, составила: 6.6, 4.4, 2.9, 1.0 кг.

В последующем анализе эти величины были использованы для верификации коэффициентов массы хвои, предложенных разными авторами для оценки различий степени охвоения крон (объема функционирующего ассимиляционного аппарата) у деревьев разных категорий жизненного состояния (табл. 5).

Приведенные данные показывают, что коэффициенты, предложенные на основе экспертных оценок [5, 23, 24] или равномерных шкал [27, 38] у умеренно ослабленных особей имеют несколько завышенные значения по сравнению с наиболее объективной оценкой по массе хвои. Оценка сильно ослабленных — иногда завышена [23, 24], но чаще корректно отражает различия в массе хвои, а оценка особей, имеющих наиболее низкий уровень жизненного состояния (усыхающих) в разных источниках оказалась либо заниженной [5], либо завышенной [23, 24]. Наиболее близкое соответствие наблюдается с величинами коэффициентов, представленных в работе В.Т. Ярмишко с соавторами [39].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования, выполненного в средневозрастных северотаежных сосновых лесах, не испытывающих антропогенного воздействия, позволили установить, что 80-летние деревья сосны обыкновенной с одинаковыми размерными параметрами, но имеющие разный уровень жизненного состояния, достоверно различаются по массе охвоенных ветвей и массе хвои. У здоровых деревьев средние значения этих показателей в 1.5, 2 и 4.5 раза превышают значения у умеренно ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих особей. Аналогичное соотношение имеют вели-

чины относительной массы хвои на единицу высоты и диаметра особей. Здоровые деревья сосны, выросшие на открытом месте, по сравнению со здоровыми особями в составе древостоев отличаются в 2–2.5 раза более высокими показателями массы хвои и охвоенных ветвей. Согласно полученным данным показатели абсолютной и относительной массы хвои имеют достаточно высокую информативность для дифференциации особей разных категорий состояния.

Различия в величине радиального прироста 80-летних модельных особей сосны обыкновенной, имеющих одинаковые размерные параметры и разный уровень жизненного состояния, достоверно проявляются с 60-летнего возраста. В составе древостоев дифференциация разных виталитетных групп деревьев по величине радиального прироста начинается в возрасте 45–50 лет.

Оценка вклада деревьев разных категорий состояния в общую фитомассу древостоев средневозрастных сосновых лесов показала, что здоровые, умеренно ослабленные и сильно ослабленные особи имеют близкую долю (~30%) в общем запасе стволовой древесины. Масса ветвей и хвои здоровых и умеренно ослабленных особей в 1.3–1.5 раза выше, чем сильно ослабленных.

Сравнительный анализ коэффициентов массы хвои деревьев разных категорий состояния, предлагаемых в разных классификациях для интегральной оценки состояния древостоев, свидетельствует, что для умеренно ослабленных деревьев, коэффициенты, как правило, завышаются на 5–30%, а для усыхающих — завышаются или занижаются. Выполненное исследование показало, что если за эталон принять массу хвои здорового дерева (1.0), сформировавшегося в составе древостоя, то коэффициенты умеренно ослабленного, сильно ослабленного и усыхающего деревьев будут равны соответственно 0.66, 0.43 и 0.13. В том случае, если в качестве эталона (1.0) рассматривать здоровое дерево, сформировавшееся на открытом пространстве, соответствующие коэффициенты составят: 0.67, 0.44, 0.28 и 0.09.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в лаборатории экологии растительных сообществ в рамках государственного задания по плановой теме БИН РАН “Разнообразие, динамика и принципы организации растительных сообществ Европейской России” (AAAA-A19-119030690058-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Miller P.R., Millecan A.A. 1971. Extent of oxidant air pollution damage to some pines and other conifers in California. — *Plant Disease Reporter* 55: 555–559.
2. Smith W.H. 1981. Air pollution and forests: Interactions between air contaminants and forest ecosystems. New York etc. 379 p.
3. Цветков В.Ф. 1981. К методике оценки повреждений лесов промышленными выбросами. — В кн.: Природа Севера и ее охрана. Мурманск. С. 28–32.

4. *Алексеев В.А.* 1982. Особенности описания древостоев в условиях атмосферного загрязнения. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллинн. С. 97–115.
5. *Алексеев В.А.* 1990. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем. — В кн.: Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л. С. 38–54.
6. *Muir P., McCune B.* 1987. Index construction for foliar symptoms of air pollution injury. — *Plant Disease*. 71: 558–565.
7. *Ярмишко В.Т.* 1990. Состояние сосновых древостоев. — В кн.: Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л. С. 104–109.
8. *Ярмишко В.Т.* 1997. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб. 210 с.
9. *Vanninen P., Mäkelä A.* 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. — *Tree Physiology*. 20(8): 527–533.
<https://doi.org/10.1093/treephys/20.8.527>
10. *Чернышкова Т.В.* 2002. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М. 191 с.
11. *Цветков В.Ф., Цветков И.В.* 2003. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск. 354 с.
12. *Augustaitis A., Šopauskiene D., Baužienė I.* 2010. Direct and indirect effects of regional air pollution on the crown defoliation. — *Baltic For*. 16: 23–34.
[https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF_Articles/2010-16\[1\]/BF10161%2023_24%20Augustaitis%20et%20al.pdf](https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF_Articles/2010-16[1]/BF10161%2023_24%20Augustaitis%20et%20al.pdf)
13. *Lorenz M., Clarke N., Paoletti E., Bytnerowicz A., Grulke N., Lukina N., Sase H., Staelens J.* 2010. Air pollution impacts on forests in changing climate. — In: *Forest and Society. Responding to Global Drivers of Change*. IUFRO World Series (25). Vienna. P. 55–74. <https://www.iufro.org/fileadmin/material/publications/iufro-series/ws25/055-074.pdf>
14. *Yarmishko V.T.* 2015. Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in varied environment influenced by air pollution in the European North of Russia. — *Forestry ideas (Bulgaria)*. 21(2 (50)): 375–383.
https://forestry-ideas.info/issues/issues_Download.php?download=260
15. *Прохоренко Н.Б., Демина Г.В., Мингазова Д.Н.* 2017. Оценка жизненного состояния деревьев в урбанизированных условиях Казани. — *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 19(2–3): 507–512.
http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2017/2017_2_507_512.pdf
16. *Здорнов И.А., Нагимов З.Я., Капралов А.В.* 2018. Санитарное состояние придорожных защитных лесных полос в условиях Северного Казахстана. — *Успехи современного естествознания*. 3: 44–51.
17. *The State of World's Forests 2018*. FAO Report. 2018. 139 p.
<http://www.fao.org/3/i9535en/i9535en.pdf>
18. *Правила санитарной безопасности в лесах*. 2014. — *Российская газета*. 151(6423).
<https://rg.ru/2014/07/09/lesa-dok.html>
19. *Тарчевский В.В.* 1964. Влияние дымогазовых выделений промышленных предприятий Урала на растительность. — В кн.: *Растения и промышленная среда*. Вып. 1. Свердловск. С. 5–24.
http://elar.urfu.ru/bitstream/10995/30154/1/bio_1964_03.pdf
20. *Голутвин Г.И., Кондратов В.И., Поповичев Б.Г.* 1980. Динамика состояния сосняков в зоне интенсивного промышленного воздействия. — В кн. *Экология и защита леса*. Вып. 5. С. 1104–1106.
21. *Алексеев В.А.* 1989. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев. — *Лесоведение*. 4: 51–57.
22. *Чернышкова Т.В.* 1986. Методика комплексной оценки состояния лесных биогеоценозов в зоне влияния промышленных предприятий. — В кн.: *Пограничные аспекты экологии*. Свердловск. С. 116–127.
23. *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest*. 1994. Hamburg. 177 p.
24. *Мозолевская Е.Г., Шарана Т.В.* 2003. Некоторые результаты применения индекса состояния насаждений при мониторинге. — *Лесной вестник*. 2: 142–145.
https://les-vest.msfu.ru/les_vest/2003/Les_vest_2_2003.pdf
25. *Manual for visual assessment of forest crown condition*. 2014. Pristina. 17 p. <http://www.fao.org/3/a-i4214e.pdf>
26. *Бибия С.М.* 2000. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев. — *Лесоведение*. 4: 35–43.
27. *Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И.* 2003. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров). — *Растительные ресурсы*. 39(4): 1–19.
28. *Торлопова Н.В., Ильчуков С.В.* 2003. Жизненное состояние коренных сосняков Печоро-Ильчского биосферного заповедника. — *Лесоведение*. 3: 34–40. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/48>
29. *Демидко Д.А.* 2006. Виталитетная структура ненарушенных древостоев кедра сибирского в субальпийском подпорье и на верхней границе леса в горном Алтае. — *Экология*. 37(5): 394–397.
30. *Демидко Д.А.* 2011. Состояние кедровых древостоев Северо-Восточного Алтая и методы его оценки. — *Лесоведение*. 1: 19–27.
<http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/280>
31. *Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н.* 2016. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов. — *Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Серия Биогеография*. 3: 10–28.
<http://journals.krc.karelia.ru/index.php/biogeno/article/view/187/215>
32. *Санитарные правила в лесах СССР*. 1970. М. 16 с.
33. *Санитарные правила в лесах Российской Федерации. Положение о государственной лесной охране Российской Федерации*. 2006. М. 48 с.

34. Алексеев А.С. 1997. Мониторинг лесных экосистем. СПб. 116 с.
35. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. 2004. Смоленск. 342 с.
36. Никонов В.В. 1987. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л. 142 с.
37. Переверзев В.Н. 2004. Лесные почвы Кольского полуострова. М. 232 с.
38. Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.
39. Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н. 2005. Многолетняя динамика виталитетной структуры древесного яруса хвойных лесов при разном уровне промышленного загрязнения на Кольском полуострове. — В кн. Проблемы экологии растительных сообществ. СПб. С. 58–70.
40. Молчанов А.А., Смирнов В.В. 1967. Методика изучения прироста древесных растений. М. 100 с.
41. Шиятов С.Г. 1986. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М. 136 с.
42. *Methods of dendrochronology. Applications in environmental sciences.* 1990. Dordrecht. 394 p. <https://www.springer.com/gp/book/9780792305866>
43. Манаков К.Н. 1961. Поглощение растительностью минеральных элементов и азота из почвы в лесах Кольского полуострова. — Почвоведение. 8: 34–41.
44. Вакуров А.Д. 1974. Определение общей фитомассы в сосняках чернично-зеленомошных. — В кн. Продуктивность органической и биологической массы леса. М. С. 11–15.
45. Зябченко С.С., Иванчиков А.А. 1978. Зональные особенности формирования сосняков черничных Карелии и Кольского полуострова и динамика структуры растительной массы в них. — В кн. Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск. С. 30–75.
46. Albrekston A. 1980. Relation between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements. — *Ecol Bull.* 32: 315–327.
47. Ingestad T., Agren G. I. 1991. The influence of plant nutrition on biomass allocation. — *Ecological Applications.* 1(2): 168–174. <https://doi.org/10.2307/1941809>
48. Лукина Н.В. 1996. Запас фитомассы древостоев сосняков лишайниковых на северном пределе их распространения. — Лесоведение. 3: 28–37.
49. Усольцев В.А. 2016. Фитомасса модельных деревьев лесобразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург. 336 с. http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5696/1/Usoltsev_2016.pdf
50. Лукина Н.В., Никонов В.В. 1996. Биогеохимические циклы в лесах севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты. 213 с.
51. Буяк А.В., Карнов В.Г. 1983. Сравнительный анализ динамики радиального прироста ели. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л. С. 65–78.
52. Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. 1996. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). — *Trees.* 10: 231–238. <https://doi.org/10.1007/BF02185674>
53. Wirth C., Schulze E., Schulze W. et al. 1999. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire. — *Oecologia.* 121: 66–80. <https://doi.org/10.1007/s004420050908>

Vitality, Growth Speed and Aboveground Biomass of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in Middle-Aged North Taiga Forests

P. N. Katyutin^{a,*}, V. V. Gorshkov^a

^aKomarov Botanical Institute, RAS, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: PauRussia@binran.ru

Abstract—The aim of the study was to assess the distinctions in biological and resource potential of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) of different vitality classes and verify the coefficients used for calculation of stand vitality class indices. The study was carried out in 80-year-old north taiga Scots pine–lichen–green-moss forest at the Kola Peninsula. The structure of the aboveground biomass and growth indicators of Scots pine specimens of four vitality classes (healthy, moderately weakened, strongly weakened and dying off) are evaluated. Reliable (1.5–4.5-fold) differences in individuals of different categories in absolute and relative (per unit height and diameter) mass of needled branches and the needles separately were established. The variations in radial growth dynamics in trees of different vitality are characterized. The proportion of trees of different vitality classes in the total stock of stem wood, branches and needles in middle-aged stands is estimated. Equation coefficients verified by the mass of needles are proposed for calculating stand vitality status index.

Keywords: *Pinus sylvestris*, vitality status, biomass, radial growth, vitality class index, Scots pine forests, northern taiga

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was performed in the laboratory of ecology of plant communities within the framework of the state assignment research theme of BIN RAS AAAA-A19-119030690058-2 “Diversity, dynamics and principles of plant community organization in European Russia”.

REFERENCES

1. *Miller P.R., Millesan A.A.* 1971. Extent of oxidant air pollution damage to some pines and other conifers in California. – *Plant Disease Reporter*. 55: 555–559.
2. *Smith W.H.* 1981. *Air pollution and forests: Interactions between air contaminants and forest ecosystems*. New York etc. 379 p.
3. *Tsvetkov V.F.* 1981. [On the method of evaluation of forest damage by industrial emissions]. – In: [Nature of North and its conservation]. Murmansk. P. 28–32. (In Russian)
4. *Alekseev V.A.* 1982. [Air pollution and peculiarities of stand description]. – In: [Interactions between forest ecosystems and air pollution]. Part 1. Tallinn. P. 97–115. (In Russian)
5. *Alekseev V.A.* 1990. [Some issues of diagnostics and classification of polluted forest ecosystems]. – In: [Forest ecosystems and air pollution]. Leningrad. P. 38–54. (In Russian)
6. *Muir P., McCune B.* 1987. Index construction for foliar symptoms of air pollution injury. – *Plant Disease*. 71: 558–565.
7. *Yarmishko V.T.* 1990. [State of pine stands]. – In: [Effect of industrial atmospheric pollution on pine forests of the Kola Peninsula]. Leningrad. P. 104–109. (In Russian)
8. *Yarmishko V.T.* 1997. [Scots pine and atmospheric pollution in the European North]. Saint-Petersburg. 210 p. (In Russian)
9. *Vanninen P., Mäkelä A.* 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. – *Tree Physiology*. 20(8): 527–533. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.8.527>
10. *Chernenkova T.V.* 2002. [The response of forest vegetation to industrial pollution]. Moscow. 191 p.
11. *Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V.* 2003. Les v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya [Forest under air pollution]. Arkhangelsk. 354 p. (In Russian)
12. *Augustaitis A., Šopauskiene D., Baužiene I.* 2010. Direct and indirect effects of regional air pollution on the crown defoliation. – *Balt. For.* 16(1): 23–34. [https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF/Articles/2010-16\[1\]/BF10161%2023_24%20Augustaitis%20et%20al.pdf](https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF/Articles/2010-16[1]/BF10161%2023_24%20Augustaitis%20et%20al.pdf)
13. *Lorenz M., Clarke N., Paoletti E., Bytnerowicz A., Grulke N., Lukina N., Sase H., Staelens J.* 2010. Air pollution impacts on forests in changing climate. – In: *Forest and Society. Responding to Global Drivers of Change*. IUFRO World Series Volume 25. Vienna. P. 55–74. <https://www.iufro.org/fileadmin/material/publications/iufro-series/ws25/055-074.pdf>
14. *Yarmishko V.T.* 2015. Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in varied environment influenced by air pollution in the European North of Russia. – *Forestry ideas (Bulgaria)*. 21(2 (50)): 375–383. https://forestry-ideas.info/issues/issues_Download.php?download=260
15. *Prokhorenko N.B., Demina G.V., Mingazova D.N.* 2017. Assessment of the trees vital state in the urbanized conditions of Kazan city. – *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 19(2–3): 507–512. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2017/2017_2_507_512.pdf (In Russian)
16. *Zdornov I.A., Nagimov Z.Ya., Kapralov A.V.* 2018. Sanitary state of roadside protective forest strips under Northern Kazakhstan conditions. – *Advances in Current Natural Sciences*. 3: 44–51. <https://www.natural-sciences.ru/pdf/2018/3/36701.pdf> (In Russian)
17. *The State of World’s Forests 2018*. FAO Report. 2018. 139 p. <http://www.fao.org/3/i9535en/i9535en.pdf>
18. [Rules of sanitary safety in forests]. 2014. – *Rossiiskaya gazeta*. 151(6423). <https://rg.ru/2014/07/09/lesa-dok.html>
19. *Tarчевskii V.V.* 1964. [Effect of smoke and gas emissions of industrial enterprises of the Urals on vegetation]. – In: *Rasteniya i promyshlennaya sreda*. Vol. 1. Sverdlovsk. P. 5–24. http://elar.urfu.ru/bitstream/10995/30154/1/bio_1964_03.pdf
20. *Golutvin G.I., Kondratov V.I., Popovichev B.G.* 1980. Dinamika sostoyaniya sosnyakov v zone intensivnogo promyshlennogo vozdeistviya [Pine forest state dynamics in the zone of intensive industrial impact]. – In: *Ekologiya i zashchita lesa*. Vol. 5. P. 1104–1106.
21. *Alekseev V.A.* 1989. Diagnostics of the vital state of trees and stands. – *Russian J. forest Science*. 4: 51–57. (In Russian)
22. *Chernenkova T.V.* 1986. [Method of integrated assessment of the state of forest biogeocenoses in the zone of industrial enterprises impact]. – In: [Borderline ecological issues]. Sverdlovsk. P. 116–127. (In Russian)
23. *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest*. 1994. Hamburg. 177 p.
24. *Mozolevskaya E.G., Sharapa T.V.* 2003. [Some results of application of plant status index for monitoring]. – *Lesnoy Vestnik*. 2: 142–145. https://les-vest.msfu.ru/les_vest/2003/Les_vest_2_2003.pdf (In Russian)
25. *Manual for visual assessment of forest crown condition*. 2014. Pristina. 17 p. <http://www.fao.org/3/a-i4214e.pdf>

26. *Bebiya S.M.* 2000. Differentiatsiya derev'ev v lesu, ikh klassifikatsiya i opredelenie zhiznennogo sostoyaniya drevostoev [Tree differentiation in the forest, their classification and determination of stand vitality]. – *Lesovedenie*. 4: 35–43. (In Russian)
27. *Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I.* 2003. *Pinus sylvestris* L. vital state structure in the three layer of pine forest with different degree and type of anthropogenic disturbance (Kola peninsula). – *Rastitelnye resursy*. 39(4): 1–19. (In Russian)
28. *Torlopova N.V., Ilchukov S.V.* 2003. Vital state of native pine forests at the Pechora-Ilych biosphere reserve. – *Lesovedenie*. 3: 34–40. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17254006> (In Russian)
29. *Demidko D.A.* 2006. Vitality structure of undisturbed Siberian stone pine stands in the subalpine belt and at the timberline in the Mountain Altai. – *Russian J. Ecology*. 37(5): 359–362. <https://doi.org/10.1134/S1067413606050109>
30. *Demidko D.A.* 2011. The state of Siberian pine forests in Northeastern Altai and methods for its assessment. – *Russian J. Forest Science*. 1: 19–27. (In Russian) <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/280>
31. *Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N.* 2016. Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest. – *Transactions of Karelian Research Centre of the RAS. Biogeography series*. 3: 10–28. <http://journals.krc.karelia.ru/index.php/biogeo/article/view/187/215> (In Russian)
32. [Sanitary rules in the forests of the USSR]. 1970. Moscow. 16 p. (In Russian)
33. [Sanitary rules in the forests of the Russian Federation. Regulations on State forest protection centre of the Russian Federation]. 2006. Moscow. 48 p. (In Russian)
34. *Alekseev A.S.* 1997. [Monitoring of forest ecosystems]. Saint-Petersburg. 116 p. (In Russian)
35. *Sishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I.* 2004. [Classification and Diagnostics of Russian Soils] Smolensk. 341 p.
36. *Nikonov V.V.* 1987. [Soil formation at the Northern limit of pine biogeocoenoses]. Leningrad. 142 p. (In Russian)
37. *Pereverzev V.N.* 2004. [Forest soils of the Kola Peninsula]. Moscow. 232 p. (In Russian)
38. *Methods for forest community studies*. 2002. Saint-Petersburg. 240 p. (In Russian)
39. *Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Katyutin P.N.* 2005. [Long-term dynamics of the vital structure of the tree layer of coniferous forests under different levels of industrial pollution on the Kola Peninsula]. – In: [Issues of plant communities ecology]. Saint-Petersburg. P. 58–70. (In Russian)
40. *Molchanov A.A., Smirnov V.V.* 1967. [Methods for studying the growth of woody plants]. M. 100 p. (In Russian)
41. *Shiyatov S.G.* 1986. [Dendrochronology of the upper border of the forest in the Urals]. Moscow. 136 p. (In Russian).
42. *Methods of dendrochronology. Applications in environmental sciences*. 1990. Dordrecht. 394 p. <https://www.springer.com/gp/book/9780792305866>
43. *Manakov K.N.* 1961. [Uptake of mineral elements and nitrogen from the soil by vegetation in the forests of the Kola Peninsula]. – *Pochvovedenie*. 8: 34–41. (In Russian)
44. *Vakurov A.D.* 1974. [Estimation of total phytomass in green-moss pine forests]. – In: [Productivity of organic- and biomass of the forest]. Moscow. P. 11–15. (In Russian)
45. *Zyabchenko S.S., Ivanchikov A.A.* 1978. [Zonal features of the green moss pine forests development in Karelia and at the Kola Peninsula and dynamics of plant mass structure there]. – In: [Development and productivity of pine plantations of the Karelian ASSR and Murmansk oblast] Petrozavodsk. P. 30–75. (In Russian)
46. *Albrekston A.* 1980. Relation between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements. – *Ecol Bull*. 32: 315–327.
47. *Ingstad T., Agren G.I.* 1991. The influence of plant nutrition on biomass allocation. – *Ecological Applications*. 1(2): 168–174. <https://doi.org/10.2307/1941809>
48. *Lukina N.V.* 1996. [Stand phytomass stock in lichen pine forests on the Northern limit of their distribution]. – *Lesovedenie*. 3: 28–37. (In Russian)
49. *Usoltsev V.A.* 2016. Single-tree biomass of forest-forming species of Eurasia: database, climate-related geography, weight tables. Yekaterinburg. 336 p. http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/5696/1/Usoltsev_2016.pdf (In Russian)
50. *Lukina N.V., Nikonov V.V.* 1996. [Biogeochemical cycles in northern forests under aerotechnogenic pollution]. Apatity. 213 p. (In Russian)
51. *Buyak A.V., Karpov V.G.* 1983. [Comparative analysis of the spruce radial increment dynamics]. – In: [Regulation factors of spruce forest ecosystems]. Leningrad. P. 65–78. (In Russian)
52. *Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A.* 1996. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). – *Trees*. 10: 231–238. <https://doi.org/10.1007/BF02185674>
53. *Wirth C., Schulze E., Schulze W. et al.* 1999. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire. – *Oecologia*. 121: 66–80. <https://doi.org/10.1007/s004420050908>

БИОЛОГИЯ
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2020 г. Т. В. Ступникова*

Благовещенский государственный педагогический университет, г. Благовещенск, Россия

*e-mail: stupnikovat@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.04.2019 г.

После доработки 18.07.2019 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Изучены биологические особенности семян 64 видов растений российского Дальнего Востока. Выявлены показатели качества и лабораторной всхожести семян, условия и динамика их прорастания, тип органического покоя и методы его нарушения. Определена роль света как фактора покоя семян. Разработаны рекомендации по семенному воспроизводству видов в культуре.

Ключевые слова: дикорастущие виды, всхожесть, качество семян, органический покой, Российский Дальний Восток

DOI: 10.31857/S0033994620020090

В 1995 г. Россия ратифицировала международную конвенцию по сохранению биоразнообразия. Тем не менее, процесс катастрофического изменения и сокращения площади природных экосистем до сих пор продолжается. Активная антропогенная нагрузка приводит к снижению числа особей в популяциях, нарушению естественного возобновления видов растений. На Дальнем Востоке России (ДВР) к наиболее негативным воздействиям следует отнести пожары, которые носят периодический, а нередко и катастрофический характер, разработку месторождений полезных ископаемых, создание гидроэлектростанций и затопление территорий под водохранилища, вырубку леса, строительство нефтепроводов, дорог, линий электропередач и других объектов коммуникаций.

Сохранение вида как элемента местной флоры зависит от многих факторов, среди которых важное место занимает возможность формирования полноценных семян и их прорастания. При организации *ex situ* хранения растений чрезвычайно важной является информация об исходном качестве семян. Если известно, что у большинства культурных растений, размножаемых семенами, может быть достигнута очень высокая всхожесть, то для диких видов информация о пределах всхожести семян весьма ограничена. Целесообразным является выявление природы органического покоя семян, поскольку на практике это создает дополнительные трудности по созданию коллекций и введению видов в культуру. Сведения о биологических особенностях семян необходимы также

для определения приоритетных объектов при одновременном хранении диаспор растений [1].

Следует отметить, что в настоящее время интерес к данному направлению исследования связан с перспективой создания криобанка семян дальневосточных видов. Однако в целом это направление остается еще слабо изученным. Достаточно отметить, что из более четырех тысяч видов, произрастающих на территории ДВР, только около 200 рассматриваются в обобщающих сводках [2–4]. Дополняют указанные работы сведения о биологии семян, касающиеся в основном редких, исчезающих и эндемичных видов региональной флоры [5–8].

Цель работы – изучить тип органического покоя семян, показатели качества и лабораторной всхожести семян, условия и динамику прорастания семян и разработать рекомендации по семенному воспроизводству видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом в опыте послужили 74 образца семян (односемянных плодов) 64 видов из 44 родов и 21 семейства (звездочкой отмечены виды, занесенные в Красную книгу Российской Федерации [9], двумя звездочками – виды, занесенные в региональные Красные книги [10, 11]): *Allium gubanovii* Kamelin, *A. ochotense* Prokh., *A. ramosum* L., *A. senescens* L., *A. splendens* Willd. ex Schult. et Schult. f. (Alliaceae); *Angelica cincta* H. Boissieu, *A. czernaevia* (Fisch. et C.A. Mey.) Kitag., *A. maximowiczii* Benth. ex Maxim., *Bupleurum longiradiatum*

Turcz., *B. scorzonifolium* Willd., *Kitagawia terebinthacea* (Fisch. ex Trevir.) Pimenov, *Sium suave* Walter (Apiaceae); *Metaplexis japonica* (Thunb.) Makino, *Pycnostelma paniculatum* K.Schum., (Asclepiadaceae); *Asparagus oligoclonus* Maxim., *A. schoberioides* Kunth (Asparagaceae); *Cardamine prorepens* Fisch. ex DC., *Cardaminopsis petraea* (L.) Hiitonen, *Draba nemorosa* L. (Brassicaceae); *Adenophora gmelinii* Fisch., *A. pere-skiifolia* G.Don, *A. sublata* Kom., *A. verticillata* Fisch., *Campanula cephalotes* Fisch. ex Fed., *C. punctata* Lam., *Lobelia sessilifolia* Lamb. (Campanulaceae); ***Arenaria redowskii* Cham. et Schldtl., *Dianthus chinensis* L., *D. superbus* L., *Eremogone juncea* (M.Bieb.) Fenzl, *Minuartia laricina* Mattf., *Silene firma* Siebold et Zucc., *S. jeniseensis* Willd. (Caryophyllaceae); *Convallaria keiskei* Miq., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce (Convallariaceae); *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch., *O. spinosa* (L.) Sweet (Crassulaceae); **Dioscorea nipponica* Makino (Dioscoreaceae); *Scabiosa lachnophylla* Kitag. (Dipsacaceae); *Phyllo-doce caerulea* (L.) Bab., *Rhododendron aureum* Georgi (Ericaceae); *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehder (Euphorbiaceae), *Halenia corniculata* (L.) Cornaz, *Ophelia diluta* Ledeb. (Gentianaceae); *Hemerocallis middendorffii* Trautv. et C.A. Mey., *H. minor* Mill. (Hemerocallidaceae); *Fritillaria maximowiczii* Freyn, *Lilium pensylvanicum* Ker Gawl. (Liliaceae), *Veratrum ussuriense* Nakai (Melanthiaceae); *Aconogonon divaricatum* (L.) Nakai (Polygonaceae); *Androsace septentrionalis* L., ***Cortusa amurensis* Fed., *Primula farinosa* L. (Primulaceae); *Aconitum kusnezoffii* Rchb., *Aquilegia oxysepala* Trautv. et C.A. Mey., *Clematis fusca* Turcz., *C. hexapetala* Pall., *C. manschurica* Rupr., *Leptopyrum fumaroides* Rchb., *Thalictrum amurense* Maxim., *Th. contortum* L., *Th. minus* L. (Ranunculaceae); *Sanguisorba officinalis* L., *Sieversia pusilla* Hultén (Rosaceae).

Из 64 изученных видов 53 вида являются многолетними травянистыми поликарпиками, 6 видов — одно-двулетними монокарпиками, одним видом представлены жизненные формы: вечнозеленый стланец, летнезеленый кустарник, вечнозеленый кустарничек, полукустарник и полукустарничек [12]. Исследуемые виды встречаются в различных растительных сообществах, включая горные тундры, хвойные и лиственные леса, луга, болота, степные участки и галечники. Все они адаптированы к зимним отрицательным температурам.

Среди изученных видов 32 вида применяются в народной медицине, 4 вида (*Convallaria keiskei*, *Dioscorea nipponica*, *Sanguisorba officinalis*, *Securinega suffruticosa*) используются в официальной медицине [13], 42 — декоративны, есть также медоносы и пищевые растения.

Семена собирали в природных популяциях на территории Амурской обл. (Благовещенский, Бурейский, Тамбовский, Свободненский, Мазановский, Зейский р-ны) и Хабаровского края (отро-

ги Кур-Урмийского горного хребта в среднем течение р. Ярап) в 2014–2017 гг. Морфологические особенности семян изучали с помощью бинокулярного стереоскопического микроскопа Nikon SMZ 645, оборудованного окулярной камерой серии TourCam. Массу семян определяли, взвешивая 3 пробы (по 100 семян в каждой пробе), размеры — в 30-кратной повторности.

Семена прорастивали с учетом имеющихся рекомендаций [2, 3, 14, 15]; при отсутствии сведений условия проращивания подбирали эмпирически. Проращивание проводилось при $23 \pm 1^\circ\text{C}$ на свету (использовали 12-ти часовое освещение) и в темноте, при $7 \pm 1^\circ\text{C}$ в бытовом холодильнике. Для доразвития зародыша семена некоторых видов проращивали в климатической камере RUMED Type 1001 bis 1601 при 12-ти часовом освещении, 50% относительной влажности и переменных температурах в течение суток: 8°C — 12 ч, 22°C — 12 ч, а затем — при постоянной температуре. Холодную стратификацию проводили при температуре 2°C . Семена проращивали в стеклянных чашках Петри на ватно-бумажных матрасиках, увлажненных водопроводной водой. Лабораторную всхожесть определяли по методике, разработанной Г.Е. Левицкой [16] для дикорастущих видов Подмосковья. Всхожесть семян большинства видов определяли в выборке 200 шт. (4×50), для крупных семян использовали выборку 150 шт. (6×25), для семян с низким качеством — 200 шт. (8×25). В соответствии с рекомендациями [17], жизнеспособными считали проросшие и непроросшие (твердые) свежесобранные семена.

В таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки. Для определения статистической значимости различий параметров семян одного вида использовали непарный критерий *t* Стьюдента. Латинские названия растений в работе приведены в соответствии с международной базой The International Plant Names Index.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Перед постановкой опытов по проращиванию семян были изучены их морфологические особенности. Изучение внешнего строения семян показало, что форма, поверхность, окраска, а также выросты на поверхности семян видоспецифичны. Величины, характеризующие размеры и массу семян, могут изменяться в зависимости от года сбора и местообитания вида (табл. 1). Так, семена *Securinega suffruticosa*, собранные в разные годы в одной и той же популяции, различались массой, длиной и шириной, в то время как семена, собранные в разных популяциях приблизительно в одно и тоже время, не имели достоверных различий линейно-весовых параметров семян. На примере некоторых видов (*Eremogone juncea*, *Hemerocallis minor*) можно отметить, что разнице в

Таблица 1. Масса и размеры семян изучаемых видов
Table 1. Seed size and seed weight of the studied species

Вид Species	Дата сбора семян Seed collection date	Параметры семян (среднее значение и ошибка) Seed parameters (mean and standard error)		
		масса*, мг weight, mg	длина**, мм length, mm	ширина**, мм width, mm
<i>Aconitum kusnezoffii</i>	30.09.2016	154.97 ± 3.7	3.22 ± 0.04	2.06 ± 0.04
<i>Aconogonon divaricatum</i>				
плоды carpus	13.09.2015	575.63 ± 29.0	5.41 ± 0.08	2.80 ± 0.05
семена seeds		312.8 ± 5.05	2.23 ± 0.02	1.86 ± 0.02
<i>Adenophora gmelinii</i>	17.09.2015	15.10 ± 0.21	1.39 ± 0.01	0.44 ± 0.01
<i>A. pereskiifolia</i>	17.09.2015	18.67 ± 1.38	1.18 ± 0.02	0.68 ± 0.01
<i>A. sublata</i>	29.09.2015	23.5 ± 2.0	1.54 ± 0.02	0.75 ± 0.01
<i>A. verticillata</i>	17.09.2015	25.70 ± 0.4	1.34 ± 0.02	0.65 ± 0.01
<i>Allium gubanovii</i>	31.07.2015	92.27 ± 3.64	3.07 ± 0.08	1.39 ± 0.02
<i>A. ochotense</i>	20.07.2014	752.3 ± 4.4	2.48 ± 0.05	2.37 ± 0.05
<i>A. ramosum</i>	08.08.2014	284.5 ± 8.4 ^a	3.62 ± 0.04 ^a	2.38 ± 0.04 ^a
	02.09.2015	314.7 ± 10.28 ^b	3.68 ± 0.04 ^a	2.36 ± 0.04 ^a
<i>A. senescens</i>	04.10.2015	215.33 ± 2.51	2.63 ± 0.04	1.68 ± 0.03
<i>A. splendens</i>	13.08.2016	140.7 ± 1.78	3.09 ± 0.03	1.39 ± 0.03
<i>Androsace septentrionalis</i>	19.06.2015	8.17 ± 0.09	0.94 ± 0.06	0.7 ± 0.03
<i>Angelica cincta</i>	29.09.2016	211.23 ± 5.19	4.03 ± 0.08	3.28 ± 0.06
<i>A. czernaevia</i>	25.09.2015	69.90 ± 0.61	2.31 ± 0.03	1.72 ± 0.03
<i>A. maximowiczii</i>	24.09.2016	84.50 ± 2.0	2.72 ± 0.08	1.82 ± 0.06
<i>Aquilegia oxysepala</i>	10.08.2016	138.0 ± 0.29	2.06 ± 0.03	0.96 ± 0.01
<i>Arenaria redowskii</i>	14.08.2016	12.40 ± 0.15	0.73 ± 0.01	0.55 ± 0.01
<i>Asparagus oligoclonus</i>	15.09.2015	2097.67 ± 31.61	3.72 ± 0.07	2.95 ± 0.06
<i>A. schoberioides</i>	13.09.2015	3312.5 ± 7.3 ^a	4.09 ± 0.04 ^a	3.88 ± 0.05 ^a
	10.10.2016	3560 ± 8.8 ^b	4.34 ± 0.05 ^b	4.02 ± 0.04 ^a
<i>Bupleurum longiradiatum</i>	04.09.2015	196.5 ± 2.0	3.48 ± 0.1	1.00 ± 0.03
<i>B. scorzonrifolium</i>	04.10.2015	68.50 ± 0.36 ^a	2.16 ± 0.03 ^a	0.80 ± 0.01 ^a
	28.09.2016	86.83 ± 0.50 ^b	2.8 ± 0.02 ^b	0.86 ± 0.01 ^a
<i>Campanula cephalotes</i>	29.09.2015	9.63 ± 0.13	1.04 ± 0.02	0.62 ± 0.01
<i>C. punctata</i>	31.07.2017	7.37 ± 0.03	1.13 ± 0.01	0.64 ± 0.01
<i>Cardamine prorepens</i>	09.08.2016	44.97 ± 1.17	1.55 ± 0.04	1.02 ± 0.03
<i>Cardaminopsis petraea</i>	10.08.2016	14.30 ± 0.21	1.09 ± 0.01	0.58 ± 0.01
<i>Clematis fusca</i>	17.09.2015	1153.50 ± 16.93	6.58 ± 0.11	4.47 ± 0.08
<i>C. hexapetala</i>	04.10.2015	386.23 ± 11.28	4.13 ± 0.05	2.66 ± 0.04
<i>C. manschurica</i>	17.09.2015	437.87 ± 6.88	4.45 ± 0.07	3.02 ± 0.04
<i>Convallaria keiskei</i>	04.10.2015	1856.57 ± 38.70	3.89 ± 0.09	3.32 ± 0.07
<i>Cortusa amurensis</i>	10.08.2015	19.3 ± 0.52	0.92 ± 0.02	0.74 ± 0.01
<i>Dianthus chinensis</i>	02.08.2016	46.53 ± 1.27	1.96 ± 0.04	1.45 ± 0.03
<i>D. superbus</i>	01.08.2016	33.87 ± 2.19	1.81 ± 0.03	1.36 ± 0.04
<i>Dioscorea nipponica</i>				
1 популяция 1 population	18.10.2014	386.5 ± 8.2 ^a	4.16 ± 0.08 ^a	2.9 ± 0.08 ^a
2 популяция 2 population	23.10.2016	467.47 ± 13.35 ^b	4.34 ± 0.09 ^b	3.08 ± 0.07 ^b
<i>Draba nemorosa</i>	11.07.2017	3.87 ± 0.03	0.64 ± 0.02	0.42 ± 0.01

Таблица 1. Продолжение

Вид Species	Дата сбора семян Seed collection date	Параметры семян (среднее значение и ошибка) Seed parameters (mean and standard error)		
		масса*, мг weight, mg	длина**, мм length, mm	ширина**, мм width, mm
<i>Eremogone juncea</i>	17.09.2015	40.20 ± 1.07 ^a	1.80 ± 0.03 ^a	1.28 ± 0.02 ^a
	11.09.2016	37.47 ± 1.0 ^a	1.82 ± 0.03 ^a	1.27 ± 0.02 ^a
<i>Fritillaria maximowiczii</i>	01.08.2016	162.03 ± 0.69	4.39 ± 0.07	3.05 ± 0.07
<i>Halenia corniculata</i>	13.09.2015	51.0 ± 3.1	1.1 ± 0.1	0.8 ± 0.07
<i>Нemerocallis middendorffii</i>	08.08.2016	1379.80 ± 15.39	4.54 ± 0.08	3.53 ± 0.06
<i>H. minor</i>				
1 популяция 1 population	05.08.2014	322.6 ± 7.4 ^a	3.40 ± 0.04 ^a	2.25 ± 0.04 ^a
2 популяция 2 population	16.07.2017	371.40 ± 4.76 ^b	3.93 ± 0.08 ^b	2.11 ± 0.04 ^b
<i>Kitagawia terebinthacea</i>	09.10.2016	112.53 ± 0.58	2.66 ± 0.07	1.61 ± 0.08
<i>Leptopyrum fumaroides</i>	25.06.2017	15.03 ± 0.03	0.87 ± 0.1	0.58 ± 0.01
<i>Lilium pensylvanicum</i>	23.10.2016	687.07 ± 14.79	8.07 ± 0.08	6.84 ± 0.08
<i>Lobelia sessilifolia</i>	04.10.2015	19.03 ± 0.15	1.54 ± 0.03	0.88 ± 0.02
<i>Metaplexis japonica</i>	04.10.2015	361.43 ± 41.30	7.16 ± 0.10	3.81 ± 0.04
<i>Minuartia larinica</i>	11.09.2016	15.37 ± 0.7	1.10 ± 0.03	0.80 ± 0.02
<i>Ophelia diluta</i>	09.10.2016	7.37 ± 0.26	0.59 ± 0.01	0.49 ± 0.01
<i>Orostachys malacophylla</i>	11.11.2015	2.17 ± 0.03	0.62 ± 0.01	0.25 ± 0.00
<i>O. spinosa</i>	16.10.2015	3.87 ± 0.03	0.77 ± 0.02	0.32 ± 0.01
<i>Phyllodoce caerulea</i>	05.08.2016	—***	0.53 ± 0.01	0.25 ± 0.01
<i>Polygonatum odoratum</i>	17.09.2015	3292.13 ± 43.13	3.89 ± 0.04	3.50 ± 0.04
<i>Primula farinosa</i>	12.08.2016	7.37 ± 0.15	0.67 ± 0.01	0.48 ± 0.02
<i>Рycnostelma paniculatum</i>	23.10.2016	424.27 ± 13.12	4.70 ± 0.11	2.87 ± 0.08
<i>Rhododendron aureum</i>	08.08.2016	6.30 ± 0.12	1.54 ± 0.02	0.60 ± 0.02
<i>Sanguisorba officinalis</i>	13.09.2015	126.50 ± 8.5	3.14 ± 0.04	1.58 ± 0.03
<i>Scabiosa lachnophylla</i>	13.09.2015	218.53 ± 0.75	3.23 ± 0.06	1.64 ± 0.03
<i>Securinega suffruticosa</i>				
1 популяция 1 population	19.09.2015	256.8 ± 4.3 ^a	2.26 ± 0.02 ^a	1.59 ± 0.03 ^a
2 популяция 2 population	28.09.2015	240.5 ± 2.0 ^a	2.20 ± 0.04 ^a	1.53 ± 0.02 ^a
2 популяция 2 population	07.10.2016	274.2 ± 4.8 ^b	2.46 ± 0.04 ^b	1.60 ± 0.02 ^b
<i>Sieversia pusilla</i>	05.08.2016	27.30 ± 0.85	2.22 ± 0.05	0.68 ± 0.01
<i>Silene firma</i>	07.09.2015	22.40 ± 0.53	0.90 ± 0.01	0.71 ± 0.01
<i>S. jeniseensis</i>	13.09.2015	37.07 ± 0.22	1.02 ± 0.02	0.88 ± 0.02
<i>Sium suave</i>	04.10.2015	55.70 ± 1.00	2.09 ± 0.03	1.15 ± 0.02
<i>Thalictrum amurense</i>				
1 популяция 1 population	14.08.2016	30.07 ± 0.90 ^a	1.45 ± 0.03 ^a	0.88 ± 0.01 ^a
2 популяция 2 population	23.09.2016	26.20 ± 2.20 ^b	1.48 ± 0.04 ^a	0.76 ± 0.02 ^b
<i>Th. contortum</i>				
плоды carpus	13.09.2015	162.87 ± 5.10	4.44 ± 0.13	2.43 ± 0.10
семена seeds		132.17 ± 1.17	2.85 ± 0.08	1.01 ± 0.02
<i>Th. minus</i>	17.09.2015	133.97 ± 2.27	2.11 ± 0.04	0.94 ± 0.02
<i>Veratrum ussuriense</i>	04.10.2015	267.80 ± 13.81	7.07 ± 0.15	3.26 ± 0.06

Примечание: * – среднее из 3 измерений 100 семян, ** – среднее из 30 измерений, *** – масса 100 семян была на уровне дискретности шкалы весов ($d = 0.1$ мг). Разными буквенными индексами отмечены значения параметров семян данного вида, достоверно различающиеся на уровне значимости $p \leq 0.05$.

Note: * – average of 3 measurements, ** – average of 30 measurements, *** – the 100-seed weight was comparable to scale resolution ($d = 0.1$ mg). Different letters denote the values of seed parameters of a given species, significantly differing at $P \leq 0.05$.

массе не всегда соответствует разница в размерах, из-за различий в выполненности семян.

Одним из важных критериев при организации *ex situ* хранения растений, является качество сформировавшихся плодов и семян. Результаты, представленные в табл. 2, показывают, что большинство видов в годы наблюдений формировали семена высокого качества (более 80%). Средние показатели качества свежесобранных семян (50–80%) отмечены у *Allium ramosum*, *Angelica cincta*, *A. czernaevia*, *Cardamine prorepens*; низкое качество семян, собранных в разные годы в разных популяциях, – у *Dioscorea nipponica* и *Heimerocallis minor*.

В литературе [18, 19] распространено мнение, что формирование жизнеспособных семян зависит от распространения популяций вида в пределах своего ареала, наличия насекомых-опылителей, климатических и погодных условий в период цветения и созревания плодов и прочих экологических факторов. Данное утверждение справедливо, на наш взгляд, лишь отчасти. Так, низкое качество семян *Dioscorea nipponica* обусловлено нарушением морфогенетических корреляций в развитии семени, отсутствием зародыша как наиболее часто распространенной аномалии строения [20, 21]. У представителей семейства Fabaceae существует генетически закрепленная частичная гибель женского гаметофита, доля семязачатков с неоплодотворенными яйцеклетками составляет около 50% от числа фертильных семязачатков, а одной из причин дегенерации семязачатков с оплодотворенными яйцеклетками является нарушение в развитии эндосперма [22]. У некоторых хвойных растений имеет место партеноспермия, в результате чего формируются семена без зародышей [23]. Таким образом, причины низкого качества семян обусловлены не только факторами внешней среды, но и являются индивидуальными, закрепленными генотипом вида особенностями эмбриональных процессов.

Лабораторная всхожесть очищенных от плодовых оболочек семян *Aconogonon divaricatum*, *Clematis hexapetala*, *C. manschurica* и *Thalictrum contortum* значительно выше, чем у плодов. Перед закладкой на хранение следует прибегнуть к рентгенографии семян – одному из наиболее перспективных неdestructивных методов определения их качества [24]. Извлекать семена из плодовых оболочек для выбраковки неполноценных семян нецелесообразно потому, что околоплодник увеличивает продолжительность жизни семян.

Быстрая потеря всхожести семян при комнатном хранении отмечена у *Eremogone juncea* и *Kitagawia terebinthacea*. Семена этих видов после сбора находятся в слабом физиологическом покое, при проращивании на свету характеризуются высокой энергией прорастания, качеством семян и проростков. Спустя 6 месяцев комнатного хранения лабораторная всхожесть семян с 98% сни-

зилась до 54–60% (табл. 2), наблюдалось замедление процесса прорастания: увеличилось лаг-время, снизилась энергия прорастания, у проростков наблюдались аномалии формирования корешка. Данные нашего исследования совпадают с результатами Г.Е. Левицкой [25], указывающей, что старение семян зависит от срока их пребывания в комнатных условиях.

К микробиотикам также относятся *Adenophora pereskiiifolia*, *A. sublata*, *Angelica cincta*, *Halenia corniculata* и *Sieversia pusilla*: хранение семян в течение 1–3-х лет приводит к падению всхожести до 9–23%. Быстрая потеря жизнеспособности семян при хранении отмечена для *Cardamine prorepens*, семена которого характеризовались невысоким начальным качеством. Сходные закономерности выявлены в работах других авторов [26, 27].

Для исследуемых видов по классификации М.Г. Николаевой с соавторами [2], был определен тип покоя семян. Это имеет смысл даже в отношении уже изученных видов не только из-за неполноты имеющихся сведений и различий в методике определения лабораторной всхожести, но и потому, что семена одного вида в разных условиях могут иметь разный по глубине покой [28].

В большинстве случаев результаты нашего исследования совпали с литературными данными [2, 3, 14, 20]. Для четырех видов выявлены отличия в глубине покоя семян. Семена *Securinega suffruticosa*, имеющие глубокий физиологический покой [2], после 1 года хранения в комнатных условиях прорастают в течение 10 сут в темноте без предварительной холодной стратификации. Лабораторная всхожесть семян при проращивании в темноте составляет около 80%, на свету – 65% (табл. 2). Таким образом, большая часть семян двух изученных популяций этого вида не находится в состоянии глубокого физиологического покоя.

Свежесобранные семена *Lilium pensylvanicum* прорастают вслед за обсеменением, что также не совпадает с литературными сведениями [2], согласно которым семена этого вида имеют морфологический эпикотильный покой (БВ–В³) и для вывода их из этого состояния необходима холодная стратификация. С.А. Волкова [15] при проращивании семян видов *Vupleurum* рекомендует использовать холодную стратификацию, которая повышает лабораторную всхожесть семян до 80–90%. В наших опытах данные рекомендации оказались малоэффективны в снятии покоя семян *B. longiradiatum*. При двухэтапной стратификации (30 сут – тепло, 60 сут – холод) лабораторная всхожесть семян возрастает в 2 раза, однако остается низкой (табл. 2).

У семян *Primula farinosa* выявлен глубокий органический покой, что не согласуется с литературными сведениями, указывающими на затрудненное прорастание семян на свету при комнатной температуре [2]. Лабораторная всхожесть

Таблица 2. Условия проращивания, лабораторная всхожесть и жизнеспособность семян исследуемых видов
Table 2. Germination conditions, laboratory germination and viability of seeds of the tested species

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) Температура(°С)/period (days) стратификации of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °С	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала проращивания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период проращивания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Aconitum kusnezoffii</i>	2	-	22-24	+	-	180	-	98.5 ± 1.9
	12 + 18*	-	6-8	-	40	450	46.5 ± 3.4	-
	12 + 18*	2/60	6-8	-	120	300	50.0 ± 10.3	-
<i>Aconogon divaricatum</i>	0	-	22-24	+	10	30	46.5 ± 10.2	52.0 ± 7.8
	6	-	22-24	+	4	20	50.0 ± 12.4	-
	6	-	22-24	+	3	20	93.5 ± 3.8	-
	0	-	22-24	+	-	-	-	98.5 ± 1.9
<i>Adenophora gmelinii</i>	12 + 18*	2/45	22-24	+	48	20	82.0 ± 1.6	-
	0	-	22-24	+	6	30	89.0 ± 2.6	93.0 ± 2.2
	0	-	22-24	-	-	-	-	95.5 ± 2.5
<i>A. pereskifolia</i>	12 + 18*	-	22-24	+	10	10	9.5 ± 1.9	-
	0	-	22-24	+	5	20	8.0 ± 2.0	96.0 ± 2.0
	12 + 18*	-	22-24	+	10	20	12.0 ± 3.4	-
<i>A. verticillata</i>	0	-	22-24	+	19	30	7.0 ± 1.2	98.0 ± 1.6
	12 + 18*	-	22-24	+	7	20	52.0 ± 16.1	-
	12 + 18*	-	22-24	-	10	-	Ед./ Single	-
	12 + 18*	2/30	22-24	+	34	20	90.0 ± 1.6	-
<i>Allium gubanovii</i>	0	-	22-24	+	8	20	75.5 ± 1.7	91.5 ± 2.8
	0	-	22-24	-	5	10	77.0 ± 1.7	90.5 ± 2.5
	12	-	22-24	-	3	10	88.5 ± 3.0	-
<i>A. ochotense</i>	12 + 20*	-	22-24	+	60	270	98.0 ± 1.0	-
	12 + 20*	8-22/180	22-24	+	183	30	95.0 ± 1.2	-
<i>A. ramosum</i>	0	-	22-24	+	17	30	55.5 ± 2.3	55.5 ± 2.3
	0	-	22-24	-	12	30	54.5 ± 2.2	54.5 ± 2.2
	3 + 15*	-	22-24	+	3	10	52.0 ± 1.6	-

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °C	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала проращивания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период проращивания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>A. senescens</i>	0	—	22-24	—	7	20	46.0 ± 7.8	98.0 ± 1.0
	6	—	22-24	+	4	30	83.5 ± 6.4	—
	6	—	22-24	—	3	30	85.0 ± 3.0	—
<i>A. splendens</i>	3 + 15*	—	22-24	+	2	80	95.0 ± 1.2	—
	3 + 15*	—	22-24	—	2	15	94.5 ± 4.4	—
<i>Androsace septentrionalis</i>	12 + 20*	—	22-24	+	5	90	70.5 ± 2.5	—
	12 + 20*	—	22-24	—	6	—	Ед./Single	—
<i>Angelica cincta</i>	2	2/60	22-24	+	***	30	20.0 ± 2.1	78.5 ± 2.2
	12	2/90	22-24	+	95	30	52.5 ± 2.8	—
	12 + 17*	2/90	22-24	+	96	30	15.5 ± 2.2	—
<i>A. czernaevia</i>	0	—	22-24	+	12	30	14.5 ± 3.4	73.0 ± 2.6
	12 + 17*	2/90	22-24	+	96	30	56.0 ± 7.8	—
<i>A. maximowiczii</i>	0	—	22-24	+	—	90	—	96.5 ± 2.0
	12 + 6*	2/90	22-24	+	95	30	84.0 ± 2.4	—
<i>Aquilegia oxysepala</i>	0	—	22-24	+	11	30	90.5 ± 3.4	99.5 ± 1.0
	3 + 15*	—	22-24	+	10	20	95.0 ± 0.1	—
	3 + 15*	—	22-24	—	7	30	29.5 ± 2.5	—
<i>Arenaria redowskii</i>	2	—	22-24	+	4	20	73.5 ± 7.2	96.0 ± 1.6
	2	—	22-24	—	4	20	52.5 ± 6.6	—
	3 + 15*	—	22-24	+	5	20	91.5 ± 0.8	—
<i>Asparagus oligoclonos</i>	0	—	22-24	+	17	40	14.5 ± 1.9	93.0 ± 2.6
	0	—	22-24	—	5	40	98.0 ± 1.2	98.0 ± 1.2
	6	—	22-24	+	6	30	52.0 ± 20.4	—
	6	—	22-24	—	6	30	97.5 ± 1.9	—
	0	—	22-24	+	23	—	—	97.5 ± 1.9
	0	—	22-24	—	7	30	98.5 ± 1.9	98.5 ± 1.9
<i>A. schoberioides</i>	6	—	22-24	—	11	30	91.0 ± 2.6	—
	6	—	22-24	+	—	—	—	—

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °C	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала прорастания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период прорастания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Viburnum longiradiatum</i>	0	-	22-24	+	-	120	-	86.0 ± 2.5
	12 + 6*	2/90	22-24	+	130	30	7.5 ± 1.8	-
	12 + 6*	22-24/30-2/60**	22-24	+	94	30	18.0 ± 5.0	-
<i>Viburnum scorzonerifolium</i>	0	-	22-24	+	22	40	88.5 ± 2.0	96.5 ± 0.8
	0	-	22-24	-	29	20	14.0 ± 2.1	96.0 ± 0.8
	12 + 20*	-	22-24	+	10	20	93.0 ± 1.8	-
<i>Sampanula cephalotes</i>	0	-	22-24	+	6	20	15.5 ± 1.5	94.0 ± 1.8
	6 + 12*	-	22-24	+	7	15	90.5 ± 4.1	-
	6 + 12*	-	22-24	-	5	20	90.0 ± 1.6	-
<i>C. punctata</i>	8	-	22-24	+	13	30	19.5 ± 3.3	-
	8	-	22-24	-	-	-	-	-
	8	2/30	22-24	+	33	20	93.5 ± 1.8	-
<i>Cardamine prorepens</i>	1	-	22-24	+	9	-	Ед./Single	68.0 ± 3.4
	6	2/30	22-24	+	34	30	52.0 ± 3.8	-
	6 + 12*	2/30	22-24	+	36	30	40.5 ± 5.0	-
<i>Cardaminopsis petraea</i>	2	-	22-24	+	4	15	99.0 ± 1.2	99.0 ± 1.2
	2	-	22-24	-	3	10	67.0 ± 2.6	98.5 ± 1.0
	3 + 15*	-	22-24	+	5	60	64.5 ± 2.8	-
<i>Clematis fusca</i>	15 + 15*	-	22-24	+	18	120	67.0 ± 2.3	-
	15 + 15*	-	22-24	-	-	-	-	-
	15 + 15*	2/60	22-24	+	72	120	70.0 ± 1.6	-
<i>C. hexapetala</i> Плоды Fruits	2	-	22-24	+	31	90	46.0 ± 4.0	62.0 ± 2.5
	15 + 15*	-	22-24	+	16	60	62.0 ± 2.5	-
	15 + 15*	-	22-24	+	15	60	93.0 ± 2.0	-
<i>C. manschurica</i> Плоды Fruits	2	-	22-24	+	29	90	42.0 ± 8.7	64.5 ± 3.4
	15 + 15*	-	22-24	+	20	80	64.5 ± 3.4	-
	15 + 15*	-	22-24	+	22	80	90.0 ± 2.0	-

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура прорастивания, °С Temperature of germination, °C	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала прорастания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период прорастания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Convallaria keiskei</i>	12 + 6* 12 + 6*	8-22/120 8-22/120	22-24 22-24	+ +	140 -	40 60	91.0 ± 2.8 -	- -
<i>Cortusa amurensis</i>	0 6 6	- 90 22-24/30-2/60**	22-24 22-24 22-24	+ + +	- 93 97	90 30 30	- 28.0 ± 4.5 36.0 ± 3.7	98.0 ± 1.6 - -
<i>Dianthus chinensis</i>	2 2 6 6	- - - -	22-24 22-24 22-24 22-24	+ - + -	3 8 3 3	30 20 20 30	44.5 ± 3.4 8.5 ± 1.9 81.0 ± 4.8 80.5 ± 4.4	98.0 ± 1.6 97.0 ± 2.6 - -
<i>D. superbus</i>	9 9 12	- - 2/30	22-24 22-24 22-24	+ - +	3 2 34	15 30 20	36.0 ± 7.1 26.0 ± 3.7 72.5 ± 2.2	- - -
<i>Dioscorea nipponica</i>	0 6 + 12* 6 + 12* 6 + 9*	- - - -	22-24 22-24 22-24 6-8	+ + - -	- - 9 58	60 60 10 40	- - 42.0 ± 6.3 45.0 ± 10.0	46.5 ± 9.8 - - -
<i>Draba nemorosa</i>	0 9 9	- - -	22-24 22-24 22-24	+ + -	- 6 6	- 30 -	- 96.5 ± 2.5 Ед./Single	98.0 ± 0.5 - -
<i>Eremogone juncea</i>	0 0 6	- - -	22-24 22-24 22-24	+ - +	2 3 2	10 - 30	98.5 ± 1.9 Ед./Single 60.5 ± 1.9	98.5 ± 1.9 98.0 ± 1.0 -
<i>Fritillaria maximowiczii</i>	9 9	8-22/60 -	6-8 6-8	- -	130 100	140 360	68.5 ± 3.0 23.5 ± 1.8	- -
<i>Halenia corniculata</i>	2 12 12 + 12*	- 2/90 8-22/90	22-24 22-24 22-24	+ + +	- *** 120	- 30 30	- 42.0 ± 5.0 11.0 ± 2.2	98.0 ± 1.5 - -
<i>Hemerocallis middendorffii</i>	3 + 15* 3 + 15*	- -	22-24 22-24	+ -	10 7	60 30	85.0 ± 2.6 83.5 ± 3.4	- -

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °C	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала проращивания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период проращивания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>H. minor</i>	0			+	12	60	42.5 ± 8.8	42.5 ± 8.8
	9	-	22-24	+	10	60	34.5 ± 8.0	-
	9	-	22-24	-	5	60	39.5 ± 8.8	-
<i>Kitagawia terebinthacea</i>	0	-	22-24	+	8	10	98.0 ± 0.8	98.0 ± 0.8
	6	-	22-24	+	10	30	50.0 ± 2.8	-
<i>Leptopyrum fumarioides</i>	9	-	22-24	+	5	20	93.5 ± 1.9	-
	9	-	22-24	-	5	30	95.5 ± 1.0	-
<i>Lilium pensylvanicum</i>	0	-	22-24	+	12	30	97.0 ± 1.8	97.0 ± 1.8
	0	-	22-24	-	7	30	95.0 ± 2.3	95.0 ± 2.3
	6	-	22-24	-	6	30	94.5 ± 2.0	-
<i>Lobelia sessilifolia</i>	0	22-24/30-2/90**	22-24	+	123	10	96.0 ± 0.8	98.0 ± 0.8
	9	-	22-24	+	13	-	Ед./Single	-
	9	2/30	22-24	+	33	20	83.0 ± 2.6	-
<i>Metaplexis japonica</i>	0	-	22-24	+	3	10	98.0 ± 0.5	98.0 ± 0.5
	0	-	22-24	-	5	10	16.0 ± 2.4	98.5 ± 0.8
	9	-	22-24	+	2	10	98.5 ± 1.0	-
	9	-	22-24	-	2	5	98.0 ± 1.6	-
<i>Minuartia laricina</i>	0	-	22-24	+	5	30	76.0 ± 3.2	98.0 ± 1.6
	9	2/15	22-24	+	18	30	87.0 ± 2.8	90.5 ± 1.5
<i>Ophelia diluta</i>	6	-	22-24	+	8	10	92.0 ± 6.7	-
	6	-	22-24	-	8	5	21.0 ± 2.6	-
<i>Orostachys malacophylla</i>	4	-	22-24	+	3	10	78.0 ± 3.7	97.0 ± 1.2
	12 + 18*	-	22-24	+	3	10	84.0 ± 1.6	-
<i>O. spinosa</i>	4	-	22-24	+	4	15	89.0 ± 8.1	98.5 ± 1.0
	12 + 18*	-	22-24	+	3	10	95.5 ± 1.0	-
<i>Phyllodoce caerulea</i>	2	-	22-24	+	13	20	77.0 ± 4.2	96.5 ± 1.0
	2	-	22-24	-	17	15	19.0 ± 5.8	96.0 ± 1.6
	6 + 12*	-	22-24	+	8	30	80.5 ± 2.8	-

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °С	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала проращивания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период проращивания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Polygonatum odoratum</i>	2	2/30	22-24	-	43	60	99.0 ± 0.5	99.0 ± 0.5
	6	-	22-24	-	20	90	98.5 ± 1.0	-
	6	-	22-24	+	-	-	-	-
<i>Primula farinosa</i>	2	-	22-24	+	7	30	18.5 ± 1.9	97.0 ± 1.2
	6 + 12*	-	22-24	+	8	90	22.0 ± 6.7	-
	6 + 12*	3/90	22-24	+	98	90	34.0 ± 2.8	-
	6 + 12*	8-22/180	-	+	12	90	23.0 ± 2.3	-
<i>Pycnostelma paniculatum</i>	3 + 15*	-	22-24	+	3	20	99.0 ± 1.2	-
	3 + 15*	-	22-24	-	3	10	98.0 ± 1.6	-
<i>Rhododendron aureum</i>	2	-	22-24	+	12	30	86.0 ± 2.8	99.5 ± 1.0
	6 + 12*	-	22-24	+	8	30	92.0 ± 1.5	-
	6 + 12*	-	22-24	-	10	-	Ед./Single	-
<i>Sanguisorba officinalis</i>	6	-	22-24	+	4	30	37.0 ± 3.2	-
	6	2/30	22-24	+	33	20	82.0 ± 5.1	-
<i>Scabiosa lachnophylla</i>	0	-	22-24	+	6	50	95.0 ± 1.2	95.0 ± 1.2
	12 + 18*	-	22-24	+	5	30	82.5 ± 1.9	-
	12 + 18*	-	22-24	-	5	20	83.0 ± 1.2	-
<i>Securinega suffruticosa</i>	0	-	22-24	+	10	-	Ед./Single	99.5 ± 1.0
	0	-	22-24	-	4	30	12.5 ± 3.4	99.5 ± 1.0
	12 + 18*	-	22-24	+	4	20	65.0 ± 6.5	-
	12 + 18*	-	22-24	-	2	10	79.5 ± 1.8	-
<i>Stevensia pusilla</i>	2	2/30	22-24	+	33	30	89.0 ± 2.6	92.5 ± 2.0
	12	2/30	22-24	+	35	30	26.5 ± 3.4	-

Таблица 2. Окончание

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификация Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °С	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала прораствания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период прораствания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Silene firma</i>	0	-	22-24	+	5	30	84.5 ± 1.0	98.5 ± 1.0
	0	-	22-24	-	13	-	Ед./Single	97.0 ± 2.6
	6	-	22-24	+	3	10	98.5 ± 1.0	-
	6	-	22-24	-	2	10	93.0 ± 1.2	-
<i>S. jeniseensis</i>	0	-	22-24	+	10	30	72.5 ± 1.8	98.5 ± 0.5
	0	-	22-24	-	13	-	Ед./Single	98.0 ± 0.8
	6	-	22-24	+	4	30	96.0 ± 0.8	-
	6	-	22-24	-	4	10	93.0 ± 0.5	-
<i>Sium suave</i>	0	22-24/30-2/60**	22-24	+	93	20	86.5 ± 2.8	99.0 ± 0.8
	12 + 6*	2/90	22-24	+	93	30	68.5 ± 2.2	-
<i>Thalictrum amurense</i>	12 + 18*	-	22-24	+	11	30	89.0 ± 1.8	-
	12 + 18*	-	22-24	+	26	90	30.0 ± 2.2	-
<i>Th. contortum</i> Плоды Fruits Плоды Fruits Семена Seeds	0	-	22-24	+	24	60	62.5 ± 5.0	68.0 ± 4.2
	12 + 18*	-	22-24	+	12	60	60.5 ± 3.8	-
	2 + 18*	-	22-24	+	12	60	90.0 ± 2.0	-
<i>Th. minus</i>	12 + 18*	-	22-24	+	10	20	83.5 ± 4.2	-
	12 + 18*	-	22-24	-	7	30	42.0 ± 5.6	-
<i>Veratrum ussuriense</i>	0	-	22-24	+	30	60	98.0 ± 1.6	98.0 ± 1.6
	6	-	22-24	+	25	60	97.0 ± 2.0	-

Примечание: * – срок хранения семян при температуре 4 °С, ** – двухэтапная стратификация, *** – прораствание началось во время стратификации.
Note: * – Storage period at 4 °С, ** – two-stage stratification, *** – germination started during stratification.

семян *P. farinosa* Кур-Урмийской популяции низкая (табл. 2); ее показатели приблизительно равны в трех вариантах опыта: холодная стратификация, тепло-холодная стратификация, переменные температуры в течение суток и в контроле (при проращивании семян без предварительной предпосевной обработки).

В ходе эксперимента выяснилось, что семена всех видов хорошо набухают. Хорошая водопроницаемость покровов указывает на отсутствие у них физического покоя и исключает необходимость скарификации и импакции. Из 59 видов, отсутствующих в справочнике М.Г. Николаевой с соавторами [2], по нашим данным в неглубоком физиологическом покое (B_1) находятся семена *Aconogonon divaricatum*, *Adenophora pereskifolia*, *A. sublata*, *Arenaria redowskii*, *Vupleurum scorzonerifolium*, *Campanula cephalotes*, *Cardaminopsis petraea*, *Dianthus chinensis*, *Draba nemorosa*, *Eremogone juncea*, *Kitagawia terebinthacea*, *Leptopyrum fumarioides*, *Metaplexis japonica*, *Ophelia diluta*, *Orostachys spinosa*, *Pycnostelma paniculatum*, *Scabiosa lachnophylla*, видов *Silene*. У *Adenophora gmelinii*, *A. verticillata*, *Campanula punctata*, *Cardamine prorepens*, *Lobelia sessilifolia*, *Minuartia laricina*, *Sieversia pusilla* все семена или их большая часть находятся в состоянии промежуточного физиологического покоя (B_2). Свежесобранные семена этих видов в лабораторных посевах дают всходы только в условиях двухэтапной тепло-холодной стратификации. Сухое хранение покоя семян полностью не снимает, для семенного воспроизводства следует прибегнуть к холодной стратификации.

Для видов *Aquilegia oxyssepala*, *Orostachys malacophylla*, *Phyllodoce caerulea*, *Rhododendron aureum* отмечена вариабельность семян по степени глубины покоя: 80–90% семян образца находится в состоянии неглубокого физиологического покоя, 10–20% семян имеет промежуточный физиологический покой. Разнообразие семян по глубине покоя внутри одного образца, на наш взгляд, можно рассматривать как частный случай гетероспермии, под которой понимают варьирование семян по морфологическому и анатомическому строению, характеру прорастания и др. признакам [29]. На наличие неглубокого физиологического покоя у семян изученных образцов указывает высокая энергия прорастания, одновершинная кривая и короткий период прорастания семян. Наряду с микробиотиками, в первую очередь необходимо хранение в коллекциях семян с вынужденным или неглубоким органическим покоем. В отличие от семян с глубоким органическим покоем, у таких представителей не происходит накопление семян в почве.

Семена видов *Angelica* и *Sium suave* имеют глубокий физиологический покой (B_3), для снятия которого требуется длительная холодная стратифика-

ция. У *A. czernaevia*, в отличие от других видов, около 10% всех жизнеспособных свежесобранных семян способны прорасти без предварительной предпосевной обработки.

Семена *Allium gubanovii*, *A. ramosum*, *A. splendens*, видов *Asparagus* и *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum* и *Veratrum ussuriense* имеют морфологический тип покоя (Б): холодная стратификация не оказывает влияния на выход семян из состояния покоя, семена прорастают равномерно, без перерыва.

Морфофизиологический простой покой (Б–В) свойственен семенам *Allium senescens*, *Androsace septentrionalis*, *Clematis hexapetala*, *C. manschurica*, видам рода *Thalictrum*: доразвитие зародышей происходит в условиях теплой стратификации. Холодная стратификация не оказывает существенного влияния ни на лабораторную всхожесть, ни на энергию прорастания семян. Семена с морфофизиологическим покоем прорастают с перерывами и в течение более длительного периода в сравнении с семенами, для которых характерен морфологический покой.

Морфофизиологический сложный покой (БВ–В) выявлен у семян *Allium ochotense*, *Clematis fusca* и *Halenia corniculata*; эпикотильный (Б–В^э) – у *Convallaria keiskei* и *Fritillaria maximowiczii*; глубокий (БВ–В₃) – у *Aconitum kusnezoffii*. Для семян *Allium ochotense* Ю.Н. Днепровским с соавторами [14] выявлены очень низкая энергия прорастания и крайне медленное подземное развитие проростков: при посеве в грунт семена этого вида не дают всходов в тот же год. Авторы относят семена *A. ochotense* к стенотермному типу: суточные колебания температуры в режиме 10–20 °С тормозят прорастание семян, максимальные показатели лабораторной всхожести семян отмечены при 19–21 °С. В наших опытах получены сходные результаты: длительный период прорастания семян в условиях теплой стратификации, отсутствие всходов при проращивании семян в течение 6 месяцев в режиме суточных колебаний температуры 8–22 °С. Однако наше предположение о том, что суточные колебания температуры стимулируют доразвитие зародышей, подтверждает «взрывной» характер прорастания семян, наблюдаемый при смене переменного температурного режима на постоянный (табл. 2).

Подобная закономерность была выявлена и для семян *Fritillaria maximowiczii*. Стратификация семян этого вида в течение 2 месяцев в режиме суточных колебаний температуры почти в 2 раза сокращает период прорастания семян в сравнении с контролем. Предварительная предпосевная обработка семян *Aconitum kusnezoffii* оказалась малоэффективной: ни длительная холодная стратификация, ни проращивание семян в режиме суточных колебаний температур не оказывают существенного влия-

ния ни на лабораторную всхожесть, ни на энергию прорастания семян этого вида (табл. 2).

Доработка методик проращивания семян необходима в отношении *Cortusa amurensis* и *Primula farinosa*: лабораторная всхожесть остается весьма низкой, как в эксперименте с длительной холодной стратификацией, так и при проращивании семян в условиях двухэтапной тепло-холодной стратификации.

Изучение роли света как фактора покоя показало, что реакция свежесобранных семян *Adenophora pereskiiifolia*, *Vupleurum scorzoniferifolium*, *Dianthus chinensis*, *Eremogone juncea*, *Metaplexis japonica*, видов *Orostachys* и *Silene* на свет является частным случаем неглубокого физиологического покоя, она полностью теряется по мере сухого хранения семян. В большинстве случаев свет стимулирует прорастание семян, но на свежесобранные семена *Securinega suffruticosa* свет воздействует как ингибитор (табл. 2).

Светочувствительность выявлена нами у семян *Adenophora verticillata*, *Draba nemorosa*, *Campanula punctata*, *Clematis fusca*, *Cortusa amurensis*, *Ophelia diluta*, *Phyllodoce caerulea* и *Rhododendron aureum*; подтверждена – у *Androsace septentrionalis*, *Primula farinosa* и *Sanguisorba officinalis*, ранее известных светочувствительными свойствами семян [2, 3]. Сухое хранение не снимает покой у семян этих видов, при проращивании в темноте всходы, как правило, единичные, при перенесении чашек Петри на свет, семена выходят из состояния покоя. Часть семян *Aquilegia oxypetala* и *Thalictrum minus* после сухого хранения проявляют светочувствительные свойства. Данные нашего исследования о светочувствительности семян являются неполными потому, что у большинства видов светочувствительность проявляется при определенных температурных условиях [30].

На прорастание семян некоторых видов свет оказывает тормозящее действие. Так, если семена *Allium gubanovii*, *A. splendens*, *Asparagus oligoclonus*, видов *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum* можно отнести к темновсхожим [3] (при проращивании на свету увеличивается лаг-время, снижается энергия прорастания), то на семена *A. schoberioides*, *Convallaria keiskei*, *Polygonatum odoratum* и *Dioscorea nipponica* свет действует как ингибитор. В темноте все жизнеспособные семена *D. nipponica* прорастают в течение 20 сут с момента их увлажнения. При проращивании семян на свету в течение 90 сут всходов не отмечено (табл. 2). После перенесения чашек Петри в темноту всходы появляются уже на 4-е сут, а все жизнеспособные семена прорастают в течение последующих 10 сут. Семена *D. nipponica* имеют широкие температурные границы прорастания: при температуре 7 ± 1 °C прорастают на 58-е сут с момента их увлажнения. Это противоречит литературным данным, указывающим, что

доразвитие зародышей семян происходит только при 23 °C [23]. Семена *Convallaria keiskei* после предварительного проращивания в режиме суточных колебаний температуры в темноте прорастают в течение 40 сут, а при проращивании на свету всходов не дают (табл. 2).

Следует отметить весьма слабую изученность представителей аборигенной флоры ДВР на предмет светозависимости их семян. В обобщающих сводках [2–4] есть информация о светочувствительности семян отдельных ее представителей. Сведений о видах, на семена которых свет действует как ингибитор, нами не обнаружены. По-видимому, это связано с тем, что и торможение прорастания светом изучалось значительно меньше, чем явление светочувствительности [30]. Светочувствительность семян связывают с эколого-ценотическими условиями обитаний растений, объясняя это тем, что в лесных и лугово-болотных ценозах свет, а не влажность выступает лимитирующим фактором прорастания семян [4].

Температурный диапазон прорастания семян нами не изучался, однако в ходе опытов выяснилось, что оптимальной для проращивания семян большинства видов является температура 22–24 °C. Пониженная температура (6–8 °C) необходима для проращивания семян *Aconitum kusnezoffii* и *Fritillaria maximowiczii*. Температурные оптимумы прорастания семян, также как, и светочувствительность, связывают с экологическими условиями обитаний растений [3, 4, 14]. Анализ литературных данных показывает, что эвритермные семена в основном свойственны видам открытых и периодически сухих местообитаний: остепненных склонов, галечников, опушек леса, а стенотермные – представителям мезофильной лугово-лесной флоры.

В целом характер зависимости прорастания семян изученных видов от экологических факторов является преимущественно видовой особенностью, сложившейся, как отмечали и другие исследователи, под действием современных климатических и эколого-ценотических условий в течение всей истории формирования вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение семян 64 видов флоры ДВР выявило изменчивость линейно-весовых и некоторых биологических признаков семян. За небольшим исключением дикорастущие виды в годы наблюдений продуцировали семена высокого качества. Целесообразным в дальнейшем является изучение потери всхожести семян при хранении в условиях низких отрицательных температур, которое позволит подобрать для каждого вида оптимальную температуру хранения семян. К микробиотикам относятся *Adenophora pereskiiifolia*, *A. sublata*,

Angelica cincta, *Eremogone juncea*, *Halenia corniculata*, *Kitagawia terebinthacea*, *Sieversia pusilla*: долговечность семян этих видов при хранении в комнатных условиях не превышает 3-х лет.

Физиологический покой семян свойственен большинству представителей: неглубокий (B_1) характерен для *Aconogonon divaricatum*, *Adenophora pereskiiifolia*, *A. sublata*, *Aquilegia oxyssepala*, *Arenaria redowskii*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Campanula cephalotes*, *Cardaminopsis petraea*, *Dianthus chinensis*, *Draba nemorosa*, *Eremogone juncea*, *Kitagawia terebinthacea*, *Leptopyrum fumarioides*, *Metaplexis japonica*, *Ophelia diluta*, видов *Orostachys* и *Silene*, *Phyllodoce caerulea*, *Ryncostelma paniculatum*, *Rhododendron aureum*, *Sanguisorba officinalis*, *Scabiosa lachnophylla*; промежуточный (B_2) — *Adenophora gmelinii*, *A. verticillata*, *Campanula punctata*, *Cardamine prorepens*, *Lobelia sessilifolia*, *Minuartia larinica*, *Sieversia pusilla*; глубокий (B_3) — видов *Angelica* и *Sium suave*. Морфологический покой (Б) свойственен семенам *Allium gubanovii*, *A. ramosum*, *A. splendens*, видам родов *Asparagus* и *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum*, *Veratrum ussuriense*; морфофизиологический простой (Б–В) — *Allium senescens*, *Androsace septentrionalis*, *Clematis hexapetala*, *C. manschurica*, видам рода *Thalictrum*; морфофизиологический сложный (БВ–В) — *Allium ochotense*, *Clematis fusca*

и *Halenia corniculata*; эпикотильный (Б–В³) — *Convallaria keiskei* и *Fritillaria maximowiczii*; глубокий (БВ–В₃) — *Aconitum kusnezoffii*.

Для видов, семена которых характеризуются низкой лабораторной всхожестью (*Bupleurum longiradiatum*, *Cortusa amurensis*, *Primula farinosa*), требуется доработка методик проращивания семян. Оптимальной для проращивания семян большинства видов является температура 22–24 °С, пониженная температура (6–8 °С) необходима для проращивания семян *Aconitum kusnezoffii* и *Fritillaria maximowiczii*. Светочувствительность выявлена у семян *Adenophora verticillata*, *Draba nemorosa*, *Campanula punctata*, *Clematis fusca*, *Cortusa amurensis*, *Ophelia diluta*, *Phyllodoce caerulea* и *Rhododendron aureum*. На семена *Asparagus schoberioides*, *Convallaria keiskei*, *Polygonatum odoratum* и *Dioscorea nipponica* свет оказывает ингибирующее действие.

Результаты проведенного исследования послужат рекомендациями при формировании банка семян и семенного воспроизводства видов в культуре.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен к. б. н. Э.В. Некрасову за помощь в проведении экспериментальной части исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Tikhonova V.L. 1999. Long-Term Storage of Seeds. — Russian J. Plant Physiology: 46(3): 400–408.
2. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 348 с.
3. Norman C.D. 1993. Seed Germination: Theory and Practice. Baltimore. 242 p.
4. Baskin C.C., Baskin J.M. 2014. Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. 2nd ed. San Diego. 1600 p.
5. Нестерова С.В. 2004. Криоконсервация семян дикорастущих растений Приморского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
6. Воронкова Н.М., Холина А.Б. 2010. Сохранение эндемичных видов Дальнего Востока России с помощью глубокого замораживания семян. — Известия РАН. Сер. биол. 5: 581–586.
7. Воронкова Н.М., Холина А.Б. 2017. Биология прорастания и хранение семян эндемичных видов рода остролодка (*Oxytropis* DC., семейство Fabaceae) Сибири и Дальнего Востока России. — Вестник ДВО РАН. 2: 23–30.
8. Ступникова Т.В. 2018. Биологические особенности семян редких и исчезающих видов растений юга Дальнего Востока России. — Раст. ресурсы. 54(1): 5–25.
9. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
10. Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2009. Благовещенск. 446 с. <http://oort.aagi.ru/ref/260>
11. Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2008. Хабаровск. 630 с. <http://oort.aagi.ru/ref/98>
12. Безделев А.Б., Безделева Т.А. 2006. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток. 296 с.
13. Лекарственное растительное сырье. Фармакогнозия: Учеб. пособие. 2004. СПб. 765 с.
14. Днепровский Ю.М., Черемушкина В.А., Судобина В.П. 1991. Особенности прорастания семян корневищных луков Северной Азии. — Бюллетень ГБС АН СССР. 159: 89–95.
15. Волкова С.А. 2008. Биология прорастания семян некоторых видов семейства Ариáceае Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 44(3): 30–35.
16. Левицкая Г.Е. 2009. Биологические характеристики семян представителей флоры южного Подмосквья и их реакция на криоконсервацию. — Раст. ресурсы. 45(3): 9–30.
17. International rules for seed testing. 1985. — Seed Sci. and Technol. 13(2): 437–438.
18. Ходачек Е.А. 1993. Прорастание семян арктических растений. — В. кн.: Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. Тр. БИН имени В.Л. Комарова. Вып. 8. С. 126–134.

19. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. 2009. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа. 116 с.
20. Торшилова А.А. 2007. Репродуктивная биология *Dioscorea nipponica* Makino (Dioscoreaceae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 22 с.
21. Торшилова А.А. 2018. Процесс двойного оплодотворения у *Dioscorea nipponica* и *D. caucasica* (Dioscoreaceae). — Бот. Журн. 103(3): 283–296.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618030018>
22. Колясникова Н.Л. 2012. Эмбриология некоторых кормовых растений семейства Fabaceae Lindl. — Вестник Пермского университета. Биология. 2: 4–7.
http://www.psu.ru/files/docs/ob-universitete/smi/nauchnyj-zhurnal/biologiya/2012_2.pdf
23. Попов П.П., Арефьев С.П., Гашеева Н.А., Казанцева М.Н. 2015. Качество семян *Picea obovata* (Pinaceae) на северной границе ареала (Ямало-Ненецкий автономный округ). — Раст. ресурсы. 51 (4): 512–516.
<http://elibrary.ru/item.asp?id=24347084>
24. Ткаченко К.Г., Староверов Н.Е., Грязнов А.Ю. 2018. Рентгенографическое изучение качества плодов и семян. — Hortus Botanicus. 13: 4–18.
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2018.5022>
25. Левицкая Г.Е. 2014. Влияние температуры хранения на жизнеспособность семян дикорастущих видов. 1. Семена с вынужденным покоем и неглубоким физиологическим покоем. — Раст. ресурсы. 50 (4): 534–548.
26. Тихонова В.Л., Викторов В.П. 2005. Долговечность семян (справочник). М. 135 с.
27. Андриянова Е.А. 2014. Жизнеспособность семян растений Севера Дальнего Востока после различных сроков хранения. — Раст. ресурсы. 50 (3): 367–375.
28. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. 1999. Биология семян. СПб. 231 с.
29. Анисимова Г.М. 2000. Гетероспермия. В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. Ред. Батыгина Т.Б. СПб. С. 279–286.
30. Николаева М.Г. 1982. Покой семян. В кн.: Физиология семян. М. С. 125–184.

Biological Characteristics of the Seeds of Some Russian Far East Species

T. V. Stupnikova*

Amur branch of Botanical Garden-Institute FEB RAS, Blagoveshchensk State Pedagogical University,
Blagoveshchensk, Russia

*e-mail: stupnikovat@yandex.ru

Abstract—Our research included assessment of seed laboratory germination and viability of seeds, organic dormancy and ways to break it. Fruits and seeds of 64 species from different families used in the experiments were collected in 2014–2017 in the natural populations of the Amur and Khabarovsk regions. The biological features of the seeds were studied according to the standard methods. The laboratory germination rate of the seeds was determined for the most species in 4 replicates (50 seeds each) according to the method developed by G.E. Levitskaya [16]. The viability of seeds was calculated for freshly harvested seeds as the sum of germinated and non-germinated ones [17]. A type of organic dormancy was determined according to the classification given by M.G. Nikolaeva et al. [2]. It was found that most species produced seeds of high viability during the period of observation. Seeds of low viability were found for *Dioscorea nipponica* Makino and *Hemerocallis minor* Mill. Physiological dormancy was established for seeds of *Aconogonon divaricatum* (L.), *Aquilegia oxyssepala* Trautv. et C.A. Mey., *Leptopyrum fumarioides* Rchb., *Ophelia diluta* Ledeb., *Scabiosa lachnophylla*, species of family Apiaceae, Asclepiadaceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae, Ericaceae and Rosaceae. Morphological dormancy was observed for seeds of some species of genus *Allium*, *Asparagus* and *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum* Ker Gawl., and *Veratrum ussuriense* Nakai. Simple morphophysiological dormancy was found for *Allium senescens* L., *Clematis hexapetala* Pall., *C. manschurica* Rupr., and the species of *Thalictrum*. Epicotyls morphophysiological dormancy was in *Convallaria keiskei* Miq., *Fritillaria maximowiczii* Freyn. *Aconitum kusnezoffii* Rchb. was characterized by deep morphophysiological dormancy. It was found that all studied species can be recommended for long-term storage at -18°C . Among the studied species, four belong to microbotic: *Adenophora pereskiiifolia* G. Don, *A. sublata* Kom., *Angelica cincta* H. Boissieu, *Eremogone juncea* (M. Bieb.) Fenzl, *Halenia corniculata* (L.) Cornaz., and *Kitagawia terebinthacea* (Fisch. ex Trevir.) Pimenov. A recommended temperature of seed germination is $22-24^{\circ}\text{C}$ for the majority of the studied species and $6-8^{\circ}\text{C}$ for *Aconitum kusnezoffii* and *Fritillaria maximowiczii*. Seeds of 8 species are photosensitive: *Adenophora verticillata* Fisch., *Draba nemorosa* L., *Campanula punctata* Lam., *Clematis fusca* Turcz., *Cortusa amurensis* Fed., *Ophelia diluta* Ledeb., *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Rhododendron aureum* Georgi. Light inhibits seed germination of *Asparagus schoberioides* Kunth, *Convallaria keiskei*, *Polygonatum odoratum* and *Dioscorea nipponica*.

Keywords: wild plant species, germination, seed viability, organic dormancy, Russian Far East

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is thankful to the E.V. Nekrasov, Candidate of Biological Sciences, for his assistance in conducting the experimental part of the study.

REFERENCES

1. *Tikhonova V.L.* 1999. Long-Term Storage of Seeds.—Russian Journal of Plant Physiology: 46(3): 400–408.
2. *Nikolayeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N.* 1985. [Reference book on dormant seed germination]. Leningrad. 348 p. (In Russian)
3. *Norman C.D.* 1993. Seed Germination: Theory and Practice. 2nd Ed. Baltimore. 242 p. <https://naldc.nal.usda.gov/download/41278/PDF>
4. *Baskin C.C., Baskin J.M.* 2014. Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego. 1600 p.
5. *Nesterova S.V.* 2004. [Cryoconservation of the Primorye Territory wild plants seeds: Abstr. Dis. ... Cand. (Biology) Sci.]. Vladivostok. 24 p. (In Russian)
6. *Voronkova N.M., Kholina A.B.* 2010. Conservation of Endemic Species from the Russian Far East Using Seed Cryopreservation. — Biology Bulletin. 37(5): 496–501. <https://doi.org/10.1134/S1062359010050092> (In Russian)
7. *Voronkova N.M., Kholina A.B.* 2017. Germination biology and seed storage of endemic species of crazyweed genus (*Oxytropis* DC., Fabaceae family) from Siberia and Russian Far East. — Bulletin of the Far Eastern Branch Russian Academy of Sciences. 2: 23–30. (In Russian)
8. *Stupnikova T.V.* 2018. Biological characteristics of the seeds of rare and endangered plant species of the southern Russian Far East. — Rastitelnye resursy. 54(1): 5–25. (In Russian)
9. [Red data book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. <http://oopt.aari.ru/ref/38> (In Russian)
10. [Red data book of the Amur Region: Rare and endangered species of animals, plants and fungi]. 2009. Blagoveshchensk. 446 p. <http://oopt.aari.ru/ref/260> (In Russian)
11. Red book of the Khabarovsk krai: Rare and endangered plant and animal species. 2008. Khabarovsk. 630 p. <http://oopt.aari.ru/ref/98> (In Russian)
12. *Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A.* 2006. [Life forms of the seed plants of the Russian Far East]. Vladivostok. 296 p. (In Russian)
13. [Medicinal plant raw materials. Pharmacognosy: Study guide.] 2004. St. Petersburg. 765 p. (In Russian)
14. *Dneprovskiy Yu.M., Cheremushkina V.A., Sudobina V.P.* 1991. [Features of seed germination of the rhizomatous onions from the North Asia]. — Byulleten GBS AN SSSR. 159: 89–95. (In Russian)
15. *Volkova S.A.* 2008. Biology of seed germination of some Family *Apiaceae* species of Far East. — Rastitelnye resursy. 44(3): 30–35. (In Russian)
16. *Levitskaya G.E.* 2009. The biological characteristics of seeds of some species of the flora of the southern of Moscow region and their response to cryoconservation. — Rastitelnye resursy. 45(3): 9–30. (In Russian)
17. International rules for seed testing. 1985. — Seed Sci. and Technol. 13(2): 299–520.
18. *Khodachek E.A.* 1993. [Patterns of seed germination in arctic plants]. In: [Problems of Reproductive Biology of Seed Plants]. — Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova RAN 126–134.
19. *Ishmuratova M.M., Tkachenko K.G.* 2009. [Seeds of herbaceous plants: features of the latent period, use in introductions and reproduction *in vitro*]. Ufa. 116 p.
20. *Torshilova A.A.* 2007. [Reproductive biology of *Dioscorea nipponica* Makino (Dioscoreaceae): Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 22 p. (In Russian)
21. *Torshilova A.A.* 2018. Process of double fertilization in *Dioscorea nipponica* and *Dioscorea caucasica* (Dioscoreaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 103(3) 283–296. <https://doi.org/10.1134/S0006813618030018> (In Russian)
22. *Kolyasnikova N.L.* 2012. Embryology of some of the food plants of the family *Fabaceae* Lindl. — Bulletin of Perm University. Biology. 2: 4–7. http://www.psu.ru/files/docs/ob-universitete/smi/nauchnyj-zhurnal/biologiya/2012_2.pdf (In Russian)
23. *Popov P.P., Arefiev S.P., Gasheva N.A., Kazantseva M.N.* 2015. Quality of seeds of *Picea obovata* (Pinaceae) on the northern border of the range (Yamalo-Nenets Autonomous Okrug). — Rastitelnye resursy. 51(4): 512–519. <http://elibrary.ru/item.asp?id=24347084> (In Russian)
24. *Tkachenko K.G., Staroverov N.E., Gryaznov A. Yu.* 2018. X-ray quality control of fruits and seeds. — Hortus Botanicus. 13: 4–18. <https://doi.org/10.15393/j4.art.2018.5022> (In Russian)
25. *Levitskaya G. E.* 2014. The influence of the storage temperature on the seeds of wild species. 1. The not-dormant seeds and seeds with non-deep physiological dormancy. — Rastitelnye resursy. 50(4): 534–548. (In Russian)
26. *Tikhonova V.L., Viktorov V.P.* 2005. [Durability of seeds (Reference book)]. Moscow. 136 p. (In Russian)
27. *Andriyanova E.A.* 2014. The seed viability of plants from the Northern Far East after different periods of storage. — Rastitelnye resursy. 50(3): 367–375. (In Russian)
28. *Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M.* 1999. [Seed biology]. St. Petersburg. 231 p. (In Russian)
29. *Anisimova G.M.* 2000. [Heterospermy]. — In: [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems]. St. Petersburg. P. 279–286. (In Russian)
30. *Nikolaeva M.G.* 1982. Pokoy semyan [Seed dormancy]. — In: [Seed physiology]. Moscow. P. 125–184. (In Russian)

БИОЛОГИЯ
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РОСТА КОРНЕВЫХ СИСТЕМ
PINUS SYLVESTRIS (PINACEAE) В МОЛОДЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ
КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

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

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

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

*e-mail: vasilyarmishko@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2020 г.

После доработки 07.03.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Исследованы рост и развитие корневых систем сосны обыкновенной в молодых лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосновых лесах на территории Кольского полуострова. Установлено, что основная масса корней сосны сосредоточена в почве на глубине до 20 см. Сосна обыкновенная формирует характерные морфологические особенности корневых систем уже к 10–12 годам. С возрастом происходит лишь увеличение морфометрических параметров корней и их массы. Установлена линейная связь таксационных показателей деревьев с массой корневых систем в 40-летних древостоях. На сухих песчаных и супесчаных подзолах, где отсутствуют уплотненные слои почвы, радиальный прирост древесины скелетных корней наблюдается практически с одинаковой интенсивностью по всей окружности. На почвах с уплотненными прослойками стержневой корень редуцируется, а рост боковых скелетных корней сосны вниз от анатомической оси происходит значительно медленнее, чем вверх. По мере достижения уплотненных горизонтов почвы и увеличения массы надземной части дерева формирование годичных слоев древесины корней по направлению вниз от анатомической оси прекращается.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, сосновые леса, корневые системы, строение, радиальный прирост, северная тайга, Кольский полуостров

DOI: 10.31857/S0033994620020107

Лесной покров на территории Кольского полуострова в настоящее время представляет собой огромную сукцессионную систему, подавляющее большинство процессов в которой инициировано хозяйственной деятельностью человека. При этом как деградацию, так и восстановление лесных экосистем в большинстве случаев невозможно представить, как односторонний линейный процесс.

Леса Кольского п-ва, сформированные сосной обыкновенной, произрастают преимущественно на песчаных и супесчаных четвертичных отложениях, в условиях морского и переходного к континентальному климата. Эти леса достаточно устойчивы к суровым природным условиям, но в то же время чрезвычайно чувствительны к воздействию таких факторов, как пожары, рубки, атмосферное загрязнение, которые нередко приводят к их деградации [1–4].

Начавшееся в советское время развитие индустрии на Кольском п-ове потребовало огромного

количества древесных ресурсов. Широкомасштабные лесозаготовки были начаты в 30–40-х гг. Объемы рубок определялись потребностью в древесине и техническими возможностями лесозаготовительных предприятий. Вопреки распространенному мнению, именно лесная промышленность нанесла наибольший ущерб природным экосистемам Кольского п-ва. Площадь лесов, нарушенных рубками, в частности наиболее разрушительными сплошными рубками с применением тяжелой тракторной техники, во много раз превышает площадь лесов, пострадавших от воздействия выбросов металлургических комбинатов [5, 6]. В период с 50-х по 80-е гг. были вырублены практически все наиболее доступные для заготовки и продуктивные лесные массивы.

В литературе можно найти большой объем информации об особенностях лесных экосистем Кольского Севера и их состоянии. Это и сведения общего характера [2, 6–8], и подробные данные о

воздействии сплошных рубок и пожаров на состояние лесного фонда региона [1, 9, 10], и многочисленные работы, в которых анализируется состояние лесных сообществ, испытывающих воздействие промышленного загрязнения [11–14]. К сожалению, в этих исследованиях содержится крайне мало сведений о подземной сфере лесных сообществ, состоянии корневых систем растений.

Известно, что особенности строения и состояние подземных органов связаны с эколого-биологическими особенностями растений и во многом объясняют их приуроченность к определенным условиям местообитаний, способность конкурировать с другими видами [15–20]. Некоторые авторы отмечают, что сосна обыкновенная может приспосабливаться к разным экологическим условиям, формируя как глубоко проникающую, так и поверхностную корневую систему [6, 17, 21–24]. Пластичность является одной из особенностей корневой системы сосны обыкновенной. Произрастая в широком диапазоне почвенно-гидрологических условий, сосна достаточно активно приспосабливается к их особенностям, изменяя в определенных пределах свои морфологические характеристики [17, 25]. Для формирования корневой системы большое значение имеет мощность корнеобитаемого слоя почвы, которая может ограничиваться избыточным увлажнением и близким залеганием плотных пород или орштейновых горизонтов.

Целью данной работы является анализ особенностей строения и роста корневых систем *Pinus sylvestris* L. в разных эдафических условиях при естественном восстановлении нарушенных сосновых лесов на территории Кольского п-ва.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на постоянных пробных площадях (ППП), заложенных в семи основных районах Кольского п-ова (табл. 1) на высоте 190–220 м над ур. моря. Основная часть ППП расположена в молодых и средневозрастных лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосновых лесах I–III классов возраста (20–60 лет), представляющих собой различные стадии вторичных сукцессий после рубок и пожаров.

Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосновые леса распространены преимущественно на возвышенных элементах рельефа. Почвообразующими породами являются песчаные и супесчаные моренные и водно-ледниковые отложения, характеризующиеся сухостью и бедностью элементами питания. В условиях северной тайги на них формируются подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, средне- и сильно скелетные [26]. Почвы отличаются коротким профилем



Рис. 1. Определение прироста скелетных корней сосны обыкновенной по четырем направлениям в вертикальной (вверх и вниз от анатомической оси) и горизонтальной плоскостях.

Fig. 1. Determination of the radial increment of Scots pine skeletal roots in four directions in the vertical (up and down from the anatomical axis) and horizontal planes.

(до 60 см), накоплением соединений Al и Fe в иллювиальном горизонте, низким содержанием (не более 2%) гумусовых веществ [27].

На каждой пробной площадке были выбраны 5–10 модельных деревьев для детальных морфометрических исследований надземных и подземных органов, определения их фитомассы. Изучение корневых систем начинали с поверхностной раскопки, обнажая корни в первую очередь около ствола на глубину 20–25 см. Затем последовательно вскрывали всю корневую систему модельного дерева. На следующем этапе определяли радиус распространения корней в горизонтальной плоскости, производили их зарисовку, определяли количество корней разных порядков, интенсивность их ветвления и состояние, измеряли диаметр и длину основных корней [28]. После детального описания и осторожного удаления почвенных частиц корни взвешивали и отбирали образцы разной крупности для определения абсолютно сухого веса в лабораторных условиях.

Радиальный прирост крупных скелетных корней II порядка изучали на поперечных срезах на дендрометре LINTAB-6 с точностью до 0.01 мм. Для оценки особенностей роста по диаметру корней, выполняющих не только физиологическую, но механическую функцию, проводили измерения в вертикальном и горизонтальном направлениях по 4-м радиусам: от анатомической оси вверх, вниз и по двум горизонтальным радиусам (рис. 1). В процессе измерений в годичном приросте учитывали долю ранней и поздней части древесины для оценки интенсивности их формирования.

При обработке данных использовали методы описательной статистики, корреляционный и регрессионный анализ.

Таблица 1. Краткая характеристика модельных деревьев сосны обыкновенной разного возраста в исследованных районах Кольского п-ова**Table 1.** Brief description of Scots pine model trees of different age in the studied areas of the Kola Peninsula

№ п/п No. of SP	Район исследований Study area	№ Моделей Number of model tree	Характеристика исследуемых модельных деревьев Characteristics of the studied model trees			Масса надземной части модели, кг АСВ Weight of the above-ground part of the model, kg ODW	Масса корней модели, кг АСВ* The root mass of model, kg ODW*
			возраст, лет age, years	высота, м height, m	диаметр, см diameter, cm		
1	Мавринский Mavrinsky	1	20	3.7	4.5	4.11	0.68
		2	20	3.5	4.3	3.24	0.59
		3	18	3.6	3.7	2.31	0.39
		4	23	3.0	3.4	0.38	2.31
		5	22	4.1	5.1	4.47	0.91
2	Чунозерский Chunozersky	1	43	7.6	8.0	14.8	2.82
		2	40	6.6	7.5	13.0	2.28
		3	42	6.9	9.2	16.7	2.77
		4	38	4.2	4.0	3.2	0.5
		5	38	4.3	5.5	5.65	0.98
3	Уполокшский Upolokshsky	1	20	2.2	1.4	0.51	0.09
		2	20	2.2	1.8	0.82	0.16
		3	18	1.5	0.6	0.4	0.06
		4	21	3.0	3.2	2.0	0.45
		5	21	4.2	4.3	3.2	0.51
4	Островской Ostrovsky	1	18	1.7	1.0	0.3	0.03
		2	18	2.4	2.3	1.24	0.14
		3	17	2.0	1.2	0.57	0.06
		4	20	2.4	1.9	1.17	0.13
		5	22	3.7	5.2	4.88	0.83
5	Ливский Livsky	1	36	3.5	3.6	2.34	0.42
		2	37	4.2	4.6	3.18	0.5
		3	32	2.7	3.6	1.92	0.29
		4	35	3.2	3.7	2.14	0.44
		5	35	3.3	3.6	2.3	0.40
6	Ловозерский Lovozersky	1	36	3.2	3.8	2.32	0.36
		2	38	4.3	5.5	5.65	0.98
		3	40	4.8	5.2	6.0	1.2
		4	40	4.3	5.5	5.7	1.0
		5	38	6.1	6.3	6.3	1.4
7	Ковдорский Kovdorsky	1	145	14.9	16.0	66.6	27.5
		2	240	18.5	34.5	329.6	41.8
		3	90	11.0	16.6	74.0	29.0
		4	160	15.1	24.5	194.6	39.4
		5	146	14.2	24.3	170.2	49.1

Примечание. * – масса корней приводится без учета массы пней.

Note. * – Weight of roots excluding stumps.

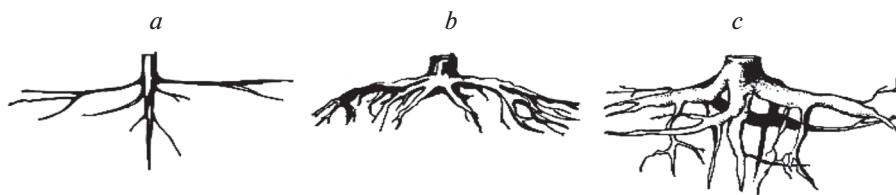


Рис. 2. Схема строения корневых систем модельных деревьев сосны обыкновенной на Кольском полуострове. *a* – в молодом возрасте (10–12 лет); *b* – в возрасте 20–25 лет на щебнистых почвах; *c* – в возрасте 35–40 лет на хорошо дренированных песчаных и супесчаных почвах.

Fig. 2. Root system structure of Scots pine model trees in the Kola Peninsula. *a* – young aged trees (10–12 years); *b* – 20–25-year-old trees on gravelly soils; *c* – 35–40-year-old trees on well-drained sandy and sandy-loam soils.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основная масса боковых корней 40–60-летних деревьев сосны обыкновенной распространяется в подстилке и в верхнем минеральном слое почвы (рис. 2*a*). В совокупности эти горизонты обладают наилучшими водно-физическими свойствами и аэрацией, содержат основные запасы питательных веществ, а также интенсивнее прогреваются в начале вегетации.

В процессе развития корневой системы растений сосны меняется физиологическая и морфологическая роль ее отдельных компонентов. На ранних этапах органогенеза стержневой и боковые корни всходов имеют корневые волоски, выполняющие роль сосущих корней. В дальнейшем эти корни начинают выполнять, главным образом, скелетную и проводящую функции. Доля участия главного корня в общей длине корневой системы снижается. В начале формирования корневой системы боковые корни распределяются по длине главного корня относительно равномер-

но. Однако уже на этой стадии большая их часть разрастается в горизонтальном направлении и во многих случаях радиус корневой системы значительно превышает размеры кроны.

В молодых восстанавливающихся после внешних нарушений (рубок, пожаров) сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных процессы роста и развития надземных органов деревьев и формирование их корневых систем протекают синхронно. В ходе исследований установлена тесная линейная связь таксационных показателей деревьев с массой их корневых систем в 40-летних древостоях (рис. 3).

Исследованные сосновые леса произрастают на маломощных, в разной степени завалуненных почвах с выраженными уплотненными горизонтами, образованными ортштейновыми линзами или скоплением валунов. Уплотненные горизонты представляют собой определенное препятствие для проникновения корней вертикальной ориентации вглубь почвы. Корни сосны в этом случае развиваются присущими этой древесной породе темпами лишь в пределах слоя почвы, ограниченного снизу уплотненным горизонтом. Так, например, в местах скопления крупного валунного материала или при наличии близко расположенного к поверхности почвы ортштейнового горизонта главный (стержневой) корень сосны сильно редуцирован или просто отсутствует (рис. 2*b*). В других случаях, при достижении препятствия в почве главный корень приостанавливает свой рост или меняет направление на горизонтальное. Формируется система мощных горизонтально направленных скелетных корней, обеспечивающих механическую устойчивость надземной части дерева.

Анализ радиального роста скелетных корней сосны обыкновенной в 27-летних сообществах в р-не р. Мавра (Лапландский биосферный заповедник) показывает, что в первое 10-летие прирост скелетных корней происходит примерно одинаково по четырем основным направлениям (табл. 2). В последующий период, по мере увеличения надземной массы и достижения корнями уплотненных горизонтов почвы, их прирост по направлению вниз от анатомической оси замед-

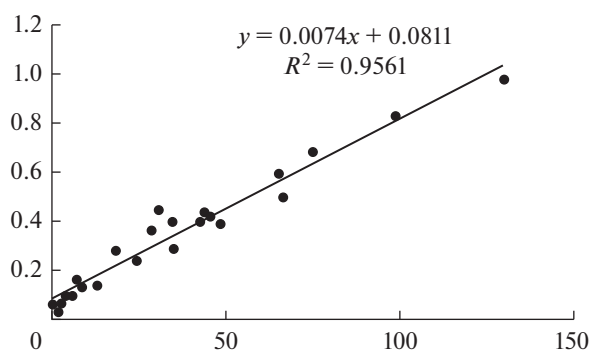


Рис. 3. Зависимость массы корней сосны обыкновенной в 40-летних древостоях от таксационных характеристик деревьев (произведение высоты (*H*) на квадрат диаметра (D^2)).

По горизонтали – $H \cdot D^2$; по вертикали – масса корней, кг АСВ.

Fig. 3. Dependence of the mass of Scots pine roots in the 40-year-old stands on the tree characteristics (height (*H*) times diameter squared (DBH^2)).

X-axis – $H \cdot DBH^2$; *y*-axis – mass of roots, kg ODW.

Таблица 2. Погодичная динамика радиального прироста ранней и поздней древесины скелетных корней сосны обыкновенной во вторичных лиственных лесах II класса возраста на Кольском п-ове

Table 2. Annual dynamics of Scots pine skeletal root early- and latewood radial increment in secondary lichen forests of age class II on the Kola Peninsula

Годы Year	Измерения радиального прироста скелетных корней в вертикальном и горизонтальном направлении от сердцевины Skeletal root radial increment measured horizontally and vertically from the pith															
	Вертикальное – вверх Vertical – upward				Вертикальное – вниз Vertical – downward				Горизонтальное – запад Horizontal – West				Горизонтальное – восток Horizontal – East			
	поздняя latewood	ранняя earlywood	итого total	% ранней древесины % of earlywood	поздняя latewood	ранняя earlywood	итого total	% ранней древесины % of earlywood	поздняя latewood	ранняя earlywood	итого total	% ранней древесины % of earlywood	поздняя latewood	ранняя earlywood	итого total	% ранней древесины % of earlywood
2014	0.8	2.05	2.85	72	*	*			0.1	0.31	0.41	75	0.1	0.43	0.53	81
2013	0.95	2.04	2.99	68	*	*			0.11	0.23	0.34	58	0.1	0.37	0.47	79
2012	1.16	2.75	3.91	70	*	*			0.12	0.40	0.52	77	0.15	0.35	0.5	70
2011	1.0	2.52	3.52	72	*	*			0.11	0.30	0.41	73	0.12	0.34	0.46	74
2010	1.53	2.2	3.73	59	*	*			0.13	0.5	0.63	79	0.34	0.43	0.77	56
2009	0.85	2.8	3.65	77	*	*	100		0.15	0.25	0.4	63	0.3	0.35	0.65	54
2008	1.07	2.2	3.27	67	0.3	0.63	67		0.2	0.5	0.7	63	0.14	0.24	0.38	63
2007	1.32	2.51	3.83	66	0.45	0.62	58		0.14	0.35	0.49	71	0.17	0.35	0.52	67
2006	1.23	2.0	3.23	62	0.4	0.53	62		0.28	0.39	0.67	72	0.16	0.22	0.38	68
2005	0.6	1.7	2.3	74	0.52	0.4	92		0.11	0.22	0.33	50	0.14	0.33	0.47	70
2004	0.87	1.17	2.04	57	0.3	0.43	73		0.15	0.21	0.36	57	0.15	0.25	0.4	63
2003	0.9	1.07	1.97	54	0.33	0.32	65		0.09	0.12	0.21	57	0.25	0.57	0.82	70
2002	0.63	1.16	1.79	65	0.27	0.4	67		0.12	0.36	0.48	75	0.28	0.42	0.7	60
2001	0.7	1.1	1.8	61	0.32	0.75	107		0.11	0.38	0.49	78	0.18	0.22	0.4	55
2000	0.85	1.37	2.22	62	0.53	0.73	126		0.18	0.5	0.68	74	0.31	0.33	0.64	52
1999	0.55	1.28	1.83	70	0.36	0.72	108		0.22	0.52	0.74	70	0.25	0.43	0.68	63
1998	0.32	0.77	1.09	71	0.7	0.58	128		0.17	0.53	0.7	76	0.21	0.42	0.63	67
1997	0.32	0.94	1.26	75	0.4	0.8	12		0.4	0.54	0.94	57	0.32	0.5	0.82	63
1996	0.51	0.29	0.8	36	0.52	0.43	95		0.43	0.42	0.85	49	0.33	0.62	0.95	70
1995	0.13	0.23	0.36	50	0.12	0.33	45		0.1	0.29	0.39	74	0.13	0.3	0.43	70
1994	0.17	0.23	0.4	50	0.17	0.2	37		0.09	0.17	0.26	65	0.17	0.25	0.42	60
1993	0.1	0.12	0.22	54	0.15	0.17	32		0.2	0.3	0.5	60	0.15	0.16	0.31	52
1992	0.06	0.13	0.19	58	0.16	0.22	38		0.12	0.22	0.34	65	0.12	0.17	0.29	59
1991	0.18	0.24	0.42	57	0.15	0.2	35		0.18	0.23	0.41	56	0.15	0.27	0.42	64
1990	0.2	0.24	0.44	55	0.25	0.28	53		0.15	0.35	0.5	70	0.16	0.14	0.3	47
1989	0.1	0.34	0.44	77	0.2	0.3	5		0.13	0.19	0.32	59	0.13	0.2	0.33	61
1988	0.1	0.23	0.33	70	0.08	0.23	31		0.1	0.26	0.36	72	0.13	0.1	0.23	43
1987	0.1	0.3	0.4	75	0.18	0.42	6		0.1	0.26	0.36	72	0.14	0.29	0.43	67
			51.22	64.1			16.87				13.25	64.4			14.33	62.7

Примечание. * – прекращение роста скелетных корней в нижней части.

Note. * – growth cessation in the lower part of skeletal roots.

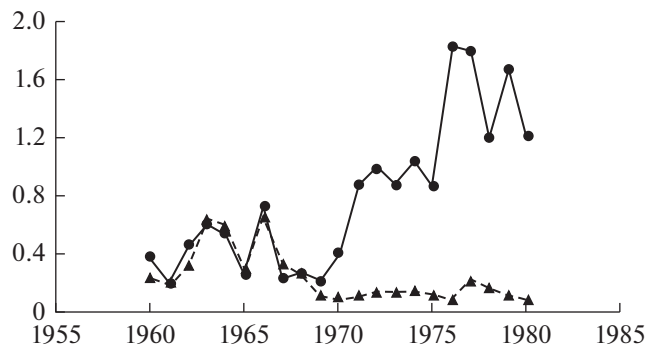


Рис. 4. Динамика радиального прироста скелетных корней 40-летних деревьев сосны обыкновенной на щебенисто-каменистых почвах на Кольском полуострове.

По горизонтали – годы; по вертикали – прирост, мм. Сплошная линия – прирост скелетного корня вверх от анатомической оси; пунктирная линия – прирост скелетного корня вниз от анатомической оси.

Fig. 4. Dynamics of the skeletal roots radial growth in 40-year-old Scots pine trees on stony gravel soils in the Kola Peninsula.

X-axis – years; y-axis – increment, mm. Solid line – skeletal root increment up from the anatomical axis; dashed line – skeletal root increment down from the anatomical axis.

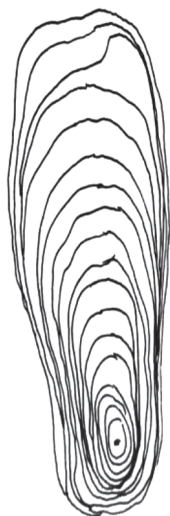


Рис. 5. Поперечный срез корня доскообразной формы у 60–80-летних деревьев сосны обыкновенной на каменистых почвах на Кольском полуострове.

Fig. 5. Cross section of a board-shaped root in 60–80-year-old Scots pine trees on stony soils in the Kola Peninsula.

ляется, а затем практически прекращается. Прирост вверх от анатомической оси напротив, возрастает. В результате суммарный прирост корней за весь исследованный период по направлению вверх от анатомической оси оказывается в 3 раза выше, чем по другим направлениям (табл. 2). Следует отметить, что доля ранней части древесинного годичного кольца скелетных корней практи-

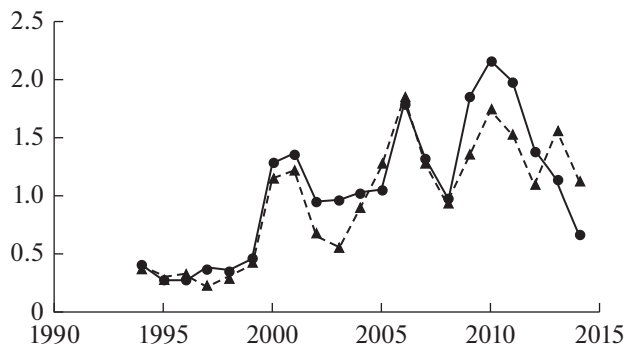


Рис. 6. Динамика радиального прироста скелетных корней 40-летних деревьев сосны обыкновенной на песчаных и супесчаных почвах на Кольском полуострове.

По горизонтали – годы; по вертикали – прирост, мм. Сплошная линия – прирост скелетного корня вверх от анатомической оси; пунктирная линия – прирост скелетного корня вниз от анатомической оси.

Fig. 6. Dynamics of the radial growth of skeletal roots of 40-year-old Scots pine trees on sandy and sandy loam soils in the Kola Peninsula.

X-axis – years; y-axis – increment, mm. Solid line – skeletal root increment upward from the anatomical axis; dashed line – skeletal root increment downward from the anatomical axis.

чески одинакова по всем направлениям и колеблется в среднем от ~61 до 64%.

Согласно данным, представленным на рис. 4, в возрасте до 10–12 лет у сосны обыкновенной наблюдается достаточно тесная связь между приростом скелетных корней в вертикальной плоскости вверх и вниз от анатомической оси ($r = 0.91$; $n = 10$; $P < 0.05$). Дальнейшее существенное возрастание радиального прироста вверх от анатомической оси (в 5–9 раз) и одновременное снижение прироста в противоположном направлении приводит к тому, что на определенном этапе развития корневой системы, связь между приростом скелетных корней вверх и вниз от анатомической оси, становится отрицательной ($r = -0.33$; $n = 21$; $P < 0.05$).

На щебенисто-каменистых почвах в результате описанных выше процессов у сосны обыкновенной формируются отдельные скелетные корни, имеющие не эллипсовидную форму сечения, а сильно сплюснутую, почти досковидную (рис. 5).

На достаточно глубоких, свежих, рыхлых супесчаных почвах у сосны обыкновенной в возрасте 35–40 лет развивается глубоко проникающий стержневой корень с хорошо развитыми боковыми корнями (рис. 2с). На сухих песчаных почвах с глубоким залеганием уровня грунтовых вод развивается как стержневой корень, так и поверхностные боковые корни, перехватывающие влагу даже от небольших дождей. К этому необходимо добавить, что на Кольском Севере важная роль в жизни растений вообще и в размещении

корней на песчаных и супесчаных подзолах в частности, принадлежит теплообеспеченности корнеобитаемых горизонтов почвы.

В условиях, когда практически отсутствуют уплотненные слои почвы, радиальный прирост молодых скелетных корней происходит практически с одинаковой интенсивностью во всем направлениям (рис. 6). При этом наблюдается тесная связь между приростом древесины скелетных корней в вертикальной плоскости вверх и вниз от анатомической оси ($r = 0.84$; $n = 20$; $P < 0.05$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Исследования, проведенные на территории Кольского п-ва, показали, что на фоне разных почвенно-экологических условий у сосны обыкновенной сохраняется генетически унаследованный тип корневой системы. Вместе с тем, анализ полученных экспериментальных данных свидетельствует о высокой пластичности корневых систем сосны, что проявляется в вариабельности показателей роста и наличии ряда особенностей их строения в зависимости от условий произрастания в разных районах на исследованной территории. Установлено, что параметры корневых систем сосны обыкновенной определенным образом изменяются под влиянием почвенно-гидрологических и климатических условий, а также хозяйственной деятельности человека. Анализ полученных данных позволяет сделать следующие выводы:

1. В лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сообществах на иллювиально-железистых подзолах Кольского Севера сосна обыкновенная образует поверхностную корневую систему. Основная масса корней сосредоточена в верхних почвенных горизонтах на глубине до 20 см.

2. Характерные морфологические особенности корневых систем сосны обыкновенной формируются уже к 10–12 годам. С возрастом принципиальных изменений в их строении не наблюдается, происходит лишь увеличение морфометрических пара-

метров корней и их массы. Установлена линейная связь таксационных показателей деревьев с массой корневых систем на примере древостоев II класса возраста (40 лет). Подобная зависимость сохраняется и в древостоях более высоких классов возраста.

3. На рыхлых, сухих песчаных и супесчаных подзолах, характеризующихся отсутствием уплотненных горизонтов, у сосны обыкновенной формируются глубоко проникающие главный и боковые корни, а также многочисленные поверхностные корни. Радиальный прирост древесины имеет примерно одинаковую интенсивность по всей окружности скелетных корней.

4. При наличии в почвенном профиле уплотненных горизонтов, представляющих препятствие для проникновения корней вглубь почвы, строение корневой системы сосны обыкновенной изменяется. Стержневой корень редуцируется или меняет направление роста на горизонтальное. На границе уплотненных горизонтов интенсивность радиального прироста древесины скелетных корней по направлению вверх от анатомической оси возрастает и становится в 3 раза более высокой, чем по направлению вниз. В отдельных случаях формирование годичных слоев древесины по направлению вниз от анатомической оси у скелетных корней полностью прекращается.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.В. Борисовой за подготовку многочисленных рисунков корней сосны обыкновенной, которые лишь частично помещены в настоящую работу. Работа выполнена в рамках госзадания по плановой теме “Коллекции живых растений Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (история, современное состояние, перспективы использования)”, № АААА-А18-118032890141-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Цветков В.Ф., Семенов Б.А. 1985. Сосняки Крайнего Севера. М. 116 с.
2. Крючков В.В. 1987. Север на грани тысячелетий. М. 268 с.
3. Никонов В.В. 1987. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л. 142 с.
4. Жиров В.К. 2001. Адаптация и возрастная изменчивость растений на Севере. Апатиты. Ч. 1–2. 355 с.
5. Цветков В.Ф. 1989. Формирование сосняков Кольского полуострова в связи со сплошными рубками. — В сб.: Динамическая типология лесов. М. С. 119–143.
6. Цветков В.Ф. 2002. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск. 380 с. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/sosn/text.pdf>
7. Мелехов И.С. 1961. Особенности лесов Кольского полуострова и пути их изучения. М. 150 с.
8. Рысин Л.П. 1975. Сосновые леса Европейской части СССР. М. 212 с.
9. Алексеев С.В., Молчанов А.А. 1954. Выборочные рубки в лесах Севера. М. 148 с.
10. Зябченко С.С. 1984. Сосновые леса Европейского Севера. Л. 247 с.

11. Лукина Н.В., Никонов В.В. 1993. Состояние биогеоценозов Севера в условиях техногенного загрязнения. Апатиты. 134 с.
12. Черненкова Т.В. 2002. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение М. 191 с.
13. Цветков В.Ф., Цветков И.В. 2003. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск. 354 с.
14. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России / Под ред. Ярмишко В.Т. СПб. 2009. 276 с.
15. Рысин Л.П., Рысина Г.П. 1987. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М. 207 с.
16. Ярмишко В.Т., Цветков В.Ф. 1987. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова. — Бот. журн. 2(4): 496–505.
17. Ярмишко В.Т. 1997. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб. 210 с.
18. Куприянов А.Н., Заблоцкий В.И. 2004. Формирование корней растений на гарях (юго-западная часть ленточных боров). — Ботан. иссл. Сибири и Казахстана. 10: 31–36.
19. Салпагарова Ф.С. 2013. Связь удельной длины корней альпийских растений Северо-Западного Кавказа с их эколого-морфологическими признаками. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 19 с.
20. Усольцев В.А. 2013. Вертикально-фракционная структура фитомассы деревьев. Исследования закономерностей. Екатеринбург. 602 с.
http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/2771/1/Usolvev_2013.pdf
21. Лащинский Н.Н. 1981. Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск. 272 с.
22. Бобкова К.С. 1987. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л. 156 с.
23. Persson H. 1978. Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. — Oikos. 30: 508–519.
<https://www.jstor.org/stable/pdf/3543346.pdf>
24. Ярмишко В.Т., Лумме И., Ярмишко М.А. 2007. Реакция тонких корней *Pinus sylvestris* L. на изменение среды их обитания на Карельском перешейке и юго-восточной Финляндии. — В сб. Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: Материалы XI Перфильевских чтений. Архангельск. С. 93–98.
25. Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. 2004. Радиальный прирост *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*) на северном пределе распространения. — Ботан. журн. 89(7): 1092–1110.
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20040707&rid=pdf_0004956
26. Классификация почв России. 2004. М. 234 с.
27. Переверзев В.Н. 2004. Лесные почвы Кольского полуострова. М. 232 с.
28. Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.

Structural and Growth Features of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) Root System in Young Pine Forests of the Kola Peninsula

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

^aKomarov Botanical Institute, RAS, Saint-Petersburg, Russia

^bSaint Petersburg state forest engineering University, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: vasiliyarmishko@yandex.ru

Abstract—The growth and development of the root systems of *Pinus sylvestris* L. in young lichen and lichen-green moss pine forests in the Kola Peninsula were studied. It has been established that the major portion of pine roots is concentrated in top 20 cm of soil. Characteristic morphological features of Scots pine root system are formed by 10–12 years of age. Later, the maturing root system is characterized by the increase of root morphometric parameters and mass. A linear relationship has been established between tree taxation parameters and the weight of root systems in 40-year-old stands. On dry sandy and sandy-loam podzols, where there are no compacted soil layers, the skeletal root radial increment is even along the entire circumference. On soils with compacted layers, the taproot is reduced, and the growth of lateral skeletal roots downward from the anatomical axis is much slower than upward. As compacted soil horizons are reached and the mass of the aerial part of the tree increases, the root annual ring increment downward from the anatomical axis ceases.

Keywords: *Pinus sylvestris*, Scots pine forests, root systems, structure, radial growth, northern taiga, Kola Peninsula

ASKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to A.V. Borisova for preparing numerous Scots pine roots drawings, only part of which are presented in this paper. The work was carried out within the framework of the state assignment research theme AAAA18-118032890141-4 “Collections of living plants of the Peter the Great Botanical garden of V.L. Komarov Botanical Institute RAS (history, current state and perspectives)”.

REFERENCES

1. *Tsvetkov V.F., Semenov B.A.* 1985. [Pine forests of the Far North]. Moscow. 116 p. (In Russian)
2. *Krjuchkov V.V.* 1987. [The North at the turn of Millenium]. Moscow. 268 p. (In Russian)
3. *Nikonov V.V.* 1987. [Soil formation at the northern limit of pine biogeocenoses]. Leningrad. 142 p. (In Russian)
4. *Zhirov V.K.* 2001. [Adaptation and age variability of plants in the North] Apatity. Part. 1–2. 355 p. (In Russian)
5. *Tsvetkov V.F.* 1989. [Formation of pine forests on the Kola Peninsula due to continuous logging]. — In: [Dynamic typology of the forest]. Moscow. P. 119–143. (In Russian)
6. *Tsvetkov V.F.* 2002. [Pine forests of the Kola forest region and their management]. Arhangelsk. 380 p. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/sosn/text.pdf> (In Russian)
7. *Melekhov I.S.* 1961. [Features of the Kola Peninsula forests and approaches to their studies]. Moscow. 150 p. (In Russian)
8. *Rysin L.P.* 1975. [Pine forests of the European part of the USSR]. Moscow. 212 p. (In Russian)
9. *Alekseev S.V., Molchanov A.A.* 1954. [Selective logging in the forests of the North]. Moscow. 148 p. (In Russian)
10. *Zjabchenko S.S.* 1984. [Pine forests of the European North]. Leningrad. 247 p. (In Russian)
11. *Lukina N.V., Nikonov V.V.* 1993. [State of the spruce biogeocenoses of the North exposed to technogenic pollution]. Apatity. 134 p. (In Russian)
12. *Chernenkova T.V.* 2002. [Response of forest vegetation to industrial pollution]. Moscow. 191 p. (In Russian)
13. *Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V.* 2003. [Forests under air pollution]. Arhangelsk. 354 p. (In Russian)
14. [Dynamics of forest communities in the North-West of Russia.] 2009. Saint Petersburg. 276 p. (In Russian)
15. *Rysin L.P., Rysina G.P.* 1987. [The land structure of underground organs of herbaceous forest plants]. Moscow. 207 p. (In Russian)
16. *Yarmishko V.T., Tsvetkov V.F.* 1987. [Structure, stocks and distribution of plant root systems in soil in young pine tree communities of the Kola Peninsula]. — Bot. zhurnal. 2(4): 496–505. (In Russian)
17. *Yarmishko V.T.* 1997. [Scots pine and atmospheric pollution in the European North]. Saint Petersburg. 210 p. (In Russian)
18. *Kupryanov A.N., Zablotskiy V.I.* 2004. [Plant root formation on burnt areas (southwestern part of the ribbon-like forests).] — Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana 10: 31–36. (In Russian)
19. *Salpagarova F.S.* 2013. [The relationship of the specific length of the roots of alpine plants of the Northwest Caucasus with their ecological and morphological characters. Abstr. Dis. ... Cand. (Biology) Sci.] Ufa. 13 p. (In Russian)
20. *Usoltsev V.A.* 2013. The tree biomass-height profiles: studying a system of regularities. Yekaterinburg. 602 p. http://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/2771/1/Usoltsev_2013.pdf (In Russian)
21. *Lashchinskij N.N.* 1981. [Structure and dynamics of pine forests in the Lower Angara region]. Novosibirsk. 272 p. (In Russian)
22. *Bobkova K.S.* 1987. [Biological productivity of coniferous forests of the European North-East]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
23. *Persson H.* 1978. Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. — Oikos. 30: 508–519. <https://www.jstor.org/stable/pdf/3543346.pdf>
24. *Yarmishko V.T., Lumme I., Yarmishko M.A.* 2007. [Response of *Pinus sylvestris* L. tender roots to changes in their habitat on the Karelian isthmus and South-Eastern Finland]. — In: [Biodiversity, conservation and sustainable use of plant resources]. Materialy XI Perfiyevskikh chtenij. Arhangel'sk. P. 93–98. (In Russian)
25. *Yarmishko V.T., Yarmishko M.A.* 2004. The radial increment of *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*) at the northern limit of its distribution. — Botan. zhurnal. 89(7): 1092–1110. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20040707&rid=pdf_0004956 (In Russian)
26. [Classification of Russian soils.] 2004. Moscow. 234 p.
27. *Pereverzev V.N.* 2004. [Forest soils of the Kola Peninsula]. Moscow. 232 p. (In Russian)
28. [Methods for studying forest communities]. 2002. Saint Petersburg. 240 p. (In Russian)

СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
SCUTELLARIA SCORDIIFOLIA (LAMIACEAE) В СИБИРИ

© 2020 г. В. А. Черёмушкина¹ *, А. А. Гусева¹, Н. И. Макунина¹,
А. Ю. Астащенко¹, Г. Р. Денисова¹

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

*e-mail: cher.51@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2020 г.

После доработки 20.02.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Дана эколого-фитоценотическая характеристика приуроченности клонального, явнополицентрического вида *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank в Азиатской России, выявлен потенциальный ареал вида в Алтае-Саянской горной области. Показано, что в сообществах луговых и настоящих степей вид встречается в небольшом обилии, очень редко заходит в остепненные травяные леса и на остепненные луга. В разных условиях обитания (остепненные луга, луговые и настоящие степи) изучено 8 ценопопуляций. Установлено, что все ценопопуляции нормальные, устойчивые, вегетативно неполночленные. Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно вегетативным путем. Экологическая плотность варьирует от 10.4 до 145 экземпляров на 1 м². Максимальная плотность достигается в деградированных степных сообществах и в ценозах с большим обилием ветоши. Выявлено два типа онтогенетического спектра: левосторонний с максимумом на виргинильной или молодой генеративной группах и центрированный с максимумом на средневозрастной генеративной группе. Формирование различных спектров связано с особенностями вегетативного размножения, задернованностью почвы и антропогенной нагрузкой. Дана оценка состояния трех ценопопуляций, расположенных в контрастных условиях обитания. Установлено, что в условиях луговой и деградированной настоящей степей организменные и популяционные показатели максимальны или высокие, что позволяет считать эти условия оптимальными для вида. Остепненные луга менее благоприятны для произрастания *S. scordiifolia*, большинство показателей здесь имеют низкие значения.

Ключевые слова: онтогенетическая структура, онтогенетический спектр, оценка состояния ценопопуляций, *Scutellaria scordiifolia*, Lamiaceae

DOI: 10.31857/S003399462002003X

Scutellaria scordiifolia Fischer ex Schrank (сем. Lamiaceae) шлемник скордиелистный – полиморфный вид с азиатским типом ареала [1]. Он распространен от юга Западной Сибири до Дальнего Востока. Северная граница ареала проходит по северу Алтае-Саянской горной области, южной части Забайкальского края, Дальнего Востока и Японии. Южная граница простирается по северной Монголии и северо-востоку Китая. Вид произрастает на степных и лугово-степных склонах, засоленных лугах, по берегам рек, в Китае встречается в широколиственных и сосновых лесах [2–4].

S. scordiifolia – многолетнее травянистое поликарпическое растение, образующее тонкие столоны и относящееся к клональным видам [5]. В естественных местообитаниях вид существует в виде рамет разного онтогенетического состояния. Вегетативное размножение преобладает, а семенное подавлено.

Как и многие виды сем. Lamiaceae, *S. scordiifolia* рассматривается как перспективное лекарственное растение, содержащее биологически активные вещества [6]. Лекарственная ценность вида определяется наличием широкого спектра природных соединений, в том числе эфирных масел с высоким содержанием монотерпеновых соединений, прежде всего, пулегона, изопулегона, изоментона, лимонена и skutеллареина [7–11]. Получаемые экстракты обладают антибактериальным [12] и противовоспалительным эффектами [13]. В тибетской медицине надземная часть растения используется как жаропонижающее средство [14]. Несмотря на широкое распространение этого вида на территории азиатской части России, его ресурсный потенциал практически не изучен. Недостаточно сведений о фитоценотической приуроченности, отсутствуют данные о структуре ценологических популяций. В связи с этим, целью на-

стоящего исследования является оценка состояния ценопопуляций *S. scordiifolia* в естественных условиях обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Фитоценотическая характеристика *S. scordiifolia* дана на основании анализа 430 описаний, сделанных Н.И. Макуниной, и литературных источников. Потенциальный ареал вида построен в программе MaxEnt [15], ячейка растра составляет 3 arc-sec (90 м). Результатом работы алгоритма является модель пригодности местообитаний – карта с прогнозными вероятностями присутствия сообществ в каждой ячейке растра. Карта построена на основе координат 430 описаний со *S. scordiifolia*. На рис. 1 красным окрашены ячейки, где вероятность присутствия вида превышает 0.5. Экологическая характеристика дана с использованием шкалы Л.Г. Раменского [16].

Исследования онтогенетической структуры *S. scordiifolia* проводились в разных районах Сибири: Республиках Хакасия, Бурятия, Алтай и в

Забайкальском крае. Всего изучено 8 ценопопуляций в разных местообитаниях (табл. 1).

Онтогенетическая структура ценопопуляций исследована по общепринятым методикам [17]. Онтогенетические состояния особей *S. scordiifolia* выделяли на основе описанного ранее онтогенеза [5]. При изучении онтогенетической структуры за счетную единицу принималась рамета, представляющая собой парциальный побег или систему парциальных побегов. Онтогенетический спектр строили на основе учета особей не менее чем на 10–20 площадках размером 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной 1 м. Тип ценопопуляций определяли по классификации О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой [18] и классификации “дельта–омега” Л.А. Животовского [19]. Экологическую плотность устанавливали исходя из численности экземпляров на единицу обитаемого пространства [20]. Эффективная плотность популяции рассчитывали как произведение индекса эффективности (омега) на ее физическую плотность [19]. Состояние ценопопуляций оценивали согласно методике,

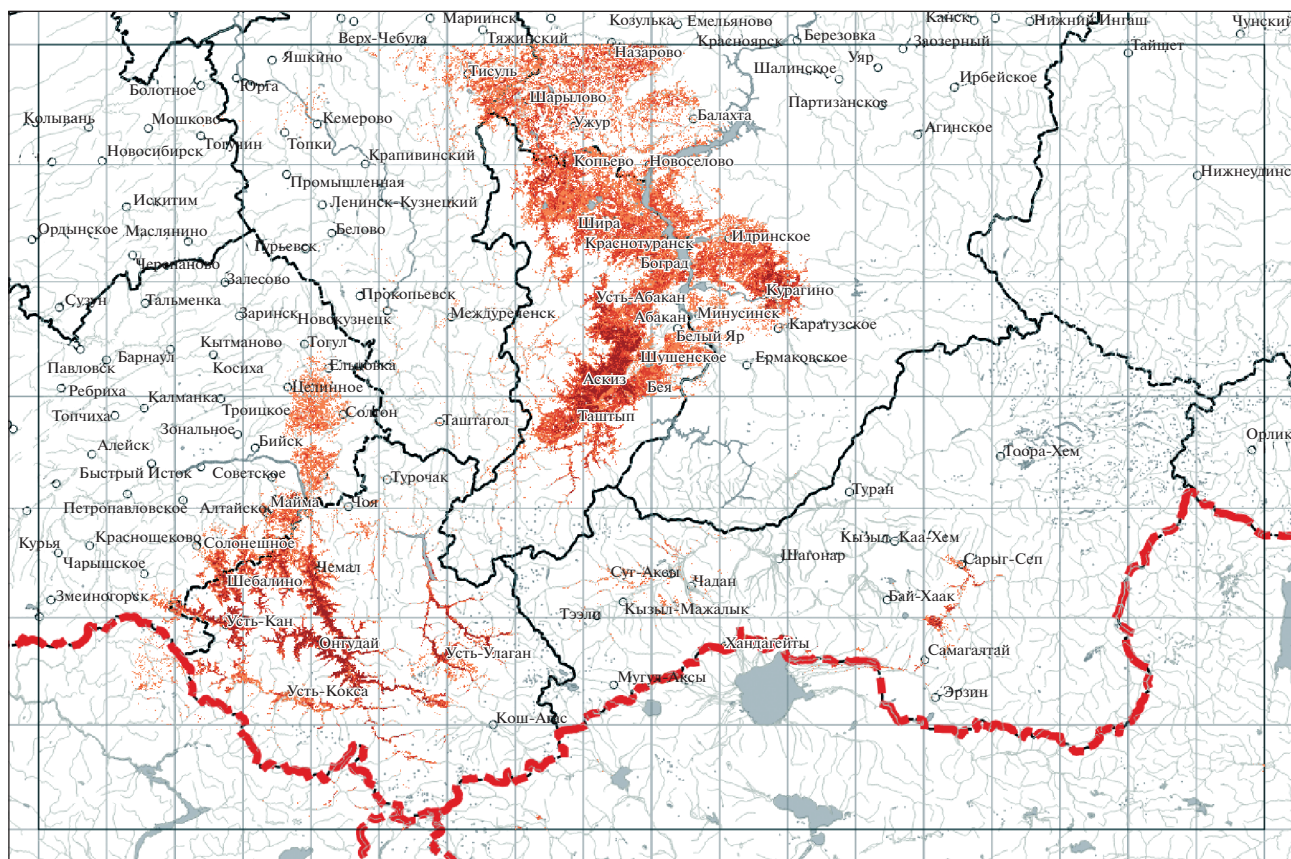


Рис. 1. Потенциальный ареал *Scutellaria scordiifolia*. Красным окрашены ячейки, где вероятность присутствия вида превышает 0.5.

Fig. 1. Potential distribution area of *Scutellaria scordiifolia*. Red indicates areas where the probability of the species presence exceeds 0.5.

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций (ЦП) *Scutellaria scordiifolia*
Table 1. Characteristics of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations (CP)

Номер ЦП Number of CP	Местонахождение ЦП Location of CP	Координаты Coordinates	Сообщество (Community): Доминирующие виды Dominant species	ОПП, % GRС, %
1	Хакасия, Усть-Абаканский район, окр. п. Красный Абакан Khakassia, Ust-Abakan district, Red Abakan village	N 53°40'34.3", E 091°24'32.1", h = 245 м над ур. м. h = 245 m. a.s.l.	Степной соколиный оспенный луг (<i>Carex pediformis</i> steppe meadow): <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey, <i>Artemisia commutata</i> Bess., <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Achil- lea millefolium</i> L. Сообщество подвержено выпасу Community is affected by grazing	90
2	Хакасия, Ширинский район, окр. д. Катюшкино, река Сон Khakassia, Shirinsky district, Katy- ushkino village, the river Son	N 54°16'36.2", E 090°14'35.9", h = 589 м над ур. м. h = 589 m. a.s.l.	Злаковый оспенный долинный луг (Grass steppe valley meadow): <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst, <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin s.l., <i>Carex pediformis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	90
3	Забайкальский край, Чернышевский район, окр. с. Улей. Zabaykalsky Krai, Chernyshevsky District, Ulej village.	N 52°38'40.7", E 117°08'03.0", h = 594 м над ур. м. h = 594 m. a.s.l.	Типчаковая луговая степь (<i>Festuca</i> meadow steppe): <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin. s.l., <i>Galium verum</i> L., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski, <i>Scutellaria scor- diifolia</i> Fischer ex Schrank, <i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench.	85
4	Республика Алтай, Шебалинский р-н, Ануйский хр., дол. р. Курзун Altai Republic, Shebalinskij district, Anujskij ridge, Kurzun river valley	N 50°55'57.6", E 084°52'47.8", h = 1050 м над ур. м. h = 1050 m. a.s.l.	Разнотравная луговая степь (Forb meadow steppe): <i>Stipa capillata</i> L., <i>Achnaterum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvel., <i>Carex pediformis</i> , <i>Helictotrichon altaica</i> Tzvel., <i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler, <i>Phlo- moides tuberosa</i> , <i>Artemisia gmelinii</i> Web.	80
5	Хакасия, Ширинский район, окр. п. Джирим Khakassia, Shirinsky district, Dzhirim village	N 54°46'64.9", E 090°26'90.7", h = 453 м над ур. м. h = 453 m. a.s.l.	Разнотравно-злаковая луговая степь (Forb-grass meadow steppe): <i>Helictotrichon schellianum</i> (Hack.) Kitag., <i>Achnaterum sibiricum</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> .	95
6	Хакасия, Аскизский район, окр. д. Кызлас Khakassia, Askiz district, Kyzlas vil- lage	N 53°00'54.0", E 089°52'17.5", h = 569 м над ур. м. h = 569 m. a.s.l.	Овсцово-ковыльная петрофитная луго- вая степь (<i>Helictotrichon</i> and <i>Stipa</i> meadow steppe): <i>Stipa capillata</i> , <i>Helictotrichon altai- cum</i> , <i>Achnaterum sibiricum</i> , <i>Carex pedi- formis</i> , <i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler, <i>Bupleurum scorzonrifolium</i> Willd.	90
7	Хакасия, Богградский район, окр. с. Бородино. Khakassia, Bogradsky district, Borodino village.	N 54°04'43.5", E 091°09'54.1", h = 392 м над ур. м. h = 392 m. a.s.l.	Овсцово-ковыльная настоящая степь (<i>Helictotrichon</i> and <i>Stipa</i> steppe): <i>Stipa cap- illata</i> , <i>Helictotrichon altaica</i> , <i>Festuca valesi- aca</i> s.l., <i>Achnaterum sibiricum</i> , <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers. s. str.	85
8	Республика Бурятия, Селенгин- ский район, надпойменная тер- раса р. Темник, окр. п. Удунга. Republic of Buryatia, Selenginsky district, floodplain terrace of the river Temnik, Udunga village.	N 51°08'65.9", E 105°56'76.6", h = 655 м над ур. м. h = 655 m. a.s.l.	Разнотравно-житняковая настоящая степь (Forb and <i>Agropyron</i> steppe): <i>Agropy- ron cristatum</i> (L.) Baeuv., <i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng, <i>Allium ramosum</i> L., <i>Allium senescens</i> L. s. str., <i>Potentilla bifurca</i> L.	70

разработанной Л.А. Заугольной, суть которой заключается в выборе наиболее информативных организменных и популяционных признаков. Весь диапазон каждого признака организма и ценопопуляции разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале. Затем каждому классу присваивался балл; наименьший балл соответствовал худшему состоянию биосистемы. Результаты отображены в виде полигональных диаграмм [21, 22]. Их сопоставление позволяет оценивать особи и популяции одновременно по комплексу признаков. Для исследования выбраны 3 ценопопуляции, расположенные в контрастных условиях обитания. При сравнении значений организменных признаков использовали значения с достоверными отличиями по t-критерию Стьюдента (при 95%-ном уровне значимости). Измерение признаков производилось у 25 особей среднеговозрастного генеративного состояния. В качестве организменных признаков были выбраны: высота генеративного побега, число боковых побегов, длина stolона I порядка, биомасса ramety; популяционных — экологическая плотность, эффективная плотность, число stolонов I порядка, доля $v-g1(\%)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

S. scordiifolia в азиатской части России в естественных растительных сообществах содоминирует очень редко, в основном встречается единично. В Алтае-Саянской горной области он наиболее широко распространен в луговых степях гумидного и семигумидного секторов (рис. 1). В Северном и Центральном Алтае, Хакасии и прилегающей части Красноярского края вид встречается в лесостепном поясе и входит в состав травостоя луговых степей и их петрофитных вариантов, обнаружен также на остепненных лугах. В степном поясе *S. scordiifolia* обычен в дерновиннозлаковых степях и их петрофитных вариантах, очень редко заходит в остепненные травяные леса. В Туве его распространение ограничено лесостепным поясом: встречается в луговых степях (Центральная Тува) и в составе травостоя остепненных лесов (Западная Тува) [23]. В предгорных северных лесостепных районах (правобережье р. Оби, Кузнецкая лесостепь) вид практически отсутствует. В южной лесостепи (Бийско-Чумышская лесостепь) *S. scordiifolia* присутствует в луговых степях. В Забайкалье его произрастание также приурочено к степным районам (бассейны рек Ингода, Шилка, Онон, Аргунь). Он обычен в луговых степях: леймусовых (*Leymus chinensis* + *Poa attenuata* + *Carex duriuscula*), в леспедцево-нителестниковых (*Lespedeza hedysaroides* + *Filifolium sibiricum*), ерnikово-лапчатково-попынных (*Carex korshinskyi* + *Carex pediformis* + *Potentilla acervata* + *Betula fusca*), серобородниково-лапчатково-попынных (*Spodi-*

opogon sibiricus + *Potentilla acervata* + *Carex korshinskyi* + *Carex pediformis*) и володушково-попынно-валлискотипчакковой (*Bupleurum sibiricum* + *Artemisia commutata* + *Festuca valesiaca*), байкальскоковыльных (*Stipa baicalensis* + *Artemisia laciniata*), реже присутствует в настоящих крыловоковыльных (*Stipa krylovii* + *Koeleria cristata* + *Bupleurum scorsonerifolium*) степях [24]. В Якутии *S. scordiifolia*, помимо луговых степей, произрастает на остепненных и суходольных лугах [25]. По данным П.А. Гоголевой с соавт. [26], вид иногда встречается на засоленных лугах аласов Центральной Якутии (ассоциация *Artemisia rupestris*—*Hordeetum*). На Дальнем Востоке он отмечен в луговых сообществах [27].

Проведенный экологический анализ *S. scordiifolia* на основе геоботанических описаний для Алтае-Саянской горной области и прилегающей к ней части Западно-Сибирской равнины показал, что вид относится к ксеромезофитам и предпочитает в основном сухолуговое увлажнение, реже лугостепное, его диапазон находится в пределах 50–63 ступеней (оптимум 57.2 ± 2.59). В Якутии диапазон ближе к влажнолуговому, но значение оптимума сохраняется на уровне 61.9 ступени [28]. *S. scordiifolia* в пределах ареала произрастает на достаточно богатых почвах (черноземах и черноземно-луговых), реже встречается на малогумусных солонцеватых черноземах и каштановых почвах [29].

Во всех исследованных местообитаниях у особей *S. scordiifolia* формируется одна жизненная форма — stolонообразующая. Для этого вида характерно преобладание вегетативного размножения, семенных особей в природе не обнаружено, что скорее всего связано с тем, что у большинства клональных stolонообразующих растений происходит стерилизация и утрата семенного размножения [30, 31]. Развитие особей разных онтогенетических состояний происходит по одной схеме. На stolоне материнской ramety из боковых почек развиваются удлиненные гипогенные stolоны I порядка со сближенными узлами в апикальной части. За счет накопления в междоузлиях питательных веществ они почти полностью утолщаются по всей длине (не утолщенными остаются лишь один-два метамера в базальной части) и напоминают вытянутый клубень, в пазухах чешуевидных листьев которого закладываются почки. В этот же год stolоны I порядка могут ветвиться за счет раскрытия почек в базальной части клубневидного участка. Новые stolоны II порядка удлиненные, полностью утолщенные. По всей длине stolонов разного порядка в узлах развиваются придаточные корни. В конце вегетационного сезона неутолщенные метамеры stolонов I порядка и междоузлия в базальной части stolонов II порядка перегибаются, каждый stolон с придаточной корневой системой про-

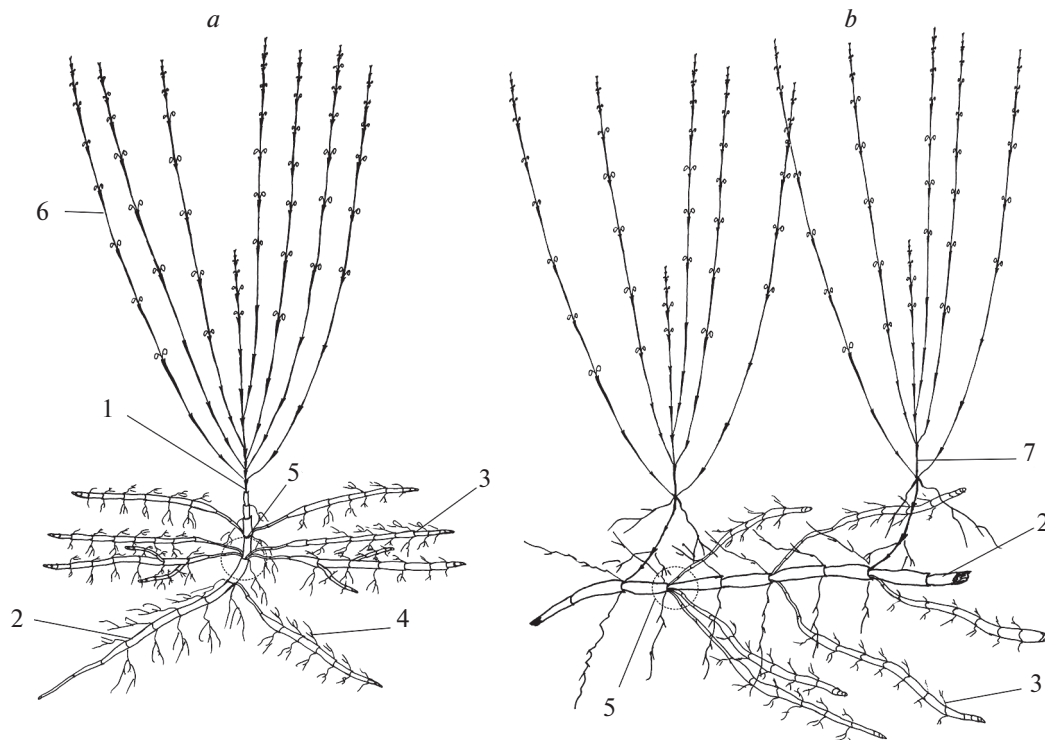


Рис. 2. Схема строения особей *Scutellaria scordiifolia* среднего возраста генеративного состояния. *a* – частичный побег; *b* – система частичных побегов; 1 – дициклический анизотропный генеративный побег; 2 – клубневидный стolon n -го порядка; 3 – клубневидный стolon $n + 1$ -го порядка; 4 – придаточные корни; 5 – метамер с сериальными почками; 6 – параклады; 7 – моноциклический генеративный побег.

Fig. 2. The structure of a *Scutellaria scordiifolia* middle-aged reproductive individual. *a* – partial shoot; *b* – system of partial shoots; 1 – bicyclic anisotropic reproductive shoot; 2 – tuberoid n -th order stolon; 3 – tuberoid stolon of $(n + 1)$ th order; 4 – secondary roots; 5 – metamer with accessory buds; 6 – paracladia; 7 – monocyclic reproductive shoot.

должна существовать самостоятельно. На следующий год за счет вытягивания сближенных метамеров в апикальной части stolона формируется апогеотропный участок, а из верхушечной почки развивается надземный ортотропный удлиненный годичный побег с укороченной базальной частью, состоящий из 2–5 сближенных метамеров с чешуевидными и 15–20 метамеров с зелеными листьями. Образуется дициклический побег, который ветвится. В надземной сфере из боковых почек развиваются вегетативные побеги обогащения и параклады, в подземной сфере на stolоне формируются дочерние stolоны, дающие начало новому поколению рамет. Материнский stolон в течение года постепенно отмирает с базальной части. Иногда верхушечная почка stolона отмирает после перезимовки, в этом случае в рост трогаются боковые почки на плагиотропной части stolона, дающие начало моноциклическим анизотропным генеративным побегам, образуется система частичных побегов. Подобные структуры могут формироваться в средневозрастном и старом генеративном состоянии. В средневозрастном генеративном состоянии в одном или двух метамерах stolона закладываются сериальные почки, что

значительно увеличивает интенсивность вегетативного размножения. Таким образом, *S. scordiifolia* существует в виде частичных дициклических побегов, в редких случаях в виде системы частичных побегов (рис. 2).

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций *S. scordiifolia* показало, что по классификации О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой [18] они нормальные, вегетативно неполноценные. Самоподдержание ценопопуляций происходит исключительно вегетативным путем. Отсутствие ювенильных, имматурных, субсенильных и сенильных особей во всех ценопопуляциях определяется особенностями развития. У этого вида редко происходит семенное размножение, а онтогенез вегетативных особей (рамет) начинается с виргинильного состояния и заканчивается, как правило, после старого генеративного, изредка субсенильного состояния. Омоложение рамет происходит, как правило, на 1–2 онтогенетических состояния. Эти биологические особенности дают основание рассматривать левосторонний онтогенетический спектр с максимумом на виргинильных особях в качестве характерного для вида.

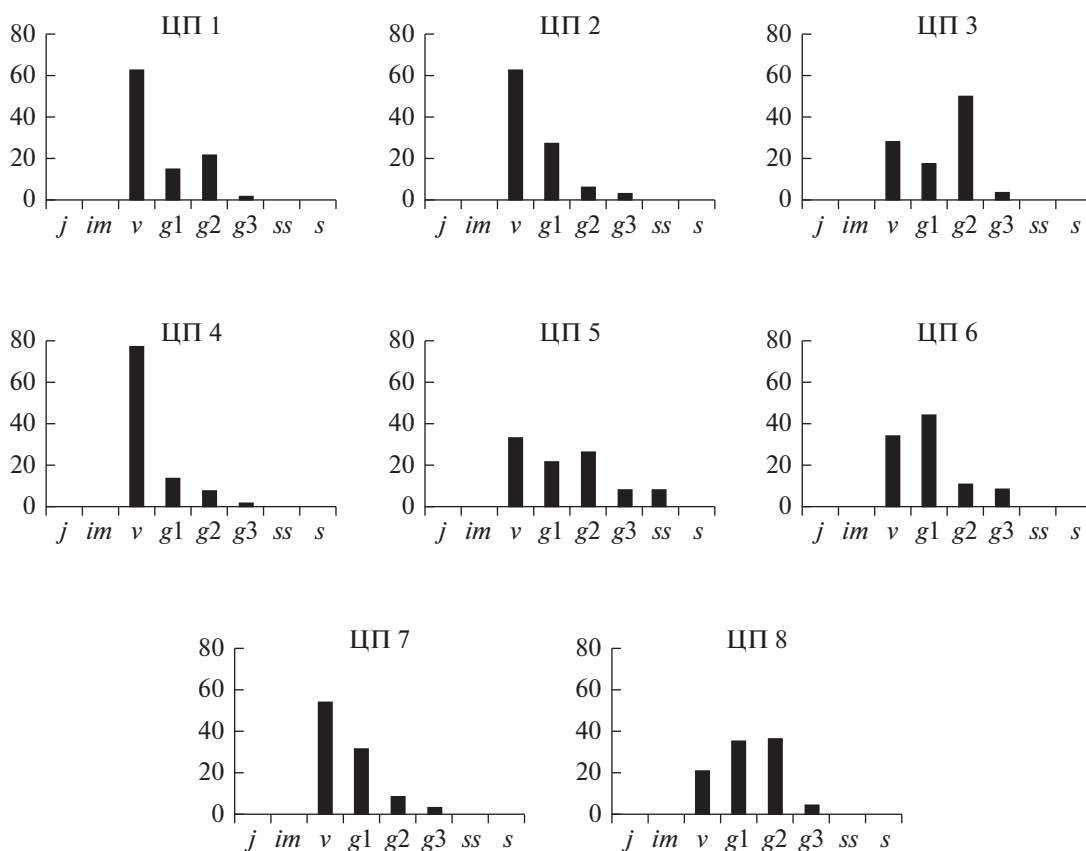


Рис. 3. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia*.
 По горизонтали – онтогенетические состояния; по вертикали – количество особей на единицу площади, %.
Fig. 3. Ontogenetic spectra of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations.
 X-axis – ontogenetic states; y-axis – the number of individuals per unit area, %.

В изученных ценопопуляциях *S. scordiifolia* формируется два типа спектра: левосторонний и центрированный (рис. 3). Для большинства ценопопуляций установлен левосторонний одновершинный тип спектра. Абсолютный максимум приходится на виргинильные (ЦП 1, 2, 4, 5, 7), реже молодые генеративные особи (ЦП 6). Преобладание этих онтогенетических групп особей связано с особенностями вегетативного размножения в разных условиях обитания и антропогенной нагрузкой. Так, пик на виргинильных особях отмечен на остепненном лугу (ЦП 2), в луговой (ЦП 1, 4, 5) и настоящей (ЦП 7) степях. В ценопопуляциях 2, 4, 7 он определяется высокой степенью задернованности в сообществе, в ЦП 1 – выпасом. В этих условиях раскрытие почек на материнском stolone приводит к образованию рамет виргинильного состояния. Доля генеративных особей в ценопопуляциях с левосторонним спектром низкая и не превышает 41.6%. По классификации “дельта–омега” ЦП 1, 2, 4 относятся к молодым, ЦП 7 к зрелой (табл. 2). Экологическая плотность рамет в ценопопуляциях колеблется в больших пределах от 10.4 до

145 особей на м². В большинстве ценопопуляций она составляет от 10 до 30 особей на м². Присутствие в этих сообществах видов, приводящих к задернению почвы, и выпас сдерживают интенсивность вегетативного размножения, что отражается на относительно низкой численности вида. Наибольшая плотность отмечена в ЦП 5, где она достигает 145 особей на м². Наличие в разнотравной луговой степи (ЦП 5) ветоши, создающей влажный микроклимат в приземном слое, способствует интенсивному ветвлению stolонов до II порядка и раскрытию не только пазушных, но и сериальных почек на stolонах средневозрастных особей. При этом, значительно увеличивается общее число рамет, доля генеративных растений и формируется двухвершинный спектр с абсолютным пиком на виргинильных и локальным на средневозрастных генеративных особях. Ценопопуляция по классификации “дельта–омега” – переходная.

По соотношению онтогенетических групп спектр ЦП 6 также характеризуется значительной долей рамет виргинильного состояния (33.8%), но абсолютный максимум приходится на моло-

Таблица 2. Демографические показатели ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia*
Table 2. Demographic parameters of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations (CP)

№ ЦП № CP	Плотность, экз/м ² Density, ind/m ²	ω	Δ	Тип ЦП по классификации “дельта—омега” Type of CP by “Delta—omega” classification
1	57.8 ± 20.3	0.59	0.23	Молодая/young
2	18.6 ± 3.7	0.57	0.2	Молодая/young
3	28.8 ± 8.5	0.79	0.36	Зрелая/mature
4	10.4 ± 1.6	0.51	0.17	Молодая/young
5	145 ± 32.6	0.69	0.37	Переходная/transitional
6	14.5 ± 1.8	0.68	0.28	Зреющая/maturing
7	14.8 ± 3.6	0.60	0.22	Зреющая/maturing
8	99.7 ± 28.2	0.78	0.35	Зрелая/mature

дую генеративную фракцию (44.7%). Преобладание молодой генеративной фракции связано с уменьшением интенсивности вегетативного размножения виргинильных особей и образованием в молодом генеративном состоянии неомоложенных рамет. В условиях петрофитной луговой степи до 30% виргинильных особей не способны к образованию вегетативного потомства, так как они представлены моноциклическими анизотропными побегами со сниженной жизненностью. Ценопопуляция характеризуется как зреющая.

Центрированный онтогенетический спектр формируется в ЦП 3 в луговой степи и ЦП 8 в настоящей деградированной степи (рис. 3). В обеих ценопопуляциях на столонах средневозрастных генеративных растений закладываются не только пазушные, но и сериальные почки, раскрытие которых приводит к образованию рамет того же онтогенетического состояния и преобладанию их в ценопопуляции. В результате увеличения генеративных рамет в ценопопуляциях, по классификации “дельта—омега” они становятся зрелыми (табл. 2). Экологическая плотность особей в изученных ценопопуляциях отличается значительно. В ЦП 8 в условиях рыхлого субстрата (почва с песком и мелкой галькой) у особей отмечена высокая интенсивность вегетативного размножения, что отразилось на резком увеличении экологической плотности особей (99.6 экз/м²), по сравнению с ЦП 3 (28.8 экз/м²).

Изучение онтогенетической структуры 8 ценопопуляций *S. scordiifolia* в разных эколого-ценотических условиях показало динамичность распределения онтогенетических групп и в некоторых случаях несовпадение онтогенетических спектров с теоретическим характерным. Причина заключается в высокой морфологической пластичности и реагировании особей *S. scordiifolia* на изменение условий произрастания. Колебания влажности

почвы и освещения, задернение и структура субстрата приводят к лабильности онтогенетических спектров — появление максимума на молодой или средневозрастной генеративной группе, а не на виргинильной. Такая ответная реакция связана с особенностями онтогенеза явнополицентрического вида *S. scordiifolia* и спецификой его вегетативного размножения.

Проведена комплексная оценка состояния трех ценопопуляций, изученных в контрастных местообитаниях: на остепненном долинном лугу (ЦП 2), в луговой (ЦП 5) и настоящей (ЦП 8) степях (рис. 4, табл. 3, 4).

Оценка состояния ценопопуляций по изменчивым признакам показала, что высота растений с максимальными значениями (5 баллов) оказалась на остепненном долинном лугу (ЦП 5). Это связано с произрастанием особей в условиях достаточного освещения в сообществе с невысоким травостоем и высокой влажностью почвы. В ЦП 8, расположенной в настоящей разнотравно-житняковой степи, высота побега имеет среднее значение (3 балла). Хорошее развитие особей обеспечивается освещенностью (ОПП 70%) и меньшей задернованностью. Наименьшая высота (1 балл) установлена в луговой степи (ЦП 5), где сильная задернованность и наличие ветоши сдерживают рост особей *S. scordiifolia*.

В благоприятных условиях обитания, как правило, активизируется большое число почек в надземной и подземной частях растений, тем самым увеличивается биомасса всей особи. Накопление биомассы является одним из самых информативных показателей жизненности растения, который отражает оптимальные условия произрастания растений под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды. В условиях луговых и настоящих степей у средневозрастных генеративных растений *S. scordiifolia* число над-

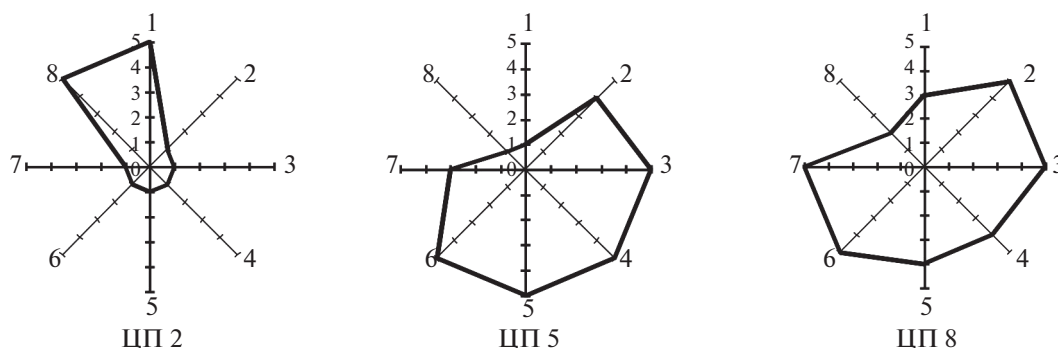


Рис. 4. Оценка состояния ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia* (в баллах).
 Организменные признаки: 1 – высота генеративного побега, 2 – число боковых побегов, 3 – длина stolона I-го порядка и 4 – биомасса ramеты; популяционные признаки: 5 – экологическая плотность, 6 – эффективная плотность, 7 – число stolонов I-го порядка и 8 – доля $v-g1$. 1–5 – баллы.
Fig. 4. Assessment of the status of *Scutellaria scordiifolia* coenopopulations (in scores).
 Characters of organism: 1 – height of reproductive shoot, 2 – number of side shoots, 3 – length of 1st order stolon, 4 – biomass of a ramet; population characteristics: 5 – ecological density, 6 – effective density, 7 – number of 1st order stolons, 8 – proportion of $v-g1$. 1–5 – score.

Таблица 3. Организменные и популяционные показатели *Scutellaria scordiifolia*
Table 3. Organismal and population characters of *Scutellaria scordiifolia*

Признаки Character	Ценопопуляция Coenopopulation		
	2	5	8
Организменные параметры особей средневозрастного состояния (g_2) Organismal characters of mature reproductive individual (g_2)			
Высота генеративного побега, см Height of reproductive shoot, cm	$\frac{26.8 \pm 0.53^*}{22-32}$	$\frac{12.2 \pm 0.64}{6-17}$	$\frac{17.6 \pm 0.59}{10-25}$
Число боковых побегов, шт. Number of side shoots, pcs	$\frac{2 \pm 0.15}{1-4}$	$\frac{5.3 \pm 0.52}{2-13}$	$\frac{7.8 \pm 0.47}{4-13}$
Длина stolона I-го порядка, см Length of 1st order stolon, cm	$\frac{3.6 \pm 0.36}{2-7}$	$\frac{12 \pm 0.87}{5-20}$	$\frac{10.4 \pm 0.58}{6-19}$
Биомасса ramеты (сух), г Biomass of a ramet, g	$\frac{0.4 \pm 0.01}{0.3-0.52}$	$\frac{0.76 \pm 0.02}{0.45-1.02}$	$\frac{0.65 \pm 0.03}{0.37-0.99}$
Популяционные признаки Population characters			
Экологическая плотность, экз/м ² Ecological density, ind/m ²	$\frac{18.6 \pm 3.7}{2-59}$	$\frac{145 \pm 32.6}{63-280}$	$\frac{99.7 \pm 28.2}{57-168}$
Эффективная плотность Effective density	10.6	100	77.8
Число stolонов I-го порядка, шт Number of 1st order stolons, pcs	$\frac{3.4 \pm 0.23}{1-6}$	$\frac{4.8 \pm 0.36}{2-9}$	$\frac{8.3 \pm 0.78}{2-2}$
Доля $v-g1$, % Proportion of $v-g1$, %	90.3	56.1	57.5

Примечание. В числителе среднее значение; в знаменателе – минимальное и максимальное.
 Note. In the numerator – the average value; in the denominator – minimum and maximum values.

Таблица 4. Балловые оценки величины признаков *Scutellaria scordiifolia*
Table 4. Character scores of *Scutellaria scordiifolia*

Признаки Character	Балл Score				
	1	2	3	4	5
Организменные параметры Organismal characters					
Высота генеративного побега, см Height of reproductive shoot, cm	<12.2	12.3–15.8	15.9–19.5	19.6–23.2	23.3–26.8
Число боковых побегов, шт Number of side shoots, pcs	<2	2.1–3.4	3.5–4.9	5–6.3	6.4–7.8
Длина stolона I-го порядка, см Length of 1st order stolon, cm	<3.6	3.7–5.7	5.8–7.8	7.9–9.9	10–12
Биомасса ramety (сух), г Biomass of a ramet, g	<0.4	0.41–0.49	0.5–0.58	0.59–0.67	0.68–0.76
Популяционные признаки Population characters					
Экологическая плотность, экз/м ² Ecological density, ind/m ²	18.6	18.7–50.2	50.3–81.8	81.9–113.4	113.5–145
Эффективная плотность Effective density	<10.6	10.7–32.9	33–55.3	55.4–77.7	77.8–100
Число stolонов I-го порядка, шт. Number of 1st order stolons, pcs	<3.4	3.5–4.62	4.63–5.85	5.86–7.07	7.1–8.3
Доля v–g1, % Proportion of v–g1, %	<56.1	56.2–64.6	64.7–73.1	73.2–81.6	81.7–90.3

земных боковых побегов достигает максимальных величин в ЦП 8 и составляет в среднем 7.8 шт., несколько ниже этот показатель в ЦП 5 (5.5 шт.). Практически не отличаются величины длины stolонов I порядка (12 см в ЦП 5 и 10.4 см в ЦП 8, значение $t_{ct} = 1.53$). Однако близость этих показателей обусловлена разными факторами: в луговой степи влажностью почвы, в настоящей степи слабой задернованностью и произрастанием на почве, содержащей песок и мелкую гальку. Эти условия позволяют боковому stolону свободно развиваться. Значение двух последних показателей определяют биомассу особи: в ЦП 5 она максимальная (5 баллов), а в ЦП 8 высокая (4 балла). На остепненном лугу (ЦП 2), несмотря на большую высоту побегов (22–32 см), сильная задернованность и более плотная луговая почва приводят к резкому снижению числа боковых побегов и stolонов I порядка у ramet, что отражается на уменьшении биомассы в 1.5–2 раза (1 балл).

Оценка ценопопуляций по популяционным признакам выявила максимальную и высокую экологическую плотность в ЦП 5 и ЦП 8 (5 и 4 балла соответственно). Такие значения признака связаны со средними и максимальными пока-

зателями числа stolонов I порядка (4.8 и 8.3 шт. соответственно), а также заложением сериальных почек и развитием из них разветвленных репродуктивных побегов. Реализация всех почек отразилась на доле генеративных особей в этих ценопопуляциях и, как следствие, на увеличении значений эффективной плотности (77.8 и 100 соответственно). Низкие показатели экологической и эффективной плотности отмечены в ЦП 2 (по 1 баллу), где задернованность почвы снижает интенсивность образования вегетативного потомства. Таким образом, максимальные значения экологической и эффективной плотности отмечены в луговой степи, в настоящей степи показатель экологической плотности высокий, эффективной плотности максимальный, а на остепненном лугу оба показателя минимальны, они в 6–10 раз ниже (табл. 3). Изученные ценопопуляции также отличаются долей молодой фракции (v–g1). В ЦП 2 она составляет 90% (5 баллов), причем основной вклад вносят виргинильные особи, их преобладание определяется особенностями вегетативного размножения в условиях сильного задернения на остепненном лугу. Снижение и небольшая доля (1 и 2 балла) молодой группы особей

в ЦП 5 и ЦП 8 связано с увеличением численности средневозрастных генеративных растений в более благоприятных условиях произрастания.

Диагностика состояний ценопопуляций *S. scordiifolia* показала, что из трех исследованных ценопопуляций две (ЦП 5 и ЦП 8) имеют близкие значения организменных (15 и 17 балла) и популяционных (14 и 16 баллов) признаков. Высокие показатели отмечены в ЦП 8, что, скорее всего, связано с ее нахождением в деградированном сообществе, где слабая конкуренция способствует формированию более мощных средневозрастных генеративных особей и увеличению их численности. Минимальные значения отмечены в ценопопуляции на остепненном лугу (ЦП 2), для которого характерно сильное задержание. Анализ изученных популяций *S. scordiifolia* в эколого-ценотическом ряду от остепненных лугов до настоящих степей по совокупности признаков показал, что в градиенте увлажнения, изученные ценопопуляции распределились от пессимального (остепненные луга) до оптимального (луговые и настоящие степи). В настоящих степях оптимальное состояние достигается только в сукцессионных (антропогенных) вариантах растительных сообществ.

Подобная динамичность спектров достаточно хорошо изучена для ряда явнополицентрических трав [32–35], у которых изменение разных онтогенетических групп связано с конкретным фитоценотическим окружением. На сегодняшний день имеются только отрывочные сведения по популяционной биологии некоторых столонообразующих растений для Европейской части России, среди которых изучены в основном лесные виды [33]. Так, исследованные ценопопуляции *Trientalis europaea* L. в трех фитоценозах национального парка “Марий Чодра” характеризовались как молодые, нормальные, неполночленные с различными значениями плотности особей. По онтогенетическому составу и способу самоподдержания популяций *T. europaea* совпадают с биологическими особенностями и популяционным поведением *S. scordiifolia*. Динамичность численности и состава онтогенетических групп *T. europaea* приходится на прегенеративную фракцию и связаны с особенностями фитоценоза, и рассматриваются автором в качестве флюктуаций. Подобная динамика отмечена нами для популяций *S. scordiifolia* с одним отличием в том, что исследования *S. scordiifolia* проводили в различных участках его ареала. Анализ оригинальных и имеющихся данных по травянистым растениям позволяет предположить, что для столонообразующего *S. scordiifolia* характерен толерантный тип попу-

ляционной стратегии [32]. Устойчивость ценопопуляций большей степенью определяется интенсивностью омоложения рамет и ветвлением столонов, сопряженных с влиянием конкретных биотических и абиотических факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования ценопопуляций в широтном направлении, охватывающем р-ны Сибири и Забайкальского края, установлено, что на остепненных лугах, в луговых и настоящих степях ценопопуляции *S. scordiifolia* нормальные, устойчивые, вегетативно неполночленные. Неполночленность ценопопуляций связано с особенностями вегетативного размножения, не глубоким омоложением рамет, быстрыми темпами старения и отмирания взрослых особей. В большинстве ценопопуляций выявлен одновершинный левосторонний тип спектра, который формируется в условиях умеренного увлажнения и высокой задернованности почвы в луговых степях, центрированный – деградированной настоящей степи. Колебание численности от 10.4 до 145 экз./м² отражает градиент увлажнения и влияние антропогенной нагрузки. Проведенный анализ распространения и эколого-фитоценотической приуроченности *S. scordiifolia* показал, что произрастание вида в Азиатской части России приурочено в основном к луговым и настоящим степям и их петрофитным вариантам, его оптимум находится в пределах 57.2 ± 2.59 ступеней. Вид относится к ксеромезофитам и предпочитает сухолуговое увлажнение, реже лугоостепненное. Преферентность *S. scordiifolia* к умеренному увлажнению отражается в комплексной оценке ценопопуляций на протяжении всего ареала. Выявлено, что в луговой степи и деградированной настоящей степи организменные и популяционные показатели максимальные и высокие, эти условия можно считать оптимальными для вида. Полученные результаты по биологии *S. scordiifolia*, онтогенетическому составу и основным демографическим показателям в пределах Азиатской части России характеризует его как вид с толерантным типом популяционной стратегии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ АААА-А17-117012610053-9) Центрального сибирского ботанического сада СО РАН и при поддержке гранта РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00621.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пешкова Г.А. 2010. Даурская лесостепь. Барнаул. 144 с.
2. Грубов В.И. 1982. Определитель сосудистых растений Монголии. Л. 443 с.

3. *Li Xi-wen, Ian C. Hedge.* 1994. Flora of China. Beijing, China. V. 17. P. 75–103. <http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume17/Lamiaceae.published.pdf>
4. *Доронькин В.М.* 2012. Семейство Lamiaceae Martinov, или Labiatae Juss. – В кн.: Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск. С. 413–429. http://www.csbg.nsc.ru/uploads/sistematic/Conspect_Flora.pdf
5. *Guseva A.* 2018. Features of development of the clonal plant *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank (Lamiaceae) in Siberia. – Prospects of Development and Challenges of Modern Botany. 11. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100019>
6. *Дикорастущие полезные растения России.* 2001. СПб. 663 с.
7. *Чемесова И.И.* 1993. Флавоноиды видов рода *Scutellaria* L. – Растительные ресурсы. 29(2): 89–99.
8. *Malikov V.M., Yuldashev M.P.* Phenolic compounds of plant of the *Scutellaria* L. genus. Distribution, structure, and properties. 2002. – Chem Nat Compd. 38(4): 361–406. <https://doi.org/10.1023/A:1021638411150>
9. *Дудетская Н.А., Теслов Л.С., Анизимова Н.А.* 2010. Флавоноидный состав видов рода *Scutellaria* (Lamiaceae) флоры России. – Растительные ресурсы. 46(2): 159–174.
10. *Каримов А.М., Ботиров Э.Х.* 2016. Структурное разнообразие и степень изученности флавоноидов рода *Scutellaria* L. – Химия растительного сырья. 1: 5–28.
11. *Olenikov D.N., Chirikova N.K.* 2013. Phenolic compounds and cinnamamide from *Scutellaria scordiifolia*. – Chem Nat Compd. 49 (1): 124–126. <https://doi.org/10.1007/s10600-013-0528-x>
12. *Keun-Dol Yook, Nayoung Ha.* 2018. Effects of *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank extracts on biofilm formation and the activities of *Klebsiella pneumoniae*. – Korean Journal of Clinical Laboratory Science. 50(4): 438–443. <https://doi.org/10.15324/kjcls.2018.50.4.438>
13. *Sonoda M., Nishiyama T., Matsukawa Y., Moriyasua M.* 2004. Cytotoxic activities of flavonoids from two *Scutellaria* plants in Chinese medicine. – J. Ethnopharmacol. 91(1): 65–68. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2003.11.014>
14. *Тибетская медицина у бурят.* Новосибирск. 2008. 323 с.
15. *Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E.* 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. – Ecol Model. 190(3–4): 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
16. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с
17. *Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура).* 1976. М. 217 с.
18. *Смирнова О.В., Торопова Н.А.* 2004. Общие представления популяционной биологии и экологии растений – В кн.: Восточно-европейские леса. Т. 1. М. С. 154–164. http://rjee.ru/wp-content/uploads/2016/03/Kniga_1.pdf
19. *Животовский Л.А.* 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. – Экология. 1: 3–7.
20. *Одум Ю.* 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с.
21. *Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В.* 1993. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений. – Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 98(5): 100–108. http://ashipunov.info/russian/journals/bmsn/ar-chive/moip_1993_098_5.djvu
22. *Заугольнова Л.Б.* 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Дис. ... д-ра. биол. наук в форме научного доклада. СПб. 70 с.
23. *Макунина Н.И.* 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с. http://ashipunov.info/shipunov/school/books/makunina2016_rastit_lesost_zap_sib_ravn.djvu
24. *Дулепова Б.И.* 1993. Степи горной лесостепи Даурии и их динамика. Чита. 395 с.
25. *Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения.* 2012. Новосибирск. 272 с.
26. *Гоголева П.А., Миркин Б.М., Кононов К.Е., Миронова С.И.* 1987. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. Иркутск. 176 с.
27. *Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока”.* 2006. Владивосток. Т. 1–8. (1985–1996). 456 с.
28. *Флора Якутии: Географический и экологический аспекты.* 2010. Новосибирск. 192 с.
29. *Куминова А.В.* 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 449 с.
30. *Eckert C.G.* 2002. The loss of sex in clonal plants. – Evol Ecol. 15: 501–520. <https://doi.org/10.1023/A:1016005519651>
31. *Herben T., Šerá B., Klimešová J.* 2015. Clonal growth and sexual reproduction: tradeoffs and environmental constraints. – OIKOS. 124: 469–476. <https://doi.org/10.1111/oik.01692>
32. *Смирнова О.В.* 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 206 с.

33. Полянская Т.А. 2005. Седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.) – В кн.: Биоразнообразии растений в экосистемах национального парка “Марий Чодра”. Йошкар-Ола. С. 132–137).
34. Водлазова С.В., Черемушкина В.А., Колегова Е.Б., Мяделец М.А. 2010. Онтогенез, структура ценопопуляций и эколого-ценотическая характеристика *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) в Хакасии – Растительные ресурсы. 46(1): 3–18.
35. Черемушкина В.А., Басаргин Е.А. 2011. Структура ценопопуляций степных длиннокорневищных растений – В сб.: Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всероссийской научной конференции. Т. 2. Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. СПб. С. 495–496. <https://docplayer.ru/55050727-Otechestvennaya-geobotanika-osnovnye-vehi-i-perspektivy.html>

Phytocenotic Characteristics, Ontogenetic Structure and Assessment of the State of *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) Coenopopulations in Siberia

V. A. Cheryomushkina^{a,*}, A. A. Guseva^a, N. I. Makunina^a, A. Yu. Astashenkov^a, G. R Denisova^a

^aThe Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

*e-mail: cher.51@mail.ru

Abstract—The ecological-phytocenotic tendency of the clonal species *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank in Asian Russia is characterized. The potential habitat of the species in the Altai-Sayan mountain region was identified. It was established that in the meadow and true steppe communities *S. scordiifolia* is found in a low abundance and very rarely occurs in steppe grass forests and steppe meadows. Eight coenopopulations from different habitats (steppe meadows, meadow and true steppes) were studied and found to be normal, stable, vegetatively incomplete. All coenopopulations are self-maintained exclusively by vegetative reproduction. Ecological density varies from 14 to 141 individuals per 1 m². The maximum density was observed in degraded steppe communities and in coenoses with abundant dead grass. Two types of ontogenetic spectra were revealed: left-sided with a maximum in the virginal or young generative groups and centered with a maximum in the mature generative group. Different types of spectrum are associated with the specific features of vegetative reproduction as well as soil sodding and anthropogenic load. The life-state of three coenopopulations was estimated. It was established that organismal and population indicators of *S. scordiifolia* coenopopulations are high or maximum in meadows and degraded true steppes, where the conditions could be considered as favourable for the studied species. In steppe meadows life-state indicators are lower and consequently conditions are less favorable *S. scordiifolia*.

Keywords: ontogenetic structure, ontogenetic spectrum, status assessment coenopopulations, *Scutellaria scordiifolia*, Lamiaceae

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (№ 01201255610) of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences and funded by RFBR grant supporting research project No. 18-04-00621.

REFERENCES

1. Peshkova G.A. 2010. [Daurian forest-steppe.]. Barnaul. 144 p. (In Russian)
2. Grubov V.I. 1982. [Key to the vascular plants of Mongolia]. Leningrad. 443 p. (In Russian)
3. Li Xi-wen, Ian C. Hedge. 1994. Lamiaceae. – In: Flora of China. Beijing, China. Vol.17. P. 75–103. <http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume17/Lamiaceae.published.pdf>
4. Doronkin V.M. 2012. [Family Lamiaceae Martinov, or Labiatae Juss. – In: Conspectus florae Rossiae asiaticae: plantae vasculares. Novosibirsk. P. 413–429. http://www.csbgnsc.ru/uploads/sistematic/Conspect_Flora.pdf (In Russian)
5. Guseva A. 2018. Features of development of the clonal plant *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank (Lamiaceae) in Siberia. – BIO Web Conf. 11. 4 pages. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100019>
6. [Wild useful plants of Russia]. 2001. St. Petersburg. 663 p. (In Russian)
7. Chemesova I.I. 1993. [Flavonoids of *Scutellaria* L. species] – Rastitelnye resursy. 29(2): 89–99. (In Russian)
8. Malikov V.M., Yuldashev M.P. Penolic compounds of plant of the *Scutellaria* L. genus. Distribution, structure, and properties. 2002. – Chem Nat Compd. 38(4): 361–406. <https://doi.org/10.1023/A:1021638411150>
9. Dudetskaya N.A., Teslov L.S., Anisimova N.A. 2010. Flavonoid composition in species of *Scutellaria* (Lamiaceae) from Russia flora. – Rastitelnye resursy. 46(2): 159–174. (In Russian)

10. Karimov A.M., Botirov E.K. 2016. The structural diversity and state of knowledge of flavonoids of the genus *Scutellaria* L. – *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja*. 1: 5–28.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.201601962> (In Russian)
11. Olennikov D.N., Chirikova N.K. 2013. Phenolic compounds and cinnamamide from *Scutellaria scordiifolia*. – *Chem Nat Compd*. 49(1): 124–126.
<https://doi.org/10.1007/s10600-013-0528-x>
12. Keun-Dol Yook, Nayoung Ha. 2018. Effects of *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank extracts on biofilm formation and the activities of *Klebsiella pneumoniae*. – *Korean J Clin Lab Sci*. 50 (4): 438–443.
<https://doi.org/10.15324/kjcls.2018.50.4.438>
13. Sonoda M., Nishiyama T., Matsukawa Y., Moriyasua M. 2004. Cytotoxic activities of flavonoids from two *Scutellaria* plants in Chinese medicine. – *J Ethnopharmacol*. 91(1): 65–68.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2003.11.014>
14. [Tibetan Medicine of Buryats]. 2008. Novosibirsk. 323 p. (In Russian)
15. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. – *Ecol Model*. 190(3–4): 231–259.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
16. Ramenskij L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. 1956. [Ecological assessment of forage land by vegetation]. Moscow. 472 p. (In Russian)
17. [Plant coenopopulations (Basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russian)
18. Smirnova O.V., Toropova N.A. 2004. General concepts of population biology and plant ecology. – In: [East European forests: history in Holocene and modern times] Book 1. Moscow. P. 154–164.
http://rjee.ru/wp-content/uploads/2016/03/Kniga_1.pdf (In Russian)
19. Zhivotovskij L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. – *Russian Journal of Ecology*. 1: 1–5.
<https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
20. Odum E. 1986. [Ecology]. Vol. 2. Transl. form English. Moscow. 376 p. (In Russian)
21. Zaugolnova L.B., Denisova L.V., Nikitina S.V. 1993. Approaches to estimating state of plants coenopopulations. – *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. – 98(5): 100–108.
http://ashipunov.info/russian/journals/bmsn/ar-chive/moip_1993_098_5.djvu (In Russian)
22. Zaugolnova L.B. 1994. Struktura populjacij semennyh rastenij i problemy ih monitoringa: dis. ... d-ra. biol. nauk v forme nauchnogo doklada [Structure of seed plant population and their monitoring: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 70 p. (In Russian)
23. Makunina N.I. 2016. The forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altai-Sayan mountain system. Novosibirsk. 183 p.
http://ashipunov.info/shipunov/school/books/makunina2016_rastit_lesost_zap_sib_ravn.djvu (In Russian)
24. Dulepova B.I. 1993. The steppes of the mountain forest-steppe of Dauria and their dynamics. Chita. 395 p. (In Russian)
25. [Synopsis of the Yakutian flora: Vascular plants]. 2012. Novosibirsk. 272 p. (In Russian)
26. Gogoleva P.A., Mirkin B.M., Kononov K.E., Mironova S.I. 1987. [Syntaxonomy and symphytosociology of alas vegetation in Central Yakutia]. Irkutsk. 176 p. (In Russian)
27. [Flora of the Russian Far East: Additions and changes to the publication “Vascularplants of the Soviet Far East”]. 2006. T.1–8. (1985–1996). 456 p. (In Russian)
28. [Flora of Yakutia: Geographical and environmental aspects]. 2010. Novosibirsk. 192 p. (In Russian)
29. Kuminova A.V. 1960. [Vegetation cover of Altai]. Novosibirsk. 449 p. (In Russian)
30. Eckert C.G. 2002. The loss of sex in clonal plants. – *EVOL ECOL*. 15: 501–520.
<https://doi.org/10.1023/A:1016005519651>
31. Herben T., Šerá B., Klimešová J. 2015. Clonal growth and sexual reproduction: tradeoffs and environmental constraints. – *OIKOS*. 124: 469–476.
<https://doi.org/10.1111/oik.01692>
32. Smirnova O.V. 1987. [The structure of deciduous forests hreabaceous cover o]. Moscow. 206 p. (In Russian)
33. Polyanskaya T.A. 2005. [*Trientalis europaea* L.] – In.: [Plant biodiversity in ecosystems of “Mariy Chodra” state park]. Yoshkar-Ola. P. 132–137. (In Russian)
34. Vodolazova S.V., Cheryomushkina V.A., Kolegova E.B., Myadelets M.A. 2010. [Ontogenesis, structure of coenopopulation and ecological-coenotic characteristic of *Nepeta sibirica* (Lamiaceae) in Khakasia] – *Rastitelnye resursy*. 46(1): 3–16. (In Russian)
35. Cheryomushkina V.A., Basargin E.A. 2011. Struktura tsenopopulyatsiy stepnykh dlinnokornevishchnykh rasteniy [The structure of coenopopulations of steppe long-rhizome plants] – In: [National geobotany: Major milestones and perspectives. T. 2. Structure and dynamics of plant communities. Ecology of plant communities]. St-Petersburg. P. 495–496.
<https://docplayer.ru/55050727-Otechestvennaya-geobotanika-osnovnye-vehi-i-perspektivy.html> (In Russian)

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЭКОТОННОГО КОМПЛЕКСА ЕЛЬНИК ЧЕРНИЧНЫЙ–ОСИННИК ЗЛАКОВО-РАЗНОТРАВНЫЙ В УСЛОВИЯХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

© 2020 г. Н. В. Геникова¹*, В. А. Харитонов¹, А. Н. Пеккоев¹, А. Ю. Карпечко¹, А. В. Кикеева¹,
А. М. Крышень¹, Р. П. Обабко¹

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

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

Поступила в редакцию 28.01.2020 г.

После доработки 27.02.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Приведены результаты исследования экотонного комплекса 90-летнего ельника черничного и 35-летнего осинника злаково-разнотравного, появившегося на месте сплошной рубки. Выявлено, что после 35 лет естественного восстановления леса на вырубке по ряду признаков определяется переходная зона, распространяющаяся примерно на 10 м в обе стороны от границы примыкания сообществ. Максимальные размеры переходной зоны – 10 м от границы сообществ – определены по изменению радиального прироста, который был в среднем выше, чем в центральной части ельника черничного в течение двух десятилетий после рубки. В переходной зоне, в отличие от других зон экотонного комплекса, отмечается максимальная густота подроста ели. Минимальная протяженность куртин *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bunch et al. на стволах осины в ельнике черничном отмечается у границы с осинником, максимальная – на самом удаленном вглубь ельника дереве. Насыщенность еловыми корнями верхнего слоя почвы снижается в направлении от ельника черничного к осиннику злаково-разнотравному. Масса корней лиственных пород в среднем не различается по зонам экотонного комплекса и соответствует запасу древесины лиственных в составе древостоев. Через 35 лет после рубки древостоя переходная зона по видовому составу и по соотношению функциональных групп сосудистых растений обладает большим сходством с примыкающим к ней ельником черничным, чем с осинником злаково-разнотравным. Однако в переходной зоне отмечается повышение проективного покрытия и средней высоты лесных кустарничков (черники и брусники) по сравнению с другими зонами экотонного комплекса.

Ключевые слова: ельник черничный, вырубка, осинник злаково-разнотравный, экотон, краевой эффект, радиальный прирост, корненасыщенность, плотность микоризы, возобновление, эпифитный моховой покров, напочвенный покров, Республика Карелия

DOI: 10.31857/S0033994620020053

Лесное законодательство накладывает ограничения на размеры лесосек [1]. В таежной зоне в эксплуатационных лесах предельная площадь сплошных рубок составляет 50, а чересполосно-постепенных – 30 га. Чересполосно-постепенные рубки, проводимые в защитных лесах, не должны превышать 15 га. Это создает особую мозаику лесных сообществ различного возраста с переходными зонами, характеристики которых отличаются от характеристик как лесного сообщества, так и вырубки [2–4]. В частности, известны работы, в которых подтверждено, что условия краевых участков леса способствуют развитию такого ресурсного вида как черника [5].

Пространственное размещение деревьев, их дифференциация по высоте и диаметру, а также процессы естественного отпада во многом опреде-

ляются конкуренцией растений за световые и почвенные ресурсы [6, 7]. После проведения сплошной рубки происходит резкое изменение условий среды, вызванное увеличением интенсивности поступления света [8, 9]. Рубка приводит также к изменению роста корневых систем, к ослаблению конкуренции [10], что отражается на деревьях, произрастающих на границе с вырубкой. При изучении экотонных комплексов лес–вырубка объектами исследования преимущественно являются растительные сообщества на ранних стадиях восстановления [4, 11, 12], а предметом исследования – отдельные компоненты биогеоценоза [2, 13]. Сохраняются ли выделенные зоны экотонного комплекса при формировании древесного яруса на вырубке и если да, то как они проявляются? Ответы на эти вопросы могут быть

получены только в комплексных исследованиях древесного яруса, напочвенного покрова, почвы.

Ранее нами был исследован 10-летний период изменений в сообществах экотонного комплекса ельник черничный–вырубка [14–16]. Цель настоящей работы – комплексная оценка влияния условий в зоне контакта ельника черничного и 35-летнего осинника злаково-разнотравного на радиальный прирост ели, количество и высоту подроста древесных растений, моховой эпифитный покров, видовой состав и проективное покрытие напочвенного покрова, высоту лесных кустарничков, корненасыщенность и микоризообразование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В Прионежском районе Республики Карелия (подзона средней тайги) в условиях ельника черничного были проведены исследования влияния рубки на лесное сообщество. Опытный участок состоял из двух пробных площадей (ПП), заложенных в различных по составу и возрасту насаждениях: исходного ельника черничного и примыкающего к нему осинника злаково-разнотравного, возникшего на вырубке 35-летней давности. Координаты опытного участка: N 61.860975°, E 33.918453°. Размер пробной площади в спелом ельнике черничном – 30 × 30 м (0.09 га). В листовенном сообществе для описания сформировавшегося насаждения заложены учетные ленты 25 × 2 м.

В ельнике черничном (ПП №1) проведено картирование и сплошной пересчет деревьев с измерением их высот и диаметров на высоте 1.3 м, выполнен учет подроста. Таксационная характеристика ельника и примыкающего к нему листовенного сообщества (ПП № 2), представлены в табл. 1.

Исходное насаждение – спелый, высокополнотный ельник с долей участия ели *Picea abies* (L.) Н. Karst. в составе древостоя – 6.7 единицы, березы *Betula* sp. – 1.7 единицы и осины *Populus tremula* L. – 1.6 единицы (соответственно 251, 62 и 61 м³/га). В небольшом количестве встречается сосна *Pinus*

sylvestris L. Количество елового подроста составляет 4.0, осинового – 1.0 тыс. шт./га. В подлеске представлена рябина *Sorbus aucuparia* L., имеющая густоту 1.1 тыс. шт./га. Напочвенный покров довольно хорошо развит, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 18%, в его составе преобладают черника *Vaccinium myrtillus* L., брусника *V. vitis-idaea* L., кислица *Oxalis acetosella* L. Покрытие мохового яруса, сформированного зелеными мхами, составляет 12%.

Осинник разнотравный, имеющий возраст 35 лет, с участием березы и культурами ели, возник после рубки в 1983 году. Подрост в осиннике представлен хвойными породами – елью (3.0 тыс. шт./га), сосной (0.07 тыс. шт./га) и лиственными – березой (0.7 тыс. шт./га) и осинкой (0.5 тыс. шт./га). В подлеске рябина – 1.1 тыс. шт./га. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем составляет 15%. Доминантами являются щитовник картузианский *Dryopteris carthusia* (Vill.) Н.Р. Fuchs, вейник лесной *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, черника и политрихум обыкновенный *Polytrichum commune* Hedw. Моховой покров выражен слабо, его общее покрытие составляет 6%.

Известно, что радиальный прирост может служить одним из количественных показателей конкурентных отношений, о чем свидетельствует его довольно тесная связь с различными индексами конкуренции [17–19]. Этот показатель, на наш взгляд, может также наглядно характеризовать продолжительность и силу влияния “краевого эффекта” после рубки древостоя в результате изменения светового режима. Поэтому одной из задач исследования было выявление наличия у ели реакции на сплошную рубку прилегающего участка, которая выражается в изменении радиального прироста, а также определить расстояние, на котором проявляется данная реакция, и продолжительность периода изменений. Для этого в спелом ельнике у модельных деревьев ели, расположенных на разном расстоянии от границы осинника,

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев на пробных площадях
Table 1. Taxational characteristics of stands on the sample plots

№ ПП Sample plot	Возраст, лет Age, years	Состав Composition	Густота, тыс.экз./га Density, 10 ³ ind./ha	Средние Average		Полнота Density of stock	Запас, м ³ /га Volume, m ³ /ha	Класс бонитета Productivity class
				диаметр, см diameter, cm	высота, м height, m			
1	90	6.7Pic	1.00	16.7	17.2	1.2	376	IV
		1.7B	0.20	18.4	20.0			
		1.6Pop	0.09	30.4	23.7			
		ед.Pin	0.02	36.8	23.8			
2	35	5.7Pop	1.56	10.3	14.9	1.3	162	IV
		2.8B	1.20	5.7	8.4			
		1.5Pic	3.20	2.0	2.7			

Примечание. Pic – *Picea abies*, B – *Betula* sp., Pop – *Populus tremula*, Pin – *Pinus sylvestris*.

отбирались керны древесины на высоте 1.3 м для определения радиального прироста (всего 13 кернов). С целью уменьшения влияния конкуренции окружающих деревьев на ход роста по диаметру модельные деревья подбирались таким образом, чтобы минимальное расстояние до соседних деревьев составляло не менее 1.5 м. По кернам в лабораторных условиях, с точностью 0.01 мм, определялась ширина годичных слоев. Полученные данные радиального прироста группировались по 5-летиям и сравнивались между собой.

Эпифитный моховой покров регистрировался на каждом дереве осины, произрастающем в пределах ПП в ельнике черничном. Для каждого дерева была проведена оценка эпифитного покрова глазомерным методом, с четырех сторон света, от основания дерева до верхней границы встречаемости эпифитных растений. В данном исследовании в качестве индикаторного вида для оценки того, насколько удаление форофита от границы контакта двух лесных сообществ влияет на эпифитный покров, был использован *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. Данный вид характеризуется тем, что в основном произрастает на почве, но может расти и в нижней части стволов. Куртины мха с увеличением степени и продолжительности увлажнения способны разрастаться, поднимаясь на более значительную высоту по стволу. Этот показатель и был использован в анализе.

90-летний ельник черничный, 35-летний осинник злаково-разнотравный, сформировавшийся после рубки, и переходная зона между ними составляют единый экотонный комплекс, в котором были заложены три трансекты шириной 0.5 м и длиной 50 м (по 25 м в обе стороны от границы примыкания ельника и осинника). Ширина каждой зоны экотонного комплекса составляла 16 м (с учетом 1 м промежутков между зонами). Это обусловлено тем, что согласно нашим предыдущим исследованиям, ширина переходной зоны между двумя сообществами (ельником черничным и вырубкой 2–10 лет) составляет примерно 8 м от границы в обе стороны [14, 16].

Трансекты были разделены на учетные площадки размером 50 × 50 см, на которых определялись встречаемость (в процентах от общего числа учетных площадок) и проективное покрытие видов растений мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. На каждой учетной площадке была определена средняя высота лесных кустарничков (черники и брусники). Структуру доминирования видов сосудистых растений в напочвенном покрове оценивали по величине индекса выравненности Пиелу, принимающего значения от 0 до 1, где 1 означает равное участие всех видов [20].

Вдоль всех трех трансект проводился учет подроста на лентах шириной по 2 метра с каждой стороны трансекты. Общая площадь учета подроста составила 600 квадратных метров. При

учете измерялась высота подроста с последующим распределением его на категории: мелкий (высота до 0.5 м), средний (от 0.5 до 1.5 м) и крупный (свыше 1.5 м).

С помощью люксметра вдоль трансекты с интервалом в 1 метр была измерена освещенность на высоте 0.5 м и 1.3 м над поверхностью земли.

Кроме того, по обеим сторонам одной из трансект на разном удалении от края спелого ельника для определения корненасыщенности были взяты образцы почвенных монолитов, размер которых составлял 10 × 10 × 20 см. Из монолита отбирались корни древесных пород диаметром до 3 мм, которые высушивались до абсолютно сухого состояния и взвешивались. Состояние тонких сосущих корней ели оценивалось с помощью измерения морфолого-анатомических параметров эктомикориз. Плотность эктомикориз оценивали в 5-кратной повторности на каждом участке. Поперечные срезы фиксированного материала эктомикориз толщиной 10–15 мкм изучали без окрашивания при помощи микроскопа. Определяли наличие грибного чехла, его толщину, на основе полученных данных рассчитывали долю чехла в объеме микоризного окончания [21].

Достоверность различий выборочных средних оценивалась на основе дисперсионного анализа с использованием непараметрического критерия Краскелла–Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ельнике черничном (ПП № 1) горизонтальная структура древостоя довольно однородна по составу (рис. 1). Анализ встречаемости с использованием критерия хи-квадрат показал, что расположение деревьев разных пород по пробной площади не зависело от их удаленности от края леса. В целом, обследованное насаждение типично для лесов таежной зоны, образовавшихся после вырубki продуктивных хвойных древостоев, имеющих достаточное количество подроста [22, 23].

Возобновление ели. Значительные различия условий в зонах изученного экотонного комплекса оказали существенное влияние как на появление самосева ели, так и на дальнейшее развитие елового подроста. Наибольшее количество хвойного подроста в спелом ельнике наблюдается в 5-метровой полосе от границы контакта двух сообществ, а в лиственном сообществе на расстоянии 10 м. Далее указанных границ общее количество подроста резко снижается (рис. 2). Увеличение густоты подроста ели в переходной зоне по сравнению с другими зонами экотонного комплекса наблюдалось нами при исследовании ельников черничных и прилегающих вырубok 5- и 10-летней давности [24].

В целом можно утверждать, что в ельнике черничном условия для появления самосева ели более благоприятны, чем в осиннике благодаря особому

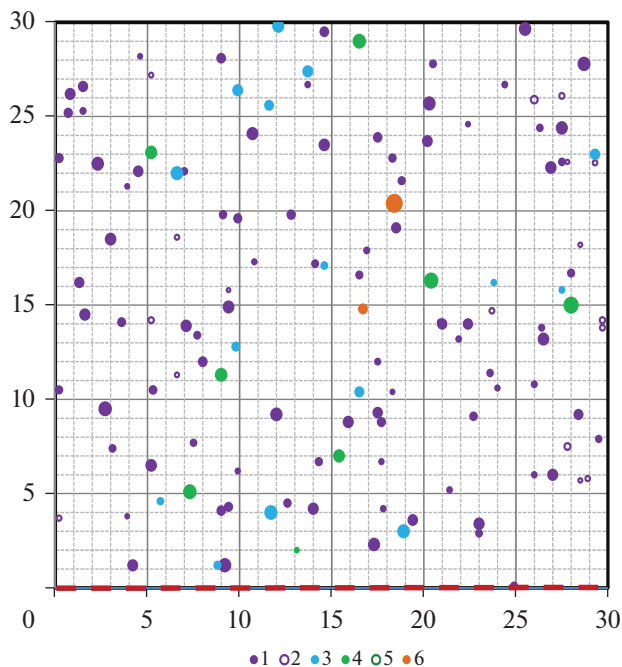


Рис. 1. Горизонтальная структура древостоя на ПП № 1 (ельник черничный). Пробная площадь разделена на квадраты $5 \times 5 \text{ м}^2$. 1 – ель живая, 2 – ель сухая, 3 – береза живая, 4 – осина живая, 5 – осина сухая, 6 – сосна живая. Красной пунктирной линией обозначена граница примыкания к осиннику.

Fig. 1. The horizontal structure of the tree stand on the sample plot 1 (bilberry Norway spruce forest *Vaccinium myrtillus*–*Picea abies*). The sample plot is divided into quadrats of $5 \times 5 \text{ м}^2$. 1 – live Norway spruce trees, 2 – dead Norway spruce trees, 3 – live birch trees, 4 – live aspen trees, 5 – dead aspen trees, 6 – live Scots pine trees. Red dotted line shows the border with the aspen forest.

микроклимату под материнским пологом (нет больших перепадов температур и влажности) и слабому развитию живого напочвенного покрова [25, 26]. Поэтому здесь отмечалась большая густота подроста – 3.1 тыс. шт./га (табл. 2). Однако, несмотря на высокую численность, преобладал мелкий подрост, высотой до 0.5 м, который составлял 92%. На долю среднего и крупного подроста приходилось только 8% от общего количества. При высокой полноте древостоя молодое возобновление ели испытывает сильное угнетение и погибает [27], поэтому в нашем случае, при полноте 1.2, из мелкого подроста в средний, а затем в крупный перешла лишь незначительная его часть. По результатам исследований Н.В. Беляевой [28] в условиях ельников черничных таежной зоны максимальное количество жизнеспособного подроста ели наблюдалось при относительной полноте 0.6–0.7, а при более высоких значениях данного показателя жизнеспособность подроста заметно снижалась.

В переходной зоне условия возобновления ели оказались наиболее благоприятными, что подтверждает максимальная густота подроста – 5.8 тыс. шт./га. Освещенность в первые годы по-

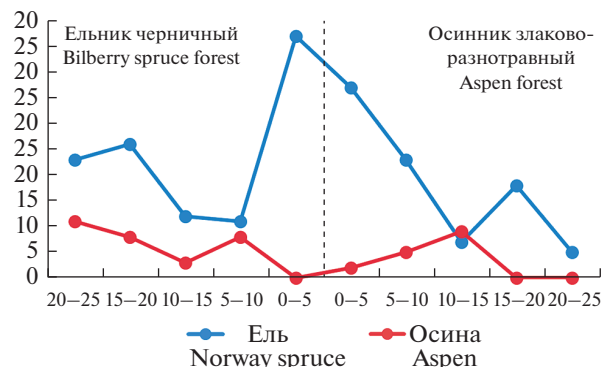


Рис. 2. Распределение елового и осинового подроста вдоль трансекты ельник–осинник.

По горизонтали – расстояние от границы между двумя сообществами; по вертикали – количество подроста, шт.

Fig. 2. The distribution of Norway spruce and aspen undergrowth along the Norway spruce forest–aspen forest transect.

X-axis – the distance from the interface between two communities; y-axis – undergrowth number, inds.

сле рубки древостоя была здесь значительно выше, чем в высокополнотном еловом насаждении, что способствовало не только появлению большого количества самосева, но и дальнейшему его росту и развитию. Поэтому доля среднего и крупного подроста в переходной зоне достигает 40%. В настоящее время измерения освещенности, проведенные в ясную безоблачную погоду на высоте 0.5 м и 1.3 м над поверхностью почвы, показали, что ее средние значения, составляющие от 1500 до 2000 люкс, в ельнике черничном и осиннике значимо не различались.

Осинник злаково-разнотравный в своем развитии прошел стадию злаковой вырубki. Мощная дернина вейника и луговика препятствовала появлению елового самосева. В результате общее количество подроста здесь существенно ниже, чем в рассмотренных выше сообществах (1.7 тыс. шт./га), но доля среднего и крупного подроста сопоставима с таковой в переходной зоне и составляет 42%.

Выявить значимые различия в количестве подроста лиственных пород в зонах экотонного комплекса не удалось, вероятно, по причине низких показателей его густоты.

Радиальный прирост деревьев ели. В момент рубки смежного лесного участка (начало 80-х годов) средний возраст ели в ельнике черничном составлял примерно 55 лет. Представляет интерес проследить реакцию деревьев по радиальному приросту на протяжении последующих 35 лет с момента проведения рубки. Кроме того, по изменению ширины годичных слоев у деревьев, находящихся на разном удалении от границы контакта ельника и осинового насаждения, сформировавшегося на вырубке, можно выявить дальность распространения влияния рубки на лесное сообщество.

Таблица 2. Влияние условий произрастания на количество и распределение по крупности елового подроста
Table 2. Effect of growing conditions on the number and size distribution of European spruce undergrowth

Показатели Indicators	Условия произрастания Growing conditions		
	Ельник черничный Bilberry spruce forest	Переходная зона Transition zone	Осинник злаково-разнотравный Aspen forest
Густота, тыс. экз./га Density, 10 ³ ind./ha	3.1	5.8	1.7
Распределение подроста по крупности, % Size distribution of undergrowth, %			
Мелкий Seedlings	92	60	58
Средний и крупный Saplings	8	40	42

В первые пять лет после рубки смежного лесного участка радиальный прирост деревьев ели увеличивался, но значимо не отличался от средних значений до рубки (рис. 3). Значимые различия проявились через 5–10 лет после рубки у деревьев, расположенных на расстоянии до 10 м от границы вырубki (табл. 3). На расстоянии более 10 м достоверной реакции деревьев не обнаружено. У деревьев, находящихся вблизи края леса (в зоне 0–5 м), статистически значимое увеличение радиального прироста по сравнению с 5-летним периодом до рубки наблюдалось на протяжении 20–25 лет после сплошной рубки. Таким образом, достоверное влияние сплошной рубки на прирост древостоя по диаметру распространяется на расстоянии около 10 м от края вырубki, а период влияния составляет более двух десятилетий.

В последующий период прирост снижается, что, вероятно, связано с формированием листовного молодняка и, следовательно, уменьшением доступности почвенных ресурсов и снижением освещенности. По литературным данным [29–33] после проведения рубок ухода в хвойных древостоях деревья, примыкающие к волокам, также увеличивали радиальный прирост, однако длительность периода увеличения прироста во многом зависела от состава древостоя и интенсивности рубки.

Следует отметить, что и до рубки наблюдались значимые различия годовичных приростов у деревьев, произраставших на разном удалении от границы будущей вырубki, и между 5-летними периодами на протяжении роста деревьев на одинаковом расстоянии, однако после рубки эти различия большей частью нивелируются.

Эпифитный моховой покров на стволах осины. В ходе исследования эпифитного покрова было выявлено изменение встречаемости и величины куртин *Hylocomium splendens* на стволах осины в зависимости от удаления форофита от границы примыкания двух лесных сообществ. Так у самой границы ельника *H. splendens* либо совсем отсутствует на стволах осины, либо протяженность его

куртин минимальна (1–2 см). Максимальная протяженность куртин мха на стволе осины достигается на самом удаленном вглубь леса дереве (29 метров от края ельника) и составляет 60 см от основания ствола.

Корненасыщенность верхнего горизонта почвы. Результаты исследования показали, что масса корней ели закономерно уменьшается ($p < 0.01$) в ряду ельник черничный–переходная зона–осинник злаково-разнотравный (табл. 4). В связи с тем, что корни разрастаются по площади, заполняя доступные места [34, 35], сложно провести строгую “подземную” границу между ельником и листовным древостоем, в котором могут размещаться корни деревьев ели с прилегающих участков. Как известно, радиус корневой системы ели превышает радиус кроны в 2–3 раза [34]. Согласно К.С. Бобковой [36] в спелом ельнике чернично-зеленомошном корни ели распространяются в радиусе 8–10 м, отдельные корни простираются до 15 м. Этим можно объяснить достаточно высокое значение массы корней ели в листовном насаждении (табл. 4) несмотря на ее угнетенное положение, о чем свидетельствуют таксационные показатели (табл. 1).

Насыщенность верхнего слоя почвы корнями листовных пород значимо не различается в разных зонах экотонного комплекса. Это, по-видимому, объясняется тем, что и запас древесины листовных пород в ельнике черничном и осиннике злаково-разнотравном практически не различается. Корни листовных характеризуются большей энергией роста по сравнению с корнями хвойных пород. По мере самоизреживания или проведения рубок, направленных на снижение доли листовных пород, почвенные условия для ели будут улучшаться, что подтверждается литературными данными [37, 38].

Плотность эктомикориз ели. Оценка состояния тонких корней ели показала, что значимых различий морфолого-анатомических параметров ми-

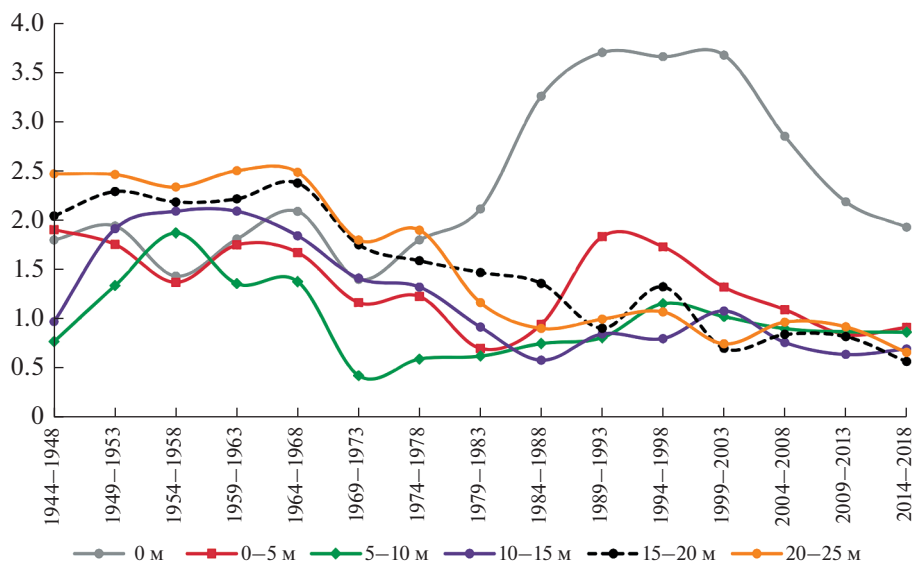


Рис. 3. Средние значения радиального прироста деревьев ели европейской на разном расстоянии от края елового леса. По горизонтали – годы; по вертикали – ширина годичного слоя, мм. Цветом обозначены кривые радиального прироста деревьев на разном расстоянии от границы с осинником.

Fig. 3. Average values of radial increment for Norway spruce trees at different distances from the edge of the spruce forest. X-axis – years; y-axis – width of annual increment layer, mm. The color indicates the radial increment curves of trees at different distances from the border with aspen forest.

коризных окончаний в экотонном комплексе ельник–осинник не наблюдается (табл. 5).

Некоторая тенденция увеличения количества микоризных окончаний при переходе от ельника

к осиннику может рассматриваться как адаптивная реакция на неблагоприятные условия произрастания ели среди лиственных пород, обгоняющих ее в росте [39–41].

Таблица 3. Средние значения радиального прироста деревьев ели европейской на разном расстоянии от края елового леса

Table 3. Average values of radial increment for European spruce trees at different distances from the edge of the spruce forest

Расстояние от края ельника, м Distance from the spruce forest border, m	До рубки (1979–1983) Before clearcut (1979–1983)	Средняя ширина годичного слоя, мм Average values of radial increment, mm						
		1984–1988	1989–1993	1994–1998	1999–2003	2004–2008	2009–2013	2014–2018
0	2.12	3.26/1.72	3.71/2.56*	3.66/2.46*	3.68/2.51*	2.85/1.20	2.19/0.12	1.93/0.31
0–5	0.70	0.95/1.37	1.84/4.64***	1.73/4.61***	1.32/3.17**	1.10/2.12*	0.84/0.92	0.92/1.36
5–10	0.62	0.75/1.29	0.81/1.40	1.16/3.95***	1.03/4.09***	0.90/2.77*	0.87/2.50*	0.87/1.45
10–15	0.92	0.58/1.81	0.85/0.41	0.80/0.65	1.08/0.86	0.76/0.90	0.64/1.49	0.70/1.23

Примечание: под чертой – величина *t*-критерия Стьюдента; *, **, *** различия достоверны при уровне значимости $P < 0.05$, < 0.01 , < 0.001 .

Note: Below the line is the value of Student's *t*-test; *, **, *** differences are significant at $P < 0.05$, < 0.01 , < 0.001 level.

Таблица 4. Масса корней древесных пород (диаметр до 3 мм) в верхнем 20-сантиметровом слое почвы

Table 4. Weight of tree species roots (diameter up to 3 mm) in the upper 20-cm soil layer

Зоны экотонного комплекса Ecotone complex zones	Корни ели европейской, т/га Roots of European spruce, t/ ha	Корни лиственных, т/га Hardwood roots, t/ ha	Всего, т/га Total, t/ ha
Ельничек черничный Bilberry spruce forest	2.62 ± 0.27	1.57 ± 0.32	4.19 ± 0.53
Переходная зона Transition zone	1.73 ± 0.26	1.67 ± 0.26	3.39 ± 0.45
Осинник злаково-разнотравный Aspen forest	0.76 ± 0.13	1.96 ± 0.21	2.72 ± 0.14

Таблица 5. Показатели состояния микоризных окончаний ели европейской в трех зонах экотонного комплекса
Table 5. Indicators of the European spruce mycorrhizal endings state in three zones of the ecotone complex

Зоны экотонного комплекса Ecotone complex zones	Плотность микоризы, шт./10 см корня Mycorrhiza density, ex./10 cm of the root	Общий радиус микоризного окончания, мкм Total radius of the mycorrhizal ending, μm	Радиус корня в микоризном окончании, мкм Root radius in the mycorrhizal ending, μm	Толщина мицелиального чехла, мкм Thickness of the mycelial sheath, μm	Доля мицелиального чехла, % Proportion of the mycelial sheath, %
Ельничек черничный Bilberry spruce forest	80.4 \pm 2.6	183.2 \pm 9.7	170.6 \pm 9.6	12.6 \pm 0.6	13.4 \pm 0.7
Переходная зона Transition zone	82.1 \pm 3.1	186.4 \pm 4.8	175.0 \pm 4.8	11.4 \pm 0.4	12.0 \pm 0.5
Осинник злаково-разнотравный Aspen forest	83.7 \pm 4.4	165.2 \pm 3.9	153.4 \pm 3.8	11.8 \pm 0.3	13.8 \pm 0.4

Нижние ярусы сообществ. По видовому составу сосудистых растений и мхов ельничек черничный, сообщество переходной зоны и осинник злаково-разнотравный, составляющие экотонный комплекс, различаются незначительно (14, 14 и 17 видов соответственно). В осиннике отмечено несколько большее количество видов сосудистых растений по сравнению с другими зонами экотонного комплекса (табл. 6).

Заметные различия наблюдаются в структуре травяно-кустарничкового и мохового ярусов. В ельничке черничном основной вклад в сложение травяно-кустарничкового яруса вносят черника (покрытие 12%) и брусника (2%), среднее покрытие других видов на учетных площадках не превышает 1%. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*).

Переходная зона (по 8 м в обе стороны от зоны контакта двух лесных сообществ) по участию видов сосудистых растений сохраняет основные черты структуры напочвенного покрова ельничка. Здесь также доминируют кустарнички: черника и брусника, причем их проективное покрытие (соответственно 20 и 7%) выше, чем в среднем в ельничке, обилие остальных видов незначительно. В напочвенном покрове наряду с зелеными мхами участвуют мхи влажных местообитаний: политрихум обыкновенный и сфагновые мхи.

В осиннике наибольшим обилием обладает щитовник картузианский (5%), при этом несколько видов сосудистых растений также заметно участвуют в сложении напочвенного покрова со средним проективным покрытием 1–2% (вейник лесной, золотарник обыкновенный, черника и майник двулистный). Из-за большого объема листового опада и развитой травянистой растительности в целом снижается обилие мхов и лесных кустарничков.

В исследованном экотонном комплексе для травяно-кустарничкового яруса ельничка чернич-

ного и переходной зоны получены более низкие значения индекса Пиелу (0.65 и 0.54 соответственно), чем для осинника злаково-разнотравного (0.87). Это свидетельствует о различиях в структуре напочвенного покрова. В ельничке и в переходной зоне выраженным доминантом травяно-кустарничкового яруса является черника, в осиннике заметных доминантов нет, в сложении травяно-кустарничкового яруса участвуют несколько видов сосудистых растений с относительно небольшим, близким по величине (2–5%) проективным покрытием.

Наиболее заметные различия структуры напочвенного покрова наблюдаются по участию групп видов сосудистых растений. В ельничке черничном преобладают лесные кустарнички (черника и брусника), доля их участия в составе травяно-

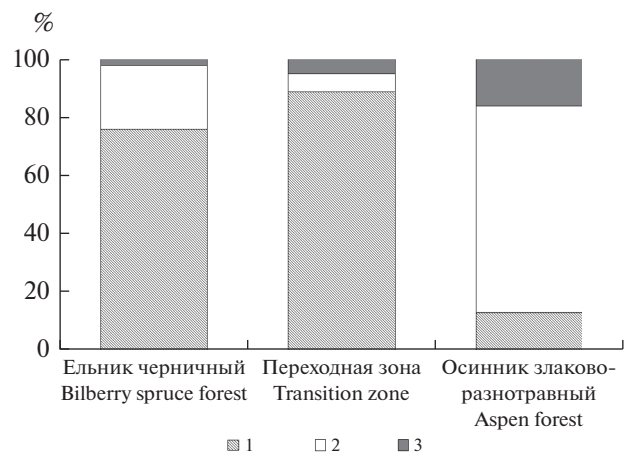


Рис. 4. Доля участия групп видов сосудистых растений в травяно-кустарничковом ярусе сообществ экотонного комплекса. Группы растений: 1 – кустарнички, 2 – травы, 3 – злаки.

Fig. 4. The proportion of vascular plant species groups in the dwarf shrub-herb layer in the communities of the ecotone complex. Plant groups: 1 – dwarf shrubs, 2 – herbs, 3 – graminoids.

Таблица 6. Характеристики травяно-кустарничкового яруса в сообществах экотонного комплекса
Table 6. Dwarf shrub and herb layer characteristics in the ecotone complex communities

Виды Species	Ельник черничный Bilberry spruce forest	Сообщество переходной зоны Transition zone	Осинник злаково- разнотравный Aspen forest
Общее проективное покрытие Total projective cover	18	30	15
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	–	–	3* (+)**
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	35 (+)	43 (+)	83 (+)
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	3 (+)	34 (1)	62 (2)
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	3 (+)	3 (+)	51 (5)
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	–	–	16 (+)
<i>Linnaea borealis</i> L.	44 (+)	45 (+)	–
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	4 (+)	22 (+)	30 (+)
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	6 (+)	3 (+)	–
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	69 (+)	42 (+)	86 (1)
<i>Melampyrum</i> spp.	19 (+)	26 (+)	47 (+)
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	14 (+)	8 (+)	5 (+)
<i>Oxalis acetosella</i> L.	85 (2)	1 (+)	44 (+)
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	–	–	2 (+)
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	–	21 (+)
<i>Solidago virgaurea</i> L.	3 (+)	12 (+)	67 (2)
<i>Trientalis europaea</i> L.	18 (+)	35 (+)	68 (+)
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	100 (12)	98 (20)	50 (2)
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	66 (2)	83 (7)	34 (+)
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	–	–	3 (+)

Примечание: * – среднее значение встречаемости (%); ** – среднее проективное покрытие (%); “+” – проективное покрытие вида меньше 1%; прочерк означает отсутствие вида.

Note: * – the average value of the occurrence (%); ** – the average projective cover (%); “+” – projective cover is less than 1%; a dash indicates the absence of the species.

кустарничкового яруса составляет чуть менее 80% (рис. 4), в то время как в осиннике злаково-разнотравном – менее 15% от общей суммы проективных покрытий всех видов яруса. Переходная

зона по доминированию лесных кустарничков очень схожа с ельником черничным.

В 35-летнем лиственном насаждении сохраняется та же особенность сложения напочвенного

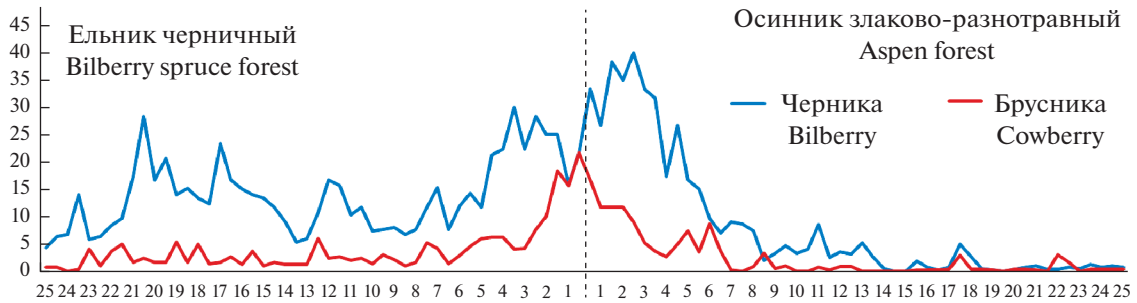


Рис. 5. Средние значения проективного покрытия черники и брусники на трансекте ельник—осинник.
По горизонтали — расстояние от края леса, м; *по вертикали* — проективное покрытие, %.

Fig. 5. The average values of the projective cover of bilberry and cowberry along the Norway spruce forest—aspens forest transect.
X-axis — distance from forest edge, m; *y-axis* — projective cover, %.

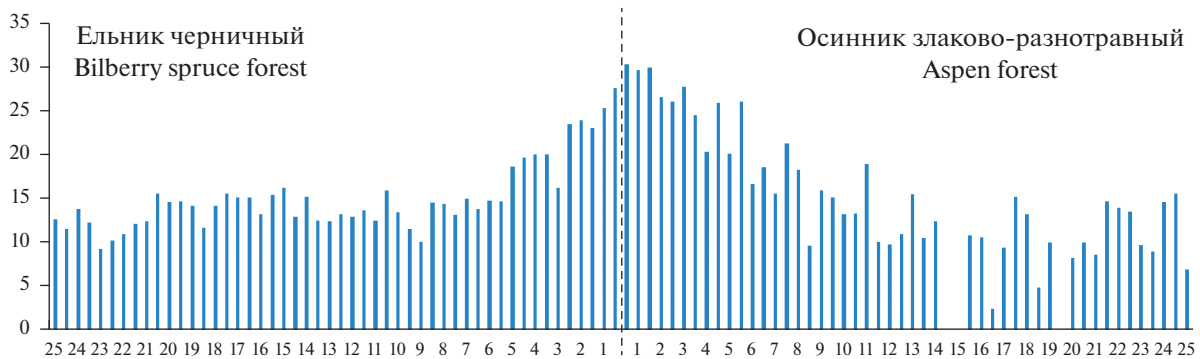


Рис. 6. Высота побегов черники на трансекте ельник—осинник.

По горизонтали — расстояние от края леса, м; *по вертикали* — средняя высота побегов, см.

Fig. 6. The height of bilberry shoots along the Norway spruce forest—aspens forest transect.

X-axis — distance from forest edge, m; *y-axis* — average shoot height, cm.

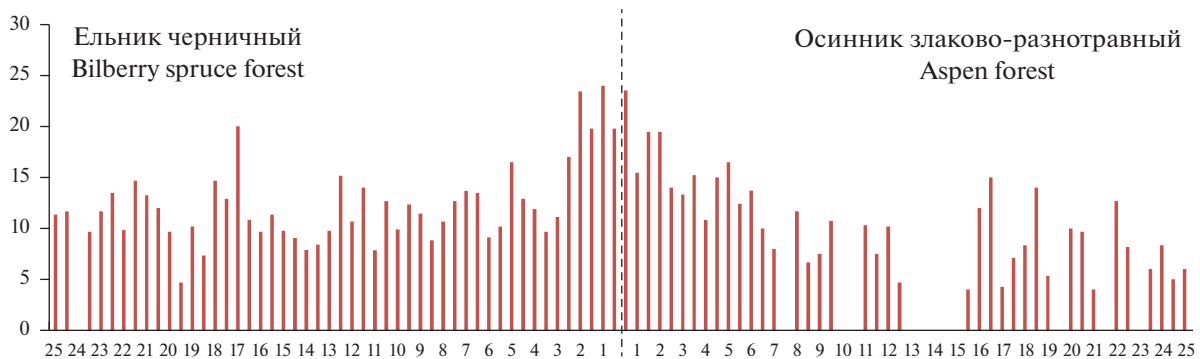


Рис. 7. Высота побегов брусники вдоль трансекты.

По горизонтали — расстояние от края леса, м; *по вертикали* — средняя высота побегов, см.

Fig. 7. The height of cowberry shoots along the Norway spruce forest—aspens forest transect.

X-axis — distance from forest edge, m; *y-axis* — average shoot height, cm.

покрова, что и в растительных сообществах более ранних стадий восстановления (2–10 лет после рубки ельника черничного) — примерно одинаковое участие нескольких видов в травяно-кустарничковом ярусе и низкая доля лесных кустарничков [14, 16].

На графиках, отражающих изменение проективного покрытия кустарничков вдоль трансекты из ельника черничного до осинника, заметно

повышение обилия черники (до 30–40%) в зоне шириной 4–5 м в обе стороны от границы ельник—осинник и брусники (до 10–20%) — в зоне шириной 2 м (рис. 5). Хорошо выделяется переходная зона и по показателю высоты кустарничков (рис. 6, 7). Средние значения высоты побегов в ней оказались значительно выше по сравнению с другими зонами экотонного комплекса ($P < 0.001$). Ранее нами было показано,

что в первые годы после рубки ельника черничного проективное покрытие и высота лесных кустарничков в экотонном комплексе снижаются от леса к вырубке [14, 16].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

После 35 лет естественного восстановления леса на вырубке в целом сохраняется структура экотонного комплекса: между ельником черничным и осинником злаково-разнотравным по ряду признаков выделяется переходная зона, занимающая примерно по 10 м в обе стороны от границы между сообществами.

Максимальные размеры переходной зоны – 10 м от границы сообществ – определены по изменению радиального прироста, который был в среднем выше, чем центральной части ельника черничного в течение двух десятилетий после рубки. Позднее различия уже не обнаруживались, что, вероятно, связано с формированием листовенного насаждения, которое привело к снижению доступности почвенных ресурсов и уменьшению освещенности.

Максимальная густота подроста ели наблюдалась в переходной зоне, здесь же наряду с более высокой густотой отмечено значительное повышение доли среднего и крупного подроста по сравнению с ельником черничным. В осиннике злаково-разнотравном появление самосева ели затруднено из-за развития травяно-злаковой растительности и плотного слоя опавших листьев осины, поэтому количество подроста ели значительно ниже.

Минимальная протяженность куртин *Hylocomium splendens* на стволах осины в ельнике черничном отмечается у границы с осинником, максимальная – на самом удаленном дереве. Это свидетельствует о более благоприятных условиях для формирования эпифитного покрова, то есть более высокой влажности воздуха и субстрата в глубине лесного сообщества по сравнению с границей примыкания к листовенному молодняку.

Насыщенность корнями ели верхнего слоя почвы снижается в направлении от ельника черничного к осиннику злаково-разнотравному. Довольно высокая масса корней ели в листовенном насаждении при относительно небольшом количестве елового подроста, вероятно, обусловлена их распространением с соседних участков. Масса корней листовенных пород, которые отличаются способностью к активному разрастанию, в среднем не различается в разных зонах экотонного комплекса и находится в соответствии с величиной запаса древесины листовенных в составе древостоев.

В данном исследовании не удалось выявить значимых различий параметров эктомикоризы ели в экотонном комплексе ельника черничного и осинника злаково-разнотравного. Поскольку подземная часть биогеоценоза подвержена влиянию факторов внешней среды в меньшей степени, чем надземная, то необходимы дальнейшие исследования для установления подземных границ взаимовлияния ельника и осинника.

Через 35 лет после рубки древостоя переходная зона по видовому составу и по соотношению функциональных групп растений обладает большим сходством с примыкающим к ней ельником, чем с листовенным сообществом, являющимся ранней стадией восстановления ельника черничного. Однако по таким показателям как проективное покрытие и средняя высота лесных кустарничков, среди которых доминируют такие важные ресурсные виды, как черника и брусника, переходная зона отличается от обоих лесных сообществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Правила* заготовки древесины и особенностей заготовки древесины в лесничествах, лесопарках, указанных в статье 23 Лесного кодекса Российской Федерации. Утв. приказом Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации № 474 от 13.09.2016 г.
2. *Burton P.J.* 2002. Effects of clearcut edges on trees in the sub-boreal spruce zone of Northwest-Central British Columbia. – *Silva Fenn.* 36(1): 329–352. <https://doi.org/10.14214/sf.566>
3. *Pauchard A., Alaback P.B.* 2006. Edge type defines alien plant species invasion along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. – *Forest Ecol. Manag.* 223(1–3): 327–335. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.11.020>
4. *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. МГУЛ. Лесной вестник.* 4 (87): 19–22.
5. *Торопова Е.В., Старицын В.В.* 2019. Продуктивность черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) в экотонной зоне вырубки. – В сб.: Проблемы обеспечения экологической безопасности и устойчивое развитие арктических территорий: Сбор. матер. Всерос. конф. с межд. участием II Юдахинские чтения. Архангельск. С. 407–412.

6. *Stoll P., Bergius E.* 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. — *J. Ecol.* 93(2): 395–403.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2005.00989.x>
7. *Колобов А.Н.* 2011. Моделирование процессов конкуренции за свет в смешанных разновозрастных древостоях. — *Вестник Томского государственного университета.* 351: 155–158.
<http://journals.tsu.ru/engine/download.php?id=18048&area=files>
8. *Иванов В.В.* 2005. Экологические последствия механизированных лесозаготовок в южной тайге Красноярского края. — *Лесоведение.* 2: 3–8. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/690>
9. *Уланова Н.Г.* 2007. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках южной тайги. — В сб.: *Актуальные проблемы геоботаники: Матер. III Всерос. школы-конф. Петрозаводск.* С. 198–211.
http://resources.krc.karelia.ru/geobotany/doc/school2007-0/actual_probl_geobotany_lectures_198-211.pdf
10. *Банева Н.А.* 1986. Восстановление массы корней ели после рубок ухода. — *Лесоведение.* 3: 62–66.
11. *Harper K.A., Lesieur D., Bergeron Y., Drapeau P.* 2004. Forest structure and composition at young fire and cut edges in black spruce boreal forest. — *Can. J. Forest Res.* 34(2): 289–302.
<https://doi.org/10.1139/x03-279>
12. *Baker T., Jordan G., Baker S.* 2016. Microclimatic edge effects in a recently harvested forest: Do remnant forest patches create the same impact as large forest areas? — *Forest Ecol. Manag.* 365: 128–136.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.022>
13. *Pellissier V., Berges L., Nedelcheva T., Schmitt M.-C., Avon C., Cluzeau C., Dupouy J.-L.* 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. — *J. Veg. Sci.* 24(1): 9–24.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01435.x>
14. *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>
15. *Геникова Н.В., Крышень А.М.* 2018а. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки. — *Бот. журн.* 103(3): 364–381.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618030067>
16. *Геникова Н.В., Торопова Е.В., Крышень А.М., Мамонтов В.Н.* 2018б. 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>
17. *Кузьмичев В.В., Миндеева Т.Н., Черкашин В.П.* 1989. Оценка взаимодействия деревьев в лесных фитоценозах. — *Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук.* 3: 133–139.
18. *Ledermann T., Stage A.R.* 2001. Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition. — *Can. J. Forest Res.* 31(12): 2143–2150.
<https://doi.org/10.1139/x01-153>
19. *Касаткин А.С., Бойко А.А., Колтунова А.И., Гаврилин Д.С.* 2012. Радиальный прирост сосны обыкновенной в условиях конкуренции. — *Известия Оренбургского государственного аграрного университета.* 2(34): 50–54.
https://ogensau.ru/ru/component/docman/doc_download/2595-izvestiya-34
20. *Количественные методы экологии и гидробиологии.* Под ред. Розенберга Г.С. 2005. Тольятти. 404 с.
21. *Веселкин Д.В.* 2003. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения. — *Микология и фитопатология.* 37(1): 22–29. https://www.binran.ru/files/journals/MiF/MiF_2003_37_1.pdf
22. *Данченко А.М., Бех И.А.* 2009. Оценка типологического разнообразия лесных экосистем на основе данных таксации и ландшафтно-типологического анализа модельных территорий. — *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2: 70–74.
23. *Жирин В.М., Князева С.В., Эйдлина С.П., Зукерт Н.В.* 2012. Сезонная информативность многоспектральных космических снимков высокого разрешения при изучении породно-возрастной динамики лесов. — *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 9(1): 87–95.
http://d33.infospace.ru/d33_conf/sb2012t1/87-94.pdf
24. *Воспроизводство и повышение продуктивности лесов Восточной Фенноскандии на основе естественных процессов и интенсивных методов лесовыращивания: Промежуточный отчет о научно-исследовательской работе.* 2017. Руководитель А.М. Крышень. Петрозаводск. 43 с.
25. *Мелехов И.С.* 1972. *Лесоведение и лесоводство.* М. 178 с.
26. *Бобкова К.С., Бессонов И.М.* 2009. Естественное возобновление в среднетаежных ельниках Европейского Северо-востока. — *Лесоведение.* 5: 10–16.
27. *Ильчуков С.В.* 2008. Горизонтальная структура подроста ели в спелых среднетаежных ельниках. — *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал.* 1: 65–69.
http://lesnoizhurnal.ru/issuesarchive/?ELEMENT_ID=675
28. *Беляева Н.В.* 2013. Закономерности изменения структуры и состояния молодого поколения ели в условиях интенсивного хозяйственного воздействия: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. 43 с.
29. *Сеннов С.Н.* 2001. *Проблемы лесоведения.* СПб. 56 с.

30. Синькевич С.М. 2005. Влияние рубок ухода на рост сосновых насаждений. — В сб.: Лесоводственно-экологические аспекты хозяйственной деятельности в лесах Карелии. Петрозаводск. С. 101–122.
31. Vincent M., Krause C., Zhang S.Y. 2009. Radial growth response of black spruce roots and stems to commercial thinning in the boreal forest. — *Forestry*. 82(5): 557–571. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp025>
32. Карпечко А.Ю. 2013. Изменения среднепериодического прироста по диаметру и связь массы корней надземной части древостоя после разреживания. — Труды КарНЦ РАН. Сер. Экологические исследования. 6: 167–170. http://resources.krc.karelia.ru/transactions/doc/trudy2013/trudy_2013_6_167-170.pdf
33. Багаев С.С., Чудецкий А.И. 2018. Результаты рубок ухода в лиственно-еловых насаждениях Костромской области. — Лесохозяйственная информация. 1: 5–20. <http://lhi.vniilm.ru/index.php/ru/bagaev-s-s-chudetskij-a-i-rezultaty-rubok-ukhoda-v-listvenno-elovykh-nasazhdeniyakh-kostromskoj-oblasti>
34. Сеннов С.Н. 1980. Рубки ухода за лесом и внутривидовая конкуренция. — В сб.: Восстановление и мелиорация лесов Северо-Запада РСФСР. Л. С. 17–27.
35. Карпечко А.Ю. 2009. Влияние разреживания на корненасыщенность почвы еловых древостоев южной Карелии. — Известия вузов. Лесной журнал. 3: 19–25. http://lesnoizhurnal.ru/issuesarchive/?ELEMENT_ID=563
36. Бобкова К.С. 1987. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л. 156 с.
37. Чибисов Г.А. 1971. Рост корневых систем в березово-еловых насаждениях и влияние на них рубок ухода. — В сб. работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск. С. 121–130.
38. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. 2014. Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск. 378 с. <https://rucont.ru/efd/557469>
39. Шубин В.И. 1973. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л. 264 с.
40. Чумак Н.Ф. 1981. Микоризы сосны на песчаных почвах в связи с применением удобрений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 25 с.
41. Кикеева А.В., Чаженгина С.Ю., Чаженгина Е.А. 2019. Редкоземельные элементы в шунгитовых почвах: содержание, распределение и особенности микоризообразования. — Принципы экологии. 1(31): 32–46. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2019.8262>

Structure of Bilberry Spruce–Grass-Forbs Aspen Forest Ecotone Communities in the Republic of Karelia

N. V. Genikova^{a, *}, V. A. Kharitonov^a, A. N. Pekkoev^a, A. Yu. Karpechko^a, A. V. Kikeeva^a,
A. M. Kryshen^a, R. P. Obabko^a

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

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

Abstract—The study of the ecotone complex of a 90-year-old bilberry spruce (*Picea abies* (L.) H.Karst.) stand and a 35-year-old, post-clearcutting, grass-forbs aspen stand is reported. There are some indicators that following 35 years of natural forest regeneration in clearcuts, a transition zone extending about 10 m into each community at the interface has been formed. The transition zone's maximum size, i.e. 10 m off the interface, was determined by measuring spruce radial increment, which over a course of two decades following clearcutting was, on average, higher than in the central part of the bilberry spruce stand. As opposed to other parts of the ecotone complex, the transitional zone featured the highest density of young spruce undergrowth. The size of *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. patches on aspen within the bilberry spruce stand were smallest on trunks at the border with the aspen stand, and the largest — on a tree farthest from the interface. Spruce root occupation of the soil top layer declines from the bilberry spruce stand towards the grass-forbs aspen stand. The average biomass of deciduous tree roots shows no variation among zones of the ecotone complex, and corresponds to the stock of deciduous trees in the stands. 35 years after logging, the transition zone shows greater similarity in its species composition and the ratio of vascular plants functional groups to the abutting spruce stand rather than the aspen one. However, the projective cover and average height of forest dwarf shrubs (bilberry and cowberry) is higher in the transition zone as compared to other parts of the ecotone complex.

Keywords: European spruce forest, clearcut, aspen forest, ecotone, edge effect, undergrowth, radial increment, epiphytic moss cover, root mass, mycorrhizal density, ground vegetation, Karelian Republic

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support for research was provided by the Federal budget within the framework of the State research assignment of the KarRC RAS (Forest Research Institute of the KarRC RAS).

REFERENCES

1. [On approval of the rules for timber harvesting and the features of timber harvesting in forest districts, forest parks, specified in Article 23 of the Forest Code of the Russian Federation. Order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation of 13.09.2016 No.474]. (In Russian)
2. *Burton P.J.* 2002. Effects of clearcut edges on trees in the sub-boreal spruce zone of Northwest-Central British Columbia. — *Silva Fenn.* 36(1): 329–352.
<https://doi.org/10.14214/sf.566>
3. *Pauchard A., Alaback P.B.* 2006. Edge type defines alien plant species invasion along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. — *Forest Ecol. Manag.* 223(1–3): 327–335.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.11.020>
4. *Burova N.V., Tarakanov A.M., Drozdov I.I., Kononov O.D., Gelfand E.D.* 2012. [Influence of opushechny effect on the condition of separate components of wood biogeocenoses]. — *Forestry Bulletin.* 4 (87): 19–22. (In Russian)
5. *Toropova E.V., Staricyn V.V.* 2019. [The productivity of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in clear-cutting ecotone]. In: Problemy obespecheniya ekologicheskoy bezopasnosti i ustoychivoye razvitiye arkticheskikh territoriy. Materialy Vseros. konf. s mezhd. uchastiyem. Arkhangelsk. P. 407–412. (In Russian)
6. *Stoll P., Bergius E.* 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. — *J. Ecol.* 93(2): 395–403.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2005.00989.x>
7. *Kolobov A.N.* 2011. Modelling of competition for light in uneven aged-mixed forest stand. — *Tomsk State University J.* 351: 155–158. http://journals.tsu.ru/vesnik/en/&journal_page=archive&id=864&article_id=5780 (In Russian)
8. *Ivanov I.I.* 2005. Ecological consequences of mechanized logging operations in southern taiga of Krasnoyarsk Krai. — *Russian J. Forest Science (Lesovedenie).* 2: 3–8. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/690> (In Russian)
9. *Ulanova N.G.* 2007. [Succession mechanisms of clear-cutting vegetation in spruce forests of the southern taiga]. In: Aktualnyye problemy geobotaniki. Materialy III Vseros. shkoly-konf. Petrozavodsk. P. 198–211.
http://resources.krc.karelia.ru/geobotany/doc/school2007-0/actual_probl_geobotany_lectures_198-211.pdf (In Russian)
10. *Baneva N.A.* 1986. Restoration of root mass in Norway spruce after fellings. — *Lesovedenie.* 3: 62–66. (In Russian)
11. *Harper K.A., Lesieur D., Bergeron Y., Drapeau P.* 2004. Forest structure and composition at young fire and cut edges in black spruce boreal forest. — *Can. J. Forest Res.* 34(2): 289–302.
<https://doi.org/10.1139/x03-279>
12. *Baker T., Jordan G., Baker S.* 2016. Microclimatic edge effects in a recently harvested forest: Do remnant forest patches create the same impact as large forest areas? — *Forest Ecol. Manag.* 365: 128–136.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.022>
13. *Pellissier V., Berges L., Nedelcheva T., Schmitt M.-C., Avon C., Cluzeau C., Dupouey J.-L.* 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. — *J. Veg. Sci.* 24(1): 9–24.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01435.x>
14. *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 Nauchnogo Tsentra RAN.* 4: 92–99.
<https://doi.org/10.17076/eco292> (In Russian)
15. *Genikova N.V., Kryshen A.M.* 2018a. 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)
16. *Genikova N.V., Toropova E.V., Kryshen A.M., Mamontov V.N.* 2018b. 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)
17. *Kuzmichev V.V., Mindeeva T.N., Cherkashin V.P.* 1989. [Assessment of the tree interaction in forest phytocenoses]. — *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk.* 3: 133–139. (In Russian)
18. *Ledermann T., Stage A.R.* 2001. Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition. — *Can. J. Forest Res.* 31(12): 2143–2150.
<https://doi.org/10.1139/x01-153>
19. *Kasatkin A.S., Boiko A.A., Koltunova A.I., Gavrilin D.S.* 2012. Radial increment of Scotch pine under the conditions of competition. — *Izvestia of Orenburg State Agrarian University.* 2(34): 50–54.
https://orensau.ru/ru/component/docman/doc_download/2595-izvestiya-34 (In Russian)
20. [Quantitative methods of ecology and hydrobiology]. Ed. Rozenberg G.S. 2005. Togliatti. 404 p. (In Russian)
21. *Veselkin D.V.* 2003. Variability of anatomical parameters in ectomycorrhizal tips of different structure. — *Mikologia i fitopatologiya.* 37(1): 22–29.
https://www.binran.ru/files/journals/MiF/MiF_2003_37_1.pdf (In Russian)
22. *Danchenko A.M., Bekh I.A.* 2009. Estimation of typological diversity of forest ecosystems on the base of the taxation data and landscape-typological analysis of pattern territories. — *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya.* 2: 70–74. (In Russian)
23. *Zhirin V.M., Knyazeva S.V., Eydlina S.P., Zukert N.V.* 2012. Seasonal informative properties of multispectral high-resolution space images for studying of forest species and age dynamics. — *Sovremennye problemy distantsionnogo zond-*

- irovaniya Zemli iz kosmosa. 9(1): 87–94.
http://d33.infospace.ru/d33_conf/sb2012t1/87-94.pdf (In Russian)
24. [Reproduction and increase of productivity of forests of Eastern Fennoscandia on the basis of natural processes and intensive methods of forest growth]: Promezhutochnyj otchet o nauchno-issledovatel'skoj rabote. 2017. Petrozavodsk. 43 p. (In Russian)
 25. *Melekhov I.S.* 1972. [Silviculture and forestry]. Moscow. 178 p. (In Russian)
 26. *Bobkova K.S., Bessonov I.M.* 2009. Natural regeneration in southern taiga spruce forests of the European Northeast. – Russian J. Forest Science (Lesovedenie). 5: 10–16. (In Russian)
 27. *Ilchukov S.V.* 2008. Horizontal structure of spruce undergrowth in mature middle taiga spruce forests. – Lesnoy zhurnal (Russian Forestry Journal). 1: 64–69. http://lesnoizhurnal.ru/en/article_index_years.php?ELEMENT_ID=164402 (In Russian)
 28. *Belyaeva N.V.* 2013. [Patterns of change in the structure and state of the young generation of spruce in conditions of intensive economic impact: Abstr. ... Dis. Doct. (Agriculture) Sci.]. St. Petersburg. 43 p. (In Russian)
 29. *Sennov S.N.* 2001. [Forestry issues]. St. Petersburg. 56 p. (In Russian)
 30. *Sinkevich S.M.* 2005. [The effect of improvement thinning on the growth of pine plantations]. In: Lesovodstvenno-ekologicheskiye aspekty hozyaystvennoy deyatel'nosti v lesakh Karelii. Petrozavodsk. P. 101–122. (In Russian)
 31. *Vincent M., Krause C., Zhang S.Y.* 2009. Radial growth response of black spruce roots and stems to commercial thinning in the boreal forest. – Forestry. 82(5): 557–571.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpp025>
 32. *Karpechko A.Yu.* 2013. Changes in period-averaged diameter increment and correlations between root mass and aboveground mass in a stand upon thinning. – Transactions of Karelian Research Centre RAS. 6: 167–170.
http://resources.krc.karelia.ru/transactions/doc/trudy2013/trudy_2013_6_167-170.pdf (In Russian)
 33. *Bagaev S.S., Chudetsky A.I.* 2018. Results of thinning in deciduous-and-spruce stands in the Kostroma region. – Forestry Information. 1: 5–20.
<http://lhi.vniilm.ru/index.php/ru/bagaev-s-s-chudetskij-a-i-rezultaty-rubok-ukhoda-v-listvenno-elovykh-nasazhdeniyakh-kostromskoj-oblasti> (In Russian)
 34. *Sennov S.N.* 1980. [Improvement thinning and intraspecific competition]. In: Vosstanovleniye i melioratsiya lesov Severo-Zapada RSFSR [Forest restoration and reclamation in the North-West of the RSFSR]. Leningrad. P. 17–27. (In Russian)
 35. *Karpechko A.Yu.* 2009. Influence of thinning on root saturation of spruce stands soil in southern Karelia. – Lesnoy zhurnal (Russian Forestry Journal). 3: 19–25. http://lesnoizhurnal.ru/issuesarchive/?ELEMENT_ID=563 (In Russian)
 36. *Bobkova K.S.* 1987. [Biological productivity of coniferous forests in the European Northeast]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
 37. *Chibisov G.A.* 1971. [Growth of root systems in birch-spruce stands and the effect of improvement thinning on it]. In: Raboty po lesnomu khozyaystvu i lesokhimii. Arkhangelsk. P. 121–130. (In Russian)
 38. *Zarubina L.V., Konovalov V.N.* 2014. [Ecological and physiological characteristics of spruce in bilberry birch forests]. Arkhangelsk. 378 p. <https://rucont.ru/efd/557469> (In Russian)
 39. *Shubin V.I.* 1973. [Mycotrophy of tree species, its significance in forest cultivation in the taiga zone]. Leningrad. 264 p. (In Russian)
 40. *Chumak N.F.* 1981. [Mycorrhiza of pine on sandy soils due to the application of fertilizers: Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Petrozavodsk. 25 p. (In Russian)
 41. *Kikeeva A.V., Chazhengina S.Yu., Chazhengina E.A.* 2019. Rare earth elements in shungite-bearing soils: content, distribution and specific mycorrhiza formation. – Principles of Ecology. 1(31): 32–46.
<https://doi.org/10.15393/jl.art.2019.8262> (In Russian)

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ЭКДИСТЕРОИДЫ И ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ CARYOPHYLLACEAE

© 2020 г. Л. Н. Зибарева^{1,*}, Е. С. Филоненко¹, Е. А. Кастерова¹, Т. П. Анцупова²,
Г. Б. Ендонова², С. В. Нестерова³

¹Томский государственный университет, Сибирский ботанический сад, г. Томск, Россия

²Восточно-Сибирский государственный университет технологий и управления, г. Улан-Удэ, Россия

³Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

*e-mail: zibareva.lara@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.02.2020 г.

После доработки 03.03.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Методом ВЭЖХ проведено изучение компонентного состава экдистероидов и фенольных соединений семи видов (13 образцов) семейства Caryophyllaceae Juss. (Гвоздичные). Установлено, что состав, содержание экдистероидов и флавоноидов *Silene jenseensis* Willd., *Silene repens* Patr. из разных районов Бурятии и Дальнего Востока России различаются. Выявлены характерные вторичные метаболиты в образцах *S. jenseensis* – 20-гидроксиэкдизон, 2-дезоксидэкдизон, экдизон, ориентин. Установлено отсутствие мажорного экдистероида 20-гидроксиэкдизона в видах *Lychnis sibirica* L., *Stellaria dichotoma* L., *Dianthus superbus* L., *Eremogone meyer* (Fenzl) Ikonn., *Stellaria longifolia* Muhl. ex Willd. и образце *Silene repens* из Бурятии (Куйтун). Больше содержание экдистероидов определено в *S. jenseensis* (3.5%) из Бурятии, в *S. repens* Приморского края – 1.2%. Показано, что наибольшее содержание флавоноидов наблюдали в *Stellaria longifolia* – 4.6%. Для изученных видов родов *Silene* L. и *Lychnis* L. характерно присутствие ориентина, тогда как для других родов – витексина и изовитексина.

Ключевые слова: *Silene* L., *Lychnis* L., *Eremogone* Fenzl, *Stellaria* L., *Dianthus* L., Caryophyllaceae, экдистероиды, фенольные соединения, флавоноиды, ВЭЖХ

DOI: 10.31857/S0033994620020119

Род *Silene* L. семейства Caryophyllaceae Juss. является одним из многочисленных родов мировой флоры. По данным Greuter [1] в нем насчитывается более 700 видов. Для рода *Silene* характерен широкий ареал, большая часть видов произрастает в странах Средиземноморья. Только в Греции встречается не менее 119 видов [1], в Турции – 122, в Иране – 141, в северной Африке – 92, а в целом в Европе – 203 вида [2]. На территории СНГ произрастает 206 видов [3], в Сибири – 40, в Томской области – 4 вида [4], на Дальнем Востоке России – 9 видов [3].

Известно, что для Caryophyllaceae характерным признаком является присутствие тритерпеновых гликозидов (сапонинов), кроме того, в компонентный состав входят алкалоиды, флавоноиды, кумарины. Внимание к семейству Гвоздичных возросло многократно в последние годы в связи с обнаружением гормонов линьки насекомых в растениях этого семейства. Большая часть видов, синтезирующих искомые соединения, встречается в трибе Lychnideae подсемейства Caryophylloideae – родах *Silene* L., *Lychnis* L., *Petrocoptis* A. Braun, *Sagina* L., *Saponaria* L. Растения семейства Гвоздичные характеризуются разнообразным составом экдистероидов, наличием множества новых соеди-

нений, обнаруженных пока только в них, высоким содержанием мажорных компонентов фракции экдистероидов. Из растений этого семейства выделено более 93 экдистероидов. В настоящее время по литературным и нашим экспериментальным данным экдистероиды обнаружены более чем в 140 видах *Silene* [4–6]. Ни в одном из других семейств не выявлено такое множество экдистероидосодержащих видов. Наиболее часто встречающимися являются такие экдистероиды как 20-гидроксиэкдизон (20E), полиподин В (ПВ), витекостерон Е, 2-дезоксипроизводные 20E, экдизона (Е), интегристерона А. Для растений рода *Silene* свойственно наличие большого числа не только свободных экдистероидов, но и различных производных.

Из соединений полифенольного комплекса Caryophyllaceae наиболее изучены флавоноиды. Показано, что виды рода *Silene* [7, 8] содержат виченины, изовитексин, ориентин, гомоориентин, изосапонарин, адонивернит, сапонаретин, витексин и др. Так в *S. compta* установлено присутствие 24 фенольных соединений, включая оксикоричные кислоты и флавоноиды (гесперидин, рутин, гиперозид, лютеолин, кемпферол, апигенин и др.) [9]. В 26 видах рода *Silene*, включая

S. graminifolia Otth, *S. jensiseensis* Willd., *S. chlorantha* Willd., *S. italica* (L.) Pers. обнаружены виценин-2, витексин [10], в *S. schafta* S.G.Gmel. ex Hohen – шафтозид [11], в *S. nutans* L. – луценин-2, виценин-2, шафтозид, изошафтозид и С-моногликоиды [12].

В других родах семейства Caryophyllaceae *Cerastium* L., *Arenaria* L., *Stellaria* L., *Allochrysa* Bunge ex Boiss. обнаружен виценин [13]. Следует заметить, что С-гликозиды флавонов встречаются реже других флавоноидов.

В связи с тем, что экистероиды обладают широким спектром фармакологического действия, а виценин-1 в комплексе с тригонеозидом Ib рекомендуется для лечения аутоиммунных заболеваний [14], виценин-2 проявляет антиоксидантные, противовоспалительные, противоопухолевые и гепатопротекторные свойства, антидиабетическую активность, т.к. сильно ингибирует α -глюкозидазу [15], поиск перспективных источников таких ценных вторичных метаболитов является актуальным.

Целью данного исследования является выявление перспективных образцов видов родов *Silene*, *Lychnis*, *Eremogone*, *Stellaria*, *Dianthus*, содержащих экистероиды и флавоноиды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Надземная часть исследуемых видов собрана в фазу цветения в 2012–2017 гг. (табл. 1). Измельчение сухого сырья проводили с помощью универсальной роторной ножевой лабораторной мельницы ЛМ 201 с размольной камерой, охлаждаемой водой (ООО Плаун, Россия). Размер размоленного образца 500–10 мкм. Навеску воздушно-сухого сырья массой около 1 г пятикратно экстрагировали 70% этиловым спиртом на водяной бане при температуре 55 °С. Полученные экстракты фильтровали и концентрировали с помощью ротационного испарителя ИКА НВ 10 digital (Германия) при температуре 50 °С. Полученные экстракты использовали для дальнейшего анализа.

Анализ биологически активных веществ выполнен методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на жидкостном хроматографе Shimadzu LC-20AD (Япония), диодно-матричный детектор, хроматографическая колонка Perfect Sil Target ODS-3; 4.6 × 250 мм, размер зерна сорбента – 5 мкм. Элюент А: смесь ацетонитрила, изопропилового спирта (5 : 2 v/v); элюент В: 0.1% трифторуксусная кислота. Время анализа – 60 мин. Скорость элюирования – 1 мл/мин. Режим элюирования: градиент низкого давления; программа градиента: 0–40 мин 15–35% элюент А, 40–60 мин 35% элюент А. Объем пробы 5 мкл. Аналитическая длина волны λ_{\max} = 242 нм для регистрации экистероидов и 272 нм – флавоноидов. Идентификацию сигналов на хроматограммах осуществляли сопоставлением времен удерживания и максимумов поглощения компонентов экстрактов и стандартных образцов. Фе-

нольные соединения идентифицированы с использованием стандартов (Sigma-Aldrich, Lachema; чистота $\geq 95.0\%$). Экистероиды – 20-гидроксиэкидизон, 2-дезоксизэкидизон, 2-деокси-20-гидроксиэкидизон, экидизон, птеростерон, 20-гидроксиэкидизон-2-ацетат, используемые в качестве внутренних стандартов, ранее выделены и идентифицированы методами масс-спектрометрии и ядерно-магнитного резонанса [6, 16, 17]. Содержание БАВ рассчитывалось по площадям пиков образца и соответствующих стандартов с помощью калибровочной кривой, построенной с использованием программного обеспечения LC Postrun Calibration Curve. Анализ проводили в 3-х повторениях, статистические расчеты осуществляли в Microsoft Excel, 2007. Данные представлены в виде среднего арифметического и стандартной ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ввиду сложной классификации родов семейства Caryophyllaceae, которая основана преимущественно на морфологических признаках растений, получение данных о составе и содержании вторичных метаболитов будет способствовать выяснению целого ряда спорных вопросов о филогенетическом статусе некоторых видов. Известно, что экистероиды имеют хемотаксономическое значение в роде *Silene* [6], а флавоноиды являются хемотаксономическими маркерами в ряде семейств [18]. В связи с тем, что в настоящее время идентифицированы флавоноиды лишь в 5% видов многочисленного рода *Silene*, то новые данные дополняют информацию об особенностях состава вторичных метаболитов рода.

ВЭЖХ анализ показал, что во всех исследованных образцах растений *Silene jensiseensis* обнаружены экистероиды – 20-гидроксиэкидизон, экидизон, птеростерон, 2-деокси-20-гидроксиэкидизон, 20-гидроксиэкидизон-2-ацетат, 2-дезоксизэкидизон (табл. 2). Показано, что состав и уровни экистероидов в исследованных образцах *S. jensiseensis* сильно различаются.

Общими компонентами являются 20-гидроксиэкидизон, 2-деокси-20-гидроксиэкидизон и 2-дезоксизэкидизон. В образцах Муйского, Баргузинского районов и окрестности г. Улан Удэ обнаружены дополнительно экидизон и 20-гидроксиэкидизон-2-ацетат, в растениях Муйского р-на и окрестности г. Улан Удэ – птеростерон. Кроме того, в образцах *S. jensiseensis* обнаружен ряд неидентифицированных соединений с максимумами поглощения 240–248 нм, собственными экистероидам (рис. 1). Из-за отсутствия стандартов некоторых экистероидов идентифицировать их пока не представляется возможным.

Наиболее богатыми по общему содержанию экистероидов, включая неидентифицированные, являются образцы растений *S. jensiseensis*, произрастающие в Бурятии в Муйском, Баргузинском

Таблица 1. Виды растений Caryophyllaceae, использованные в эксперименте
Table 1. Caryophyllaceae species used in the experiment

№	Образцы Samples	Место сбора сырья Origin of the raw materials
1	<i>Silene jensiseensis</i> Willd. (смолевка енисейская)	Республика Бурятия, Муйский р-н, окр. п. Таксимо, высота над ур. моря 516 м, открытая местность, луг Republic of Buryatia, Muisky district, near Taksimo village, elevation above sea level 516 m, open area, meadow
2	<i>S. jensiseensis</i>	Республика Бурятия, окр. г. Улан Удэ, высота над ур. моря 500 м, разреженный лес Buryatia, the vicinity of Ulan Ude, elevation above sea level 500 m m., sparse forest
3	<i>S. jensiseensis</i>	Республика Бурятия, Баргузинский р-н, с. Улюн, высота над ур. моря 490 м, скалистый склон юго-восточной экспозиции, разреженный лиственничный лес Republic of Buryatia, Barguzinsky district, Ulyun village, elevation above sea level 490 m, rocky slope of the southeast exposure, sparse larch forest
4	<i>S. jensiseensis</i>	Республика Бурятия, окр. г. Улан Удэ (ст. Комушка), высота над ур. моря 597 м, разнотравно-злаковая степь Republic of Buryatia, suburbs of Ulan Ude (Komushka), elevation above sea level 597 m, motley grass-grass steppe
5	<i>S. jensiseensis</i>	Приморский край, Ханкайский р-н, окр. п. Турый Рог, побережье о. Ханка Primorsky Territory, Khankaisky district, outskirts of Tury Rog village, coast of Lake Khanka
6	<i>S. repens</i> Patrin (смолевка ползучая)	Республика Бурятия, Курумканский р-н, улус Барагхан, заимка Куйтун, высота над ур. моря 495 м Republic of Buryatia, Kurumkansky district, Baraghan ulus, Kuitun settlement, elevation above sea level 495 m
7	<i>S. repens</i>	Республика Бурятия, Окинский р-н, база отдыха "Шумак", высота над ур. моря 1500 м, субальпийский луг Republic of Buryatia, Okinsky district, recreation center "Shumak", elevation above sea level 1500 m, subalpine meadow
8	<i>S. repens</i>	Приморский край, Лазовский р-н, окр. п. Заповедное, бухта Киевка Primorsky Territory, Lazovsky District, outskirts of Zapovednoye village, Kievka Bay
9	<i>Lychnis sibirica</i> L. (лихнис сибирский)	Республика Бурятия, окр. г. Улан Удэ, п. Верхняя Березовка, высота над ур. моря 500 м, сухой сосновый лес Republic of Buryatia, outskirts of Ulan Ude, Verkhnyaya Berezovka, elevation above sea level 500 m, dry pine forest
10	<i>Eremogone meyeri</i> (Fenzl) Ikonn. (еремогоне Мейера)	Республика Бурятия, Селенгинский р-н, высота над ур. моря 580 м, щебнистый склон Buryatia, Selenginsky district, height above sea level 580 m, detrital slope
11	<i>Stellaria longifolia</i> Muhl. ex Willd. (звездчатка длиннолистная)	Республика Бурятия, Заиграевский р-н, п. Онохой, высота над ур. моря 542 м, берег р. Уда Republic of Buryatia, Zaigraevsky district, Onokhoy village, elevation above sea level 542 m, the bank of the Uda River
12	<i>Stellaria dichotoma</i> L. (звездчатка развилистая)	Республика Бурятия, Иволгинский р-н, окр. п. Сотниково, высота над ур. моря 521 м, разнотравно-злаковая степь Republic of Buryatia, Ivolginsky district, outskirts of Sotnikovo village, elevation above sea level 521 m, motley grass-grass steppe
13	<i>Dianthus superbus</i> L. (гвоздика пышная)	Республика Бурятия, окр. г. Улан Удэ, п. Верхняя Березовка, высота над ур. моря 525 м, редкоствольный смешанный сосново-лиственничный лес Republic of Buryatia, outskirts of Ulan Ude, Verkhnyaya Berezovka, elevation above sea level 525 m, sparse mixed pine-larch forest

районах и окрестности г. Улан Удэ (ст. Комушка) – 3,5, 1,1 и 0,7% соответственно. Наименьший уровень содержания экидистероидов определен в образце из Приморского края – 0,4%.

Изучение состава экидистероидов в *S. repens* показало, что во всех образцах присутствует мажорный компонент экидистероидсодержащих видов – 20-гидроксиэкидизон, за исключением образца 6

Таблица 2. Состав и содержание экистероидов в изученных образцах Caryophyllaceae (% на абс. сух. сырье)
Table 2. Composition and content of ecdysteroids in the studied samples of Caryophyllaceae (% on dry weight basis)

№*	20-Гидроксиэклизон 20-Hydroxyecdysone	Эклизон Ecdysone	Птеростерон Pterosterone	2-Дезокси-20-гидроксиэклизон 2-deoxy-20-hydroxyecdysone	20-Гидроксиэклизон-2-ацетат 20-Hydroxyecdysone-2-acetate	2-Дезоксиэклизон 2-deoxyecdysone	Суммарное содержание экистероидов** Total content of ecdysteroids**
1	2.03 ± 0.01	0.06 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.25 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.42 ± 0.03	3.54 ± 0.06
2	0.32 ± 0.02	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.54 ± 0.03
3	0.64 ± 0.03	0.03 ± 0.01		0.05 ± 0.01	0.004 ± 0.001	0.13 ± 0.01	1.09 ± 0.01
4	0.61 ± 0.02			0.02 ± 0.01		0.02 ± 0.01	0.73 ± 0.01
5	0.21 ± 0.03			0.01 ± 0.01		0.03 ± 0.02	0.36 ± 0.02
6							
7	0.43 ± 0.03						0.68 ± 0.02
8	0.85 ± 0.03	0.06 ± 0.02					1.25 ± 0.03

Примечание: * – Нумерация образцов соответствует таковой в таблице 1; ** – суммарное содержание экистероидов, включая неидентифицированные, данные представлены в виде среднего арифметического и стандартной ошибки ($m \pm SEM$).
 Note: * – The numbering of samples corresponds to that in table 1; ** – total content of ecdysteroids, including unidentified, data are expressed as arithmetic mean and standard error ($m \pm SEM$).

из местности Куйтун, в котором не обнаружены и другие экистероиды. Следует отметить, что в образце из Приморского края дополнительно выявлен эклизон. Большее содержание экистероидов определено в растениях *S. repens* приморского происхождения – 1.2%, практически в 2 раза больше, чем в субальпийском образце из Бурятии.

В экстрактах видов *Lychnis sibirica* и *Stellaria dichotoma* обнаружены только минорные неидентифицированные экистероиды, тогда как в видах *Dianthus superbus*, *Eremogone meyeri* и *Stellaria longifolia* из Бурятии экистероиды не выявлены, аналогично, как и в образцах одноименных видов, произрастающих на Алтае [19, 20].

Ранее установлено, что растения *S. jensiseensis* алтайского происхождения содержали 20-гидроксиэклизон [20]. Как показано другими авторами, этот вид, помимо 20-гидроксиэклизона, 2-дезоксизэклизона, 2-деокси-20-гидроксиэклизона, интегристерона А, понастерона А, синтезирует дакрихайнанстерон [21], обнаруженный ранее только в 3 видах Asteraceae и Podocarpaceae [19, 13]. Согласно литературным данным [22], в *S. jensiseensis* в цветках и листьях содержится 4.21 мг/г и 1.65 мг/г 20-гидроксиэклизона, 0.79 мг/г 2-дезоксизэклизона в цветках и менее 0.01 мг/г в листьях, по 0.7 мг/г 2-деокси-20-гидроксиэклизона в этих же органах, в то время как в образцах *S. jensiseensis*, исследованных в настоящей работе, содержится значительно больше экистероидов.

В литературе [22] приводятся данные о выделении и идентификации 2-деокси-20-гидрок-

сизэклизона, 2-дезоксизэклизона, полиподина В, 20-гидроксиэклизона и интегристерона А в монгольских растениях *S. repens*, показано, что содержание экистероидов и флавоноидов – составляет 1.1 и 2.4% соответственно. Ранее сообщалось о присутствии экистероидов в видах *Lychnis sibirica* и *Stellaria dichotoma* [23–25].

На основании хроматографических и спектральных данных (табл. 3) в экстрактах *S. jensiseensis* выявлен ряд флавоноидов: виценин-2, ориентин, цинарозид и апигенин. Цинарозид обнаружен в двух образцах *S. jensiseensis* из Бурятии, его содержание больше в растениях, собранных в с. Улюн.

Во всех образцах *S. repens* обнаружен ориентин, в растениях из заимки Куйтун – виценин-2 и витексин, в образце из Приморского края – витексин. Характерной особенностью всех изученных видов рода *Silene* является наличие ориентина, причем большее содержание определено в приморском образце *S. repens*.

Наблюдается хемотаксономическое проявление состава фенольных соединений в родах семейства Caryophyllaceae. Как следует из данных табл. 3, состав фенольных соединений видов разных родов различается. Так, если для видов *Silene* и *Lychnis* свойственно присутствие ориентина, то в изученных видах других родов Caryophyllaceae – *Eremogone*, *Stellaria*, *Dianthus* он не обнаружен. Наиболее часто встречаемыми флавоноидами в видах *Lychnis sibirica*, *Stellaria longifolia*, *Stellaria dichotoma* и *Dianthus superbus*, являются витексин и изовитексин. В *Dianthus superbus* обнаружен ру-

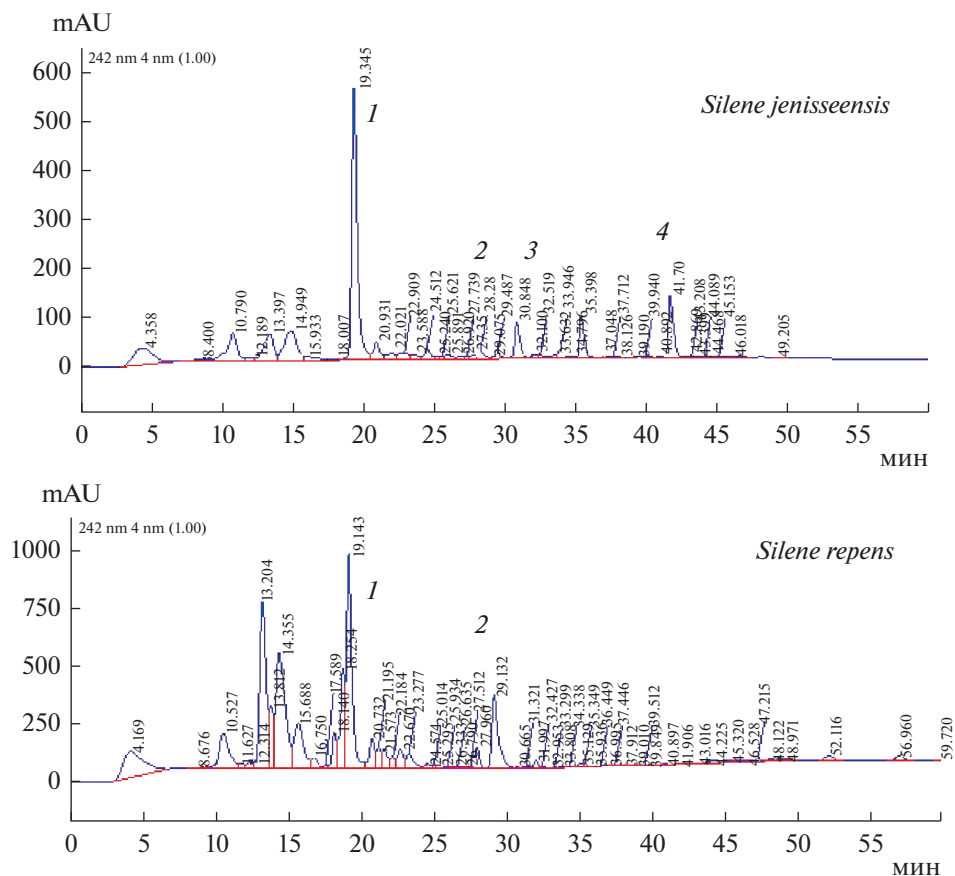


Рис. 1. ВЭЖХ этанольных экстрактов *Silene jenseensis* (Республика Бурятия, г. Улан Удэ) и *Silene repens* (Приморский край); 1 – 20-гидроксиэклидзон, 2 – эклидзон, 3 – 2-деокси-20-гидроксиэклидзон, 4 – 2-деоксиэклидзон.
Fig. 1. HPLC of ethanol extracts of *Silene jenseensis* (Republic of Buryatia, Ulan Ude) and *Silene repens* (Primorsky Territory) 1 – 20-hydroxyecdysone, 2 – ecdysone, 3 – 2-deoxy-20-hydroxyecdysone, 4 – 2-deoxyecdysone.

Таблица 3. Состав и содержание фенольных соединений в изученных образцах Caryophyllaceae (% на абс. сух. сырье)
Table 3. The composition and content of phenolic compounds in the studied samples of Caryophyllaceae (% on dry weight basis)

№*	Вицинин-2 Vicenin-2	Ориентин Orientin	Цинарозид Cynaroside	Витексин Vitexin	Изовитексин Isovitexin	Неидентифици- рованный флавоноид** Unidentified flavonoid**	Суммарное содержание Total content
1		0.53 ± 0.03				0.44 ± 0.04	2.36 ± 0.04
2	0.10 ± 0.02	0.13 ± 0.03	0.25 ± 0.03				1.14 ± 0.05
3	0.04 ± 0.01	0.17 ± 0.03	0.49 ± 0.03				2.23 ± 0.04
4		0.13 ± 0.02				0.33 ± 0.04	0.89 ± 0.03
5	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01				0.09 ± 0.01	0.53 ± 0.04
6	0.12 ± 0.02	0.12 ± 0.02		0.02 ± 0.01		0.53 ± 0.05	2.27 ± 0.04
7		0.67 ± 0.03				0.67 ± 0.04	2.94 ± 0.05
8		1.04 ± 0.03		0.25 ± 0.03		1.57 ± 0.04	4.10 ± 0.05
9	0.01 ± 0.01	0.10 ± 0.02		0.003 ± 0.001	0.29 ± 0.02	0.10 ± 0.02	1.94 ± 0.04
10	0.22 ± 0.02			0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.11 ± 0.01	1.16 ± 0.04
11				0.08 ± 0.01	0.27 ± 0.02	0.36 ± 0.04	4.57 ± 0.06
12				0.14 ± 0.02	0.002 ± 0.001	0.05 ± 0.01	1.64 ± 0.05
13				0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.69 ± 0.03

Примечание: * – Нумерация образцов соответствует таковой в таблице 1; ** – неидентифицированный флавоноид – t_R 13.5 мин, данные представлены в виде среднего арифметического и стандартной ошибки ($m \pm SEM$).
 Note: * – the numbering of samples corresponds to that in table 1; ** – unidentified flavonoid t_R 13.5 min. data are expressed as arithmetic mean and standard error ($m \pm SEM$).

тин. На основании совпадения времени удерживания и максимумов поглощения стандарта и пиков в экстрактах сделано предположение о присутствии байкалина в образце *S. repens* из Куйтуна и видах *Stellaria*, что требует дальнейшего подтверждения.

Методом ВЭЖХ обнаружен ряд других неидентифицированных флавоноидов с максимумами поглощения 271 и 331 нм, которые, по мнению В.Н. Дармограя, характерны для С-гликозидов флавонов [7]. Так, флавоноид с временем удерживания 13.3–13.5 мин является мажорным (рис., табл. 3) и выявлен в большинстве образцов Caryophyllaceae. Наибольшее содержание его установлено в *S. repens* из Приморского края – 1.6%.

Содержание ориентина колеблется в образцах *Silene* в интервале 0.02–1.0%, вицинина-2 в видах *Silene* и *Lychnis* – в интервале 0.01–0.1%, наибольшее оказалось в *Eremogone meyeri*. Уровни витексина в исследованных образцах варьируют в пределах 0.003–0.1%, изовитексина – 0.002–0.3%. Общее содержание флавоноидов с учетом неидентифицированных в образцах *Silene jensiseensis* колеблется в интервале 0.5–2.4%, в *S. repens* – 2.3–4.1%, наибольшие уровни отмечены в наземной части *Stellaria longifolia* (4.6%).

Таким образом, проведенный анализ позволил выявить перспективные образцы видов Caryophyllaceae. Установлены закономерности состава синтезируемых биологически активных веществ в разных родах Caryophyllaceae.

ВЫВОДЫ

1. ВЭЖХ анализ показал, что состав и содержание экистероидов различается в видах разных ро-

дов. В образцах вида *Silene jensiseensis* обнаружены 20-гидроксиэкизон, экизон, птеростерон, 2-дезокси-20-гидроксиэкизон, 20-гидроксиэкизон-2-ацетат, 2-дезоксидэкизон. В *S. repens* обнаружены 20-гидроксиэкизон и дополнительно экизон в приморском образце. В видах других родов – *Lychnis sibirica* и *Stellaria dichotoma* выявлены миорные неидентифицированные экистероиды.

2. Состав фенольных соединений, экистероидов и их содержание в одноименных видах *Silene* различаются в зависимости от места сбора. Наибольшим содержанием экистероидов отличается *Silene jensiseensis* (Муйский район, Республика Бурятия) и *Silene repens* (Приморский край).

3. Впервые установлено, что видам *Silene* и *Lychnis* свойственно присутствие ориентина и большинству исследованных образцов – неидентифицированного флавоноида с временем удерживания 13.3–13.5 мин, кроме того, наиболее часто выявляемым в роде *Silene* является вицинин-2, тогда как в других родах – витексин и изовитексин.

4. Наибольшим содержанием флавоноидов характеризуются *Stellaria longifolia* (Заиграевский район, Республика Бурятия) и *Silene repens* (Приморский край).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Лаборатории флористики и геоботаники БНЦ СО РАН О.А. Аненхинову и Т.Д. Пыхаловой за помощь в определении изученных видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Greuter W. 1995. *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification. – Taxon. 44: 543–581. <https://doi.org/10.2307/1223499>
- Tutin T.G., Burges N.A., Chater A.O., Edmondson J.R., Heywood V.H., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1993. *Silene* L. – Flora Europea, ed. 2. Cambridge. 1: 191–218.
- Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae – Limoniaceae. 1985. Л. 460 с.
- Mamadaliyeva N.Z., Lafont R., Wink M. 2014. Diversity of Secondary Metabolites in the Genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) – Structures, Distribution, and Biological Properties. – Diversity. 6: 415–499. <https://doi.org/10.3390/d6030415>
- Зибарева Л.Н. 2009. Фитоэкистероиды семейства Caryophyllaceae. – Сибирский экологический журнал. 5: 753–764. https://www.sibran.ru/journals/issue.php?ID=120627&ARTICLE_ID=129606
- Zibareva L., Yeriomina V.I., Munkhjargal N., Girault J.P., Dinan L., Lafont R. 2009. The Phytoecdysteroid Profiles of 7 Species of *Silene* (Caryophyllaceae). – Archives of insect biochemistry and physiology. 72(4): 234–248. <https://doi.org/10.1002/arch.20331>
- Darmograj V. 1977. Flavonoids of plants of the genera *Silene* and *Orites*, family Caryophyllaceae. – Chemistry of Natural Compounds. 13: 102–103. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00566187>
- Дармограй С.В., Фурса Н.С., Дармограй В.Н. 2009. Некоторые результаты изучения видов рода володырник (*Cucubalus* L.) семейства Caryophyllaceae Juss. – В сб.: Труды Рязанского отделения русского ботанического общества. Вып. 1: Флора и растительность. С. 141–142.
- Boğa M. 2017. Chemical Constituents, Cytotoxic, Antioxidant and Cholinesterases Inhibitory Activities of *Silene compacta* (Fischer) Extracts. – Marmara Pharm. J. 21(3): 445–454. <https://doi.org/10.12991/marupj.306789>
- Richardson M. 1978. Flavonols and C-Glycosyl flavonoids of the Caryophyllales. – Biochem. Syst. Ecol. 6(4): 283–286. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(78\)90046-7](https://doi.org/10.1016/0305-1978(78)90046-7)

11. Chopin M.J., Bouillant M.L., Wagner H., Galle K. 1974. Endgültige Struktur von Schaftosidaus *Silene schafta*. – Phytochemistry. 13: 2583–2586. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)86940-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)86940-X)
12. Olennikov D.N. 2019. Ecdysteroids, flavonoids, and phenylpropanoids from *Silene nutans*. – Chemistry of Natural Compounds. 55(1): 127–130. <https://doi.org/10.1007/s10600-019-02632-8>
13. Дармограй С.В., Филиппова А.С., Ерофеева Н.С., Афанасьев А.А., Дармограй В.Н. 2017. Фитохимическое изучение некоторых полифенольных и стероидных соединений отдельных видов растений родов *Cerastium* L., *Arenaria* L., *Stellaria* L., *Allochrysa* Bunge ex Boiss. Семейства гвоздичные (Caryophyllaceae Juss.). – Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 12: 54–58. <https://applied-research.ru/ru/article/view?id=11962>
14. Бхаскаран С., Вишвараман М. Композиция для лечения аутоиммунных заболеваний и способы, связанные с ней: Пат. 2575585, № 2013153238/15; Заявл. 10.06.15; Опубл. 20.02.16, Бюл. № 5.
15. Islam M.N., Ishita I.J., Jung H.A., Choi J.S. 2014. Vicenin 2 isolated from *Artemisia capillaris* exhibited potent anti-glycation properties. – Food Chemical Toxicol. 69: 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2014.03.042>
16. Зибарева Л.Н., Балтаев У.А., Свиридова Т.П., Саатов З., Абубакиров Н.К. 1995. Виды рода *Lychnis* L. - перспективные источники экдистероидов. – Растительные ресурсы. 31(4): 1–9.
17. Зибарева Л.Н. 2012. Фитоэкдистероиды растений семейства Caryophyllaceae. Saarbrücken. 195 с.
18. Высочина Г.И. 2004. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. – Нск. 240 с.
19. *The Ecdysone Handbook*. <http://ecdybase.org>
20. Ревина Т.А., Ревушкин А.С., Ракутин А.В. 1988. Экдистероидсодержащие виды во флоре Горного Алтая. – Растительные ресурсы. 4: 565–570.
21. Olennikov D.N., Kashchenko N.I. 2017. Phytoecdysteroids from *Silene jensiseensis*. – Chem. Nat. Compd. 53(6): 1199–1201. <https://doi.org/10.1007/s10600-017-2239-1>
22. Munkhzhargal N., Zibareva L.N., Lafont R., Pribytkova L.N., Pisareva S.I. 2010. Investigation of Ecdysteroid Content and Composition of *Silene repens* Indigenous in Mongolia and Introduced into Western Siberia. – Russ. J. Bioorg. Chem. 36(7): 923–928. <https://doi.org/10.1134/S1068162010070216>
23. Zibareva L., Volodin V., Saatov Z., Savchenko T., Whiting P., Lafont R., Dinan L. 2003. Distribution of phytoecdysteroids in the Caryophyllaceae. – Phytochemistry. 64(2): 499–517. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(03\)00376-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(03)00376-5)
24. Дармограй С.В., Ерофеева Н.С., Филиппова А.С., Дубоделова Г.В., Морозова В.А. 2016. Исследование химического состава звездчатки вильчатой (*Stellaria dichotoma* L.). – Наука молодых – Eruditio Juvenium. 4: 60–64. <https://doi.org/10.23888/HMJ2016460-64>
25. Novozhilova E., Rybin V., Gorovoy P., Gavrilenko I., Doudkin R. 2015. Phytoecdysteroids of the East Asian Caryophyllaceae. – Pharmacogn. Mag. 11(42 – Suppl. S1): 225–230. <https://doi.org/10.4103/0973-1296.157746>

Ecdysteroids and Phenolic Compounds in Some Caryophyllaceae Species

L. N. Zibareva^{a,*}, E. S. Filonenko^a, E. A. Kasterova^a, T. P. Antsupova^b,
G. B. Endonova^b, S. V. Nesterova^c

^aTomsk State University, Siberian Botanical garden, Tomsk, Russia

^bEast-Siberian state University of technology and management, Ulan-Ude, Russia

^cBotanical garden-Institute Fed RAS, Vladivostok, Russia

*e-mail: zibareva.lara@yandex.ru

Abstract—The component composition of ecdysteroids and phenolic compounds in seven species (13 samples) of the family Caryophyllaceae Juss. was studied. Biologically active substances were determined using Shimadzu LC – 20AD HPLC (Japan) equipped with diode array detector and PerfectSil Target ODS-3 HPLC Column. Two eluents were used: eluent A – mixture of acetonitrile, isopropyl alcohol (5 : 2 v/v) and eluent B – 0.1% trifluoroacetic acid. For identification, standard samples of phenolic compounds (Sigma-Aldrich, Lachema; purity ≥95.0%) and internal standards of ecdysteroids were used. It was established that the composition and content of ecdysteroids and flavonoids in *Silene jensiseensis* Willd. and *Silene repens* Patr. from different areas of Buryatia and the Far East differ. Within characteristic secondary metabolites of *S. jensiseensis* were found 20-hydroxyecdysone, 2-deoxyecdysone, ecdysone, orientin. The major ecdysteroid – 20-hydroxyecdysone was absent in the samples obtained from *Lychnis sibirica* L., *Stellaria dichotoma* L., *Dianthus superbus* L., *Eremogone meyer* (Fenzl) Ikonn., *Stellaria longifolia* Muhl. ex Willd and in the sample of *S. repens* from Buryatia (Kuitun). A higher content of ecdysteroids was determined in *S. jensiseensis* from Buryatia (3.54%) and *S. repens* from Primorsky Territory (1.25%). It was shown that the highest flavonoid content was observed in *Stellaria longifolia* – 4.57%. Orientin is characteristic for the studied species of the genera *Silene* L. and *Lychnis* L., whereas for other genera – vitexin and isovitexin.

Keywords: *Silene* L., *Lychnis* L., *Eremogone* Fenzl, *Stellaria* L., *Dianthus* L., Caryophyllaceae, ecdysteroids, phenolic compounds, flavonoids, HPLC

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to O.A. Anenkhonov and T.D. Pykhalova (Laboratory of Floristics and Geobotany, BSC SB RAS) for their assistance in plant species identification.

REFERENCES

1. Greuter W. 1995. *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification. — Taxon. 44(4): 543–581. <https://doi.org/10.2307/1223499>
2. Tutin T.G., Burges N.A., Chater A.O., Edmondson J.R., Heywood V.H., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1993. *Silene* L. — In: Flora Europaea, ed. 2. Vol. 1. Cambridge. P. 191–218.
3. [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition and use. Families Magnoliaceae – Limoniaceae]. 1985. Leningrad. 460 p. (In Russian)
4. Mamadalieva N.Z., Lafont R., Wink M. 2014. Diversity of Secondary Metabolites in the Genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) — Structures, Distribution, and Biological Properties. — Diversity. 6(3): 415–499. <https://doi.org/10.3390/d6030415>
5. Zibareva L.N. 2009. Phytoecdysteroids of Caryophyllaceae Juss. — Contemporary Problems of Ecology. 5: 753–764. http://sibran.ru/en/journals/issue.php?ID=120627&ARTICLE_ID=129606 (In Russian)
6. Zibareva L.N., Yeriomina V.I., Munkhzhargal N., Girault J.P., Dinan L., Lafont R. 2009. The Phytoecdysteroid Profiles of 7 Species of *Silene* (Caryophyllaceae). — Arch. Insect Biochem. Physiol. 72(4): 234–248. <https://doi.org/10.1002/arch.20331>
7. Darmograi V. 1977. Flavonoids of plants of the genera *Silene* and *Orites*, family Caryophyllaceae. — Chem. Nat. Compd. 13(1): 102–103. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00566187>
8. Darmogray S.V., Fursa N.S., Darmogray V.N. 2009. [Some results of the study of species of the genus *Cucubalus* L. of the family Caryophyllaceae Juss.]. — In: Trudy Ryazanskogo otdeleniya russkogo botanicheskogo obshchestva. Vyp. 1: Flora i rastitelnost. P. 141–142. (In Russian)
9. Boğa M. 2017. Chemical Constituents, Cytotoxic, Antioxidant and Cholinesterases Inhibitory Activities of *Silene compacta* (Fischer) Extracts. — Marmara Pharm. J. 21(3): 445–454. <http://dx.doi.org/10.12991/marupj.306789>
10. Richardson M. 1978. Flavonols and C-Glycosyl flavonoids of the Caryophyllales. — Biochem. Syst. Ecol. 6(4): 283–286. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(78\)90046-7](https://doi.org/10.1016/0305-1978(78)90046-7)
11. Chopin M.J., Bouillant M.L., Wagner H., Galle K. 1974. Endgültige Struktur von Schaftosidaus *Silene schafta*. — Phytochemistry. 13(11): 2583–2586. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)86940-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)86940-X)
12. Olennikov D.N. 2019. Ecdysteroids, flavonoids, and phenylpropanoids from *Silene nutans*. — Chem. Nat. Compd. 55(1): 127–130. <https://doi.org/10.1007/s10600-019-02632-8>
13. Darmogray S.V., Filippova A.S., Erofeeva N.S., Afanas'ev A.A., Darmogray V.N. 2017. [Phytochemical study of some polyphenolic and steroid compounds of certain plant species of the genera *Cerastium* L., *Arenaria* L., *Stellaria* L., *Allochrysa* Bunge ex Boiss. of Caryophyllaceae Juss. family]. Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamentalnykh issledovaniy. 12(1): 54–58. <https://applied-research.ru/ru/article/view?id=11962> (In Russian)
14. Bkhaskaran S., Vishvaraman M. [Composition for treatment of autoimmune diseases and related methods]: Pat. 2575585, №. 2013153238/15; Claim 06.10.15; Publ. 02.20.16, Bull. № 5. (In Russian)
15. Islam M.N., Ishita I.J., Jung H.A., Choi J.S. 2014. Vicenin 2 isolated from *Artemisia capillaris* exhibited potent anti-glycation properties. — Food Chemical Toxicol. 69: 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2014.03.042>
16. Zibareva L.N., Baltaev U.A., Sviridova T.P., Caatov Z., Abubakirov N.K. 1995. Species of the genus *Lychnis* L. — promising source of ecdysteroids. — Rastitelnye resursy. 31(4):1–9. (In Russian).
17. Zibareva L.N. 2012. [Phytoecdysteroids of plants of the family Caryophyllaceae]. Saarbrücken. 195 p. (In Russian)
18. Vysochina G.I. 2004. [Phenolic compounds in systematics and phylogeny of the family Polygonaceae Juss.]. Novosibirsk. 240 p. (In Russian)
19. Lafont R., Harmatha J., Marion-Poll F., Dinan L., Wilson I.D. The Ecdysone Handbook. <http://ecdybase.org>
20. Revina T.A., Revushkin A.S., Rakin A.V. 1988. [Ecdysteroid-containing species in the flora of the Altai Mountains]. — Rastitelnye resursy. 24(4): 565–570. (In Russian)
21. Olennikov D.N., Kashchenko N.I. 2017. Phytoecdysteroids from *Silene jennisensis*. Chem. Nat. Compd. 53(6): 1199–1201. <https://doi.org/10.1007/s10600-017-2239-1>
22. Munkhzhargal N., Zibareva L.N., Lafont R., Pribytkova L.N., Pisareva S.I. 2010. Investigation of Ecdysteroid Content and Composition of *Silene repens* Indigenous in Mongolia and Introduced into Western Siberia. — Russ. J. Bioorg. Chem. 36(7): 923–928. <https://doi.org/10.1134/S1068162010070216>
23. Zibareva L., Volodin V., Saatov Z., Savchenko T., Whiting P., Lafont R., Dinan L. 2003. Distribution of phytoecdysteroids in the Caryophyllaceae. — Phytochemistry. 64(2): 499–517. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(03\)00376-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(03)00376-5)
24. Darmogray S.V., Erofeeva N.S., Filippova A.S., Dubodelova G.V., Morozova V.A. 2016. The research of chemical substances from plant *Stellaria dichotoma* L. — Nauka molodykh — Eruditio Juvenium. 4: 60–64. <https://doi.org/10.23888/HMJ2016460-64> (In Russian)
25. Novozhilova E., Rybin V., Gorovoy P., Gavrilenko I., Doudkin R. 2015. Phytoecdysteroids of the East Asian Caryophyllaceae. — Pharmacognosy Magazine. 11(42–1): 225–230. <https://doi.org/10.4103/0973-1296.157746>

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ
РАСТЕНИЙ

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ЛИСТЬЯХ И СОЦВЕТИЯХ
SPIRAEA MEDIA (ROSACEAE) В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ
И В КУЛЬТУРЕ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

© 2020 г. Т. И. Ширшова¹, *, А. Н. Смирнова¹, И. В. Бешлей¹

¹Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

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

Поступила в редакцию 16.01.2020 г.

После доработки 29.02.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Проведены исследования экстрактов листьев и соцветий растений-интродуцентов *Spiraea media* Franz Schmidt из коллекции Ботанического сада Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук и природной популяции из Усть-Куломского района Республики Коми на содержание биологически активных веществ: сквалена, нейтральных липидов и их жирнокислотного состава. Наиболее высокое содержание нейтральных липидов обнаружено в листьях (6.5% сухой массы) и соцветиях (4.5%) растения-интродуцента, минимальное – в природном образце из Усть-Куломского района (3.9 и 2.6% сухой массы соответственно). Преобладающими по содержанию, как в листьях, так и в соцветиях являются пальмитиновая (С16:0) и линоленовая (С18:3Δ9,12,15) кислоты. Во всех случаях, за исключением природного образца, преобладают предельные кислоты. Отмечено довольно высокое содержание таких редко встречающихся кислот, как непредельные вакценовая и гадолеиновая и предельных – бегеновая и лигноцереновая, содержание которых в нейтральных липидах листьев и соцветий достигает 6.7 и 11.7% соответственно. Содержание сквалена во всех образцах незначительно, более высокое обнаружено в соцветиях *S. media* из природной популяции (0.12% массы липидов), минимальное – в листьях и соцветиях (0.05/0.05%) интродуцента из Сыктывдинского района.

Ключевые слова: *Spiraea media*, нейтральные липиды, высшие жирные кислоты, сквален

DOI: 10.31857/S0033994620020089

Спирея средняя *Spiraea media* Franz Schmidt – единственный вид из рода спирея *Spiraea* L., произрастающий на территории Республики Коми [1]. Род спирея относится к семейству розоцветных Rosaceae и насчитывает около 100 видов, распространенных в основном во флоре умеренной зоны Северного полушария. На территории России в естественных условиях встречается 22 вида [2, 3].

Одним из основных достоинств видов этого рода являются декоративные качества, благодаря чему они используются для озеленения городов, поселков и территорий промышленных предприятий.

Исследователями отмечено, что виды рода спирея устойчивы к засухе и холоду [4–6], хорошо переносят заморозки весной и осенью, неприхотливы к почвенным условиям и могут быть успешно выращены в северных регионах России [11, 12]. Кроме того они хорошо адаптируются к городской среде [8–10] и являются одними из лучших лиственных растений, снижающих шумовой фон в городе [7]. Исследования, проведенные в

Ботаническом саду Института общей и экспериментальной биологии АН Монголии, посвященные изучению интродукции спиреи средней, показали ее способность к выживанию и возможность культивирования в городских условиях Улан-Батора [13]. В озеленении г. Сыктывкара и других городов Коми Республики спирея встречается редко.

Spiraea media – бореальный евроазиатский вид, представляющий собой декоративный и медоносный ветвистый кустарник с округлой кроной и ярко-зелеными листьями, высотой 1–2 м. Родиной спиреи считают Юго-Восточную Европу, Сибирь, север Средней Азии. Наиболее распространены виды этого рода в долинах рек и ручьев, по склонам пойменных грив, произрастают группами на лесных опушках, облесенных склонах, а также на лугах. Часто встречаются на песчано-галечниковых берегах, обнажениях коренных пород (известняков). Реже и в небольших количествах растут в подлеске смешанных лиственных, еловых и сосновых травянистых лесов [1].

В последние годы род спирея привлекает внимание ученых как источник целого набора биологически активных веществ, проявляющих высокую антиоксидантную активность (АОА), которые издавна используются в народной медицине [14, 15]. Изучению биологически активных веществ видов рода *Spiraea* посвящен ряд публикаций отечественных авторов, среди которых лидируют исследования фенольных соединений [16, 17]. К изучению биологической активности видов рода *Spiraea* обращались и зарубежные исследователи [18, 19].

Результаты исследования девяти видов рода *Spiraea*, произрастающих на территории Дальнего Востока России, показали, что листья и соцветия всех исследованных растений обладают антиоксидантной активностью. При этом показатели АОА водных экстрактов листьев и соцветий спирей в большинстве случаев выше, чем водно-спиртовых. По предположению авторов, в растениях рода спирея содержатся большей частью водорастворимые антиоксиданты, которые легко переходят в раствор, придавая ему лекарственные свойства [15].

Фармакологические свойства спиреи средней *S. media* и спиреи иволистной *S. salicifolia* изучены лучше, чем других видов. Им свойственны антибактериальная, антигельминтная, жаропонижающая, противовоспалительная активность, что, по мнению авторов, может быть связано с высоким содержанием катехинов [15, 20]. Катехины относятся к уникальным природным антиоксидантам, которые обладают антибактериальными свойствами, препятствуют повреждению и разрушению клеток, тем самым замедляя старение организма и способствуя профилактике онкологических заболеваний. Самое высокое содержание катехинов обнаружено в соцветиях *S. media* var. *media* – 5.7%. В листьях этого растения их значительно меньше – 1.5% [15]. Кроме того в листьях и соцветиях этих видов найдены флавоноиды и фенолкарбоновые кислоты [16, 21].

В коллекции дендрария Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН представлено более 40 видов рода *Spiraea*, форм и сортов разного географического происхождения и возраста [22, 23]. Подробно изучено два многолетних образца *Spiraea media*. Растения изучаются по методике фенологических наблюдений, разработанной в Главном ботаническом саду [24, 25].

Целью наших исследований было сравнительное изучение содержания биологически активных веществ – сквалена, липидов и входящих в них высших жирных кислот в листьях и соцветиях растений-интродуцентов *Spiraea media* и природного образца из Усть-Куломского р-на Республики Коми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – культивируемые в дендрарии Ботанического сада растения *S. media* и природный образец из Усть-Куломского р-на Республики Коми (левый берег верхнего течения р. Вычегда, в 250 км к северо-востоку от г. Сыктывкар: 62°04' с.ш., 54°17' в.д.), относящегося к подзоне средней тайги [26].

Первые растения были привлечены к интродукции в 1938 г. саженцами из Сыктывдинского р-на (табл. 1, обр. 2). Высота растений до 1.9 м, диаметр кроны до 1.6 м. Вегетационный период длится с середины мая до середины сентября. Обильное цветение наблюдается с начала июня, средняя продолжительность цветения 12 дней. Семена созревают в конце августа.

Второй образец (табл. 1, обр. 3) привлечен к интродукции в 2008 г. саженцами из Интинского р-на, который находится в 665 км к северо-востоку от г. Сыктывкар (географические координаты: 66°02' с.ш., 60°08' в.д.). Высота растений до 1 м, диаметр кроны – до 0.6 м. Небольшие размеры растений этого образца, вероятно, связаны с их интродукцией из северного района республики и более молодым возрастом. Вегетационный период длится с середины мая до середины сентября. Цветение этого образца начинается немного раньше, в конце мая – начале июня. Средняя продолжительность цветения 14 дней. Семена созревают в конце августа. На более рыхлом грунте у этого образца отмечен самосев. Зимостойкость обоих образцов оценивается в I балл [23].

Период цветения растений непродолжительный – 12–14 дней, но оно дружное и обильное, что свидетельствует об их высоких декоративных качествах и привлекает большое количество насекомых-опылителей. Продолжительность цветения составляет от 9 (обр. 2) до 11% (обр. 3) от периода вегетации.

Растительный материал для биохимического анализа собирали в 2019 г. в фазе массового цветения. В сухую погоду срезали верхушки побегов (листья и соцветия), сушили под навесом в отсутствие солнечного света. Для сравнения в табл. 1 приведены данные для растения-интродуцента (обр. 4), и природного образца из Усть-Куломского р-на (обр. 5), которые были собраны летом 2018 г. в фазе массового цветения [27].

Липидные фракции извлекали трехкратной экстракцией гексаном при комнатной температуре и постоянном перемешивании. Гексановые экстракты объединяли, фильтровали через складчатый фильтр с безводным сульфатом натрия и упаривали в вакууме при температуре не выше 40 °С до полного удаления растворителя. Определяли массу полученных маслообразных остатков гравиметрическим методом (табл. 1).

Таблица 1. Содержание биологически активных веществ в листьях (числитель) и соцветиях (знаменатель) *Spiraea media*
Table 1. The content of biologically active substances in leaves (numerator) and inflorescences (denominator) of *Spiraea media*

Номер образца Sample number	Происхождение исходного образца Origin of the original sample	Дата сбора материала, фенофаза Date of collection of the material, phenological phase	Масса сухого вещества (г) Dry weight (g)	Содержание нейтральных липидов Content of neutral lipids		Содержание сквалена в нейтральных липидах Content of squalene in neutral lipids	
				мг, mg	%	мг, mg	%
1	Природная популяция, Усть-Куломский р-он Республики Коми Natural population, Ust-Kulom district of the Republic of Komi	Массовое цветение 12.06.2019 Mass blooming	21/24	810/630	3.9/2.6	0.3/0.8	0.04/0.12
2	БС, интродуцент 1938 г., местная флора, Сыктывдинский р-он Республики Коми (саженцы) Botanical garden, introduced in 1938 from local flora, Syktyvdiin district of Republic of Komi (nursery transplants)	Массовое цветение 07.06.2019 Mass blooming	13/7	780/310	6.5/4.5	0.4/0.2	0.05/0.05
3	БС, интродуцент 2008 г., местная флора, Интинский р-он Республики Коми Botanical garden, introduced in 2008 from local flora, Intin district of the Republic of Komi	07.06.2019 Массовое цветение Mass blooming	12/11	590/400	4.9/3.7	0.2/0.4	0.03/0.09
4*	БС, интродуцент 1938 г., местная флора, Сыктывдинский р-он Республики Коми (саженцы) Botanical garden, introduced in 1938 from local flora, Syktyvdiin district of the Republic of Komi (nursery transplants)	22.06.2018 Массовое цветение Mass blooming	2.1/1.7	94/54	4.5/3.2	0.1/0.1	0.09/0.14
5*	Природная популяция, Усть-Куломский р-он Республики Коми Natural population, Ust-Kulom district of the Republic of Komi	30.06.2018 Массовое цветение Mass blooming	0.3/0.6	18.3/9.0	5.4/1.6	0.002/0.0002	0.004/0.04

Примечание: * см. статья Т.И. Ширишовой и др., 2019 [27].
 Note: * See: Shirishova et al., 2019 [27].

Жирнокислотный состав липидов устанавливали методом газо-жидкостной хроматографии метиловых эфиров жирных кислот (МЭЖК), входящих в их состав. Метилирование проводили в запаянных ампулах по модифицированному методу [28], для чего 10 мг анализируемого образца выдерживали в запаянной ампуле в 5 мл 1.5%-ного метанольного раствора концентрированной серной кислоты в течение 1 ч при 105 °С. Содержимое вскрытых после охлаждения ампул выливали в пробирки с притертыми пробками, добавляли 3–6 мл дистиллированной воды и проводили трехкратную экстракцию 3 мл гексана. После расслоения смеси осторожно отбирали гексановую фракцию, сушили фильтрацией через слой безводного сульфата натрия и упаривали на роторном испарителе. Анализ проводили в Центре коллективного пользования “Хроматография” Института биологии КНЦ УрО РАН на газовом хроматографе Кристалл 2000 М (Россия) с пламенно-ионизационным детектором. МЭЖК разделяли в изотермическом режиме при температуре термостата 200 °С на кварцевой капиллярной колонке (TR-WAX, Thermo-Electron США, 30 м × 0.2 мм × 0.25 мкм). Газ-носитель – гелий, чистота 99.99%. Скорость потока газа-носителя через колонку 0.6 мл/мин, деление потока – 1 : 50. Расход вспомогательных газов: водород – 20 мл/мин, воздух – 200 мл/мин. Температура испарителя и детектора 250 °С. Регистрацию и обработку хроматограмм осуществляли с помощью системы сбора и обработки хроматографических данных “Хроматэк” (Кристалл, Россия). Идентификацию МЭЖК проводили методом хромато-масс-спектрометрии на приборе Finnigan Trace DSQ Thermo-Electron (США). Данные, приведенные в таблицах, представляют результат анализа одного усредненного биологического образца.

Определение содержания сквалена в нейтральных липидах осуществляли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) в изократическом режиме на хроматографе Smartline (Knauer, Германия). Колонка Nucleosil 5-C18, 5 мкм, 250 × 4 мм, термостат колонки 40 °С, объем петли дозирования 20 мкл, элюент – ацетонитрил, расход 1.5 мл/мин, детектирование при 218 нм. Концентрацию сквалена в гексановых экстрактах рассчитывали с использованием программы ClarityChrom методом внешнего стандарта по площади пика. В качестве стандарта для калибровки использовали Squalene (98%, Sigma, Australia). Перед анализом образцы очищали на концентрирующем патроне Диапак Силикагель. Пробу вводили в ацетонитриле.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Липиды лекарственных растений представляют важную группу биологически активных ве-

ществ. Ранее сведений о содержании их в растениях рода *Spiraea* мы в литературе не обнаружили. Проведенные нами исследования экстрактов листьев и соцветий девяти представителей рода *Spiraea* L. из коллекции Ботанического сада и природной популяции позволили впервые охарактеризовать содержание в них трех групп биологически активных веществ: нейтральных липидов, сквалена, сапонинов [27]. Было обнаружено, что наибольшие количества нейтральных липидов накапливаются в листьях *S. media*. В соцветиях растений этого вида из природной популяции найдено относительно более высокое содержание сквалена по сравнению с другими исследованными видами (табл. 1, обр. 4, 5). У большинства видов (*S. humilis*, *S. beauverdiana*, *S. corymbosa*, *S. salicifolia*, *S. latifolia*, *S. media*) максимальное количество суммы экстрактивных веществ, содержащих сапонины, обнаружено в соцветиях (от 1.8 до 8.1% сухой массы), самое высокое – в листьях и соцветиях *S. betulifolia* (7.1 и 7.2% соответственно). В листьях всех видов, за исключением *S. betulifolia*, найдено от 0.8 (*S. salicifolia*) до 3.0% (*S. media*) сапонинсодержащих веществ [27].

Многолетние исследования *S. media*, единственного вида рода *Spiraea*, встречающегося в природе на территории Республики Коми и впервые интродуцированного в Ботаническом саду в 1938 г., позволили выявить особенности его биологии в условиях культивирования на Севере. Сезонный ритм развития, высокая зимостойкость, декоративные качества, показатели цветения, плодоношения, семенного размножения, долговечность, свидетельствуют о высоком адаптационном потенциале вида и позволяют рекомендовать его для более широкого использования в декоративном садоводстве Республики [23, 25].

Показатели количества нейтральных липидов в гексановых экстрактах листьев и соцветий лежат в диапазоне соответственно от 3.9 до 6.5% и от 1.6 до 4.5% массы сухого сырья (табл. 1). Максимальное содержание найдено в листьях и соцветиях растения-интродуцента (обр. 2), минимальное – в природном образце из Усть-Куломского района.

В липидах, выделенных из листьев и соцветий, преобладающими по содержанию являются пальмитиновая (С16:0) и линоленовая (С18:3Δ9,12,15) кислоты. В листьях количество предельной пальмитиновой кислоты лежит в интервале 35–44% суммы основных кислот, линоленовой 26–32% (табл. 2). Суммарное содержание предельных кислот в листьях (53–64%) значительно превышает содержание непредельных кислот (36–47%). В соцветиях количество предельных кислот более значительно (56–81%), чем в листьях.

Следует обратить внимание на присутствие в этом растении таких непредельных кислот, как

Таблица 2. Содержание основных высших жирных кислот в нейтральных липидах листьев (числитель) и соцветий (знаменатель) *Spiraea media* (% общей суммы)**Table 2.** The content of basic higher fatty acids in neutral lipids from *Spiraea media* leaves (numerator) and inflorescences (denominator) (% of total)

Название кислоты Acid	Номер образца Sample number		
	1	2	3
Лауриновая (C12:0) Lauric acid	0.4/2.7	0.3/2.6	0.3/2.5
Миристиновая (C14:0) Myristic acid	6.4/6.5	5.2/6.5	7.4/6.1
Пентадециловая (пентадекановая) C15:0 Pentadecyl acid	0.3/1.5	0.2/1.2	0.1/0.7
Пальмитиновая (C16:0) Palmitic acid	35.0/32.0	38.0/51.0	44.0/38.0
Пальмитолеиновая (C16:1Δ9) Palmitoleic acid	0.3/0.4	0.2/0.2	0.2/0.3
Маргариновая (гептадекановая) C17:0 Margaric acid	0.2/0.3	0.2/0.4	0.2/0.3
Стеариновая (C18:0) Stearic acid	1.5/3.6	1.4/4.2	1.4/3.8
Олеиновая (C18:1Δ9) Oleic acid	4.8/3.1	3.6/4.3	3.0/3.0
Вакценовая (C18:1Δ11) Vaccenic acid	0.2/0.4	0.2/0.6	0.2/0.4
Линолевая (C18:2Δ9,12) Linolic acid	8.0/12.0	10.0/7.7	6.9/9.7
Линоленовая (C18:3Δ9,12,15) Linolenic acid	32.0/28.0	32.4/6.1	26.0/21.2
Арахидиновая (C20:0) Arachic acid	4.1/2.1	2.3/3.5	3.6/3.5
Гадолеиновая (цисэйкозеновая) C20:1Δ11 Gadoleic acid	0.4/0.3	0.3/0.6	0.2/0.3
Бегеновая (докозановая) C22:0 Begen (docosan) acid	3.8/4.2	2.6/7.1	3.6/6.2
Лигноцерининовая (тетракозановая) C24:0 Lignoceric (tetracosanoic) acid	2.8/2.8	3.0/4.8	3.1/4.0
Суммарное содержание предельных кислот Total content of saturated acids	54.5/55.7	53.2/80.5	63.7/65.0
Суммарное содержание непредельных кислот Total content of unsaturated acids	45.5/44.3	46.8/19.5	36.3/35.0

Примечание: номера образцов соответствуют приведенным в табл. 1.
Note: sample numbers correspond to those given in table 1.

вакценовая C18:1Δ11 и гадолеиновая (*цис*-эйкозеновая) C20:1Δ11. Их суммарное содержание в образцах 1–3 в листьях составляет соответственно 0,6, 0,5, 0,4%, в соцветиях – 0,8, 1,2, 0,7%. Кроме того в образцах выявлено довольно высокое содержание таких редко встречающихся предельных кислот, как бегеновая (докозановая) C22:0 и лигноцериновая (тетракозановая) C24:0, суммарное содержание которых в листьях достигает 6,6, 5,6, 6,7%, в соцветиях 7,0, 11,9, 10,2% соответственно. Наибольшее содержание предельных и, соответственно, наименьшее – непредельных кислот обнаружено в растении-интродуценте из Интинского района (обр. 3), в основном за счет значительного меньшего содержания линоленовой кислоты.

Сквален – природный ненасыщенный углеводород тритерпенового ряда в последние годы привлекает внимание ученых и медиков благодаря своему мощному противоопухолевому действию [29]. В настоящее время это вещество активно применяют в качестве иммуностимулятора [30], а также в качестве эффективного противоопухолевого средства [31]. Он признан важнейшим компонентом, выполняющим в организме человека роль регулятора липидного и стероидного обмена [32, 33].

Содержание сквалена в липидных фракциях изученных нами ранее семи видов спиреи из коллекции Ботанического сада очень низкое, однако, он содержится во всех образцах. Наибольшее количество сквалена обнаружено в листьях спиреи иволистной *S. salicifolia* (0,16% массы нейтральных липидов) и в соцветиях спиреи средней *S. media* (0,14%) [27]. В растениях сбора 2019 г. максимальное содержание сквалена (0,12% нейтральных липидов) также было обнаружено в соцветиях (табл. 2, обр. 1). В листьях всех образцов содержание сквалена ниже, чем в соцветиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые выполненное исследование содержания ряда биологически активных веществ в листьях и соцветиях растений *S. media* из коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН и из природной популяции из Усть-Куломского района Республики Коми показало максимальное содержание нейтральных липидов

в листьях и соцветиях растения-интродуцента, минимальное – в природном образце. В липидах как листьев, так и соцветий преобладающими по содержанию являются пальмитиновая и линоленовая кислоты. В липидах листьев преобладают предельные кислоты, содержание которых значительно превышает содержание непредельных кислот. Наибольшее количество предельных и наименьшее – непредельных кислот обнаружено в растении-интродуценте из Интинского района, в основном за счет значительного более низкого содержания линоленовой кислоты.

Установлено довольно высокое содержание таких редко встречающихся кислот, как предельные вакценовая и гадолеиновая и предельных – бегеновая и лигноцериновая, суммарное содержание которых в листьях достигает 6,7, в соцветиях 11,9%.

Сквален как в листьях, так и в соцветиях накапливается в небольших количествах. Наиболее высокое его содержание обнаружено в липидах соцветий *S. media* из природной популяции, минимальное – в листьях и соцветиях растения-интродуцента из Сыктывдинского района.

Предварительные исследования антиоксидантной активности спиртовых и водно-спиртовых экстрактов листьев и соцветий видов рода *Spiraea* показали, что экстракты характеризуются высоким содержанием полифенолов, являющихся важными природными антиоксидантами, и высокой хелатирующей активностью, что, несомненно, является стимулом для дальнейших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках тем госзаданий “Разработка биокаталитических систем на основе ферментов, микроорганизмов и растительных клеток, их иммобилизованных форм и ассоциаций для переработки растительного сырья, получения биологически активных веществ, биотоплива, ремедиации загрязненных почв и очистки сточных вод” (№ госрегистрации АААА-А17-117121270025-1) и “Закономерности процессов репродукции ресурсных растений в культуре на европейском Северо-Востоке” (№ госрегистрации АААА-А17-117122090004-9) на базе УНУ “Научная коллекция живых растений” Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН (регистрационный № 507428).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Флора северо-востока европейской части СССР. 1976. в 4 т. Т. III. Семейства Nymphaeaceae – Hippuridaceae. Л. 293 с.
2. Атрохин В.Г., Калуцкий К.К., Тюриков Ф.Т. 1982. Древесные породы мира. Под ред. Калуцкого К.К. Т. 3 Древесные породы СССР. М. 264 с.
3. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. 2002. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск. 707 с.

4. Аширов Д.Ш. 1984. Биологические особенности спирей в условиях Чуйской долины. Фрунзе. 101 с.
5. Ивченко Н.И. 1984. Некоторые итоги интродукции и акклиматизации древесных растений в условиях Саратовской области. – В кн.: Интродукция и акклиматизация растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев. С. 16–21.
6. Семенова И.П. 1989. Цветение спирей и других красивоцветущих кустарников в условиях Мичуринска. – В кн.: Сезонная ритмика декоративных древесных растений. М. С. 24–28.
7. Литвинова Л.И., Левон Ф.М. 1986. Зеленые насаждения и охрана окружающей среды. Киев. 64 с.
8. Александрова М.С. 2000. Аристократы сада: Красивоцветущие кустарники. М. С. 138–148.
9. Скупченко Л.А., Скряцкая О.В. 2006. Интродукция видов рода таволга (*Spiraea* L.) в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми. – В кн. Создание и сохранение коллекции полезных растений и выявление путей их адаптации к условиям Севера. Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 179. Сыктывкар, С. 75–93.
10. Александрова М.С. 2009. Спирей. М. 32 с.
11. Мартынов Л.Г. 1980. Особенности роста, развития и зимостойкость некоторых видов *Spiraea* L. в условиях среднетаежной подзоны Коми АССР. – В кн.: Новые виды растений в культуре на Севере. Тр. Коми филиала АН СССР, № 47. Сыктывкар, С. 146–153.
12. Смирнова З.И., Рябченко М.Г. 2009. Использование декоративных растений рода спирея (*Spiraea* L.) в озеленении. – В кн.: Проблемы современной дендрологии: материалы межд. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения чл.-корр. АН СССР П.И. Лапина. М. С. 504–508.
13. Гэрэлчулуун Я., Тушигмаа Ж. 2017. Рост и развитие у интродуцируемой *Spiraea media* Franz Schmidt. – В сб.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: науч. ст. по матер. XVI междунар. науч.-практ. конф. Барнаул. С. 332–336.
<http://elibrary.asu.ru/xmlui/bitstream/handle/asu/3632/read.7book?sequence=1&isAllowed=y>
14. Дикорастущие полезные растения России. 2001. СПб. 663 с.
15. Костикова В.А., Шалдаева Т.М. 2016. Биологически активные вещества и антиоксидантная активность растений рода *Spiraea* L. Дальнего Востока России. – Химия раст. сырья. 2: 73–78.
<https://doi.org/10.14258/jcprgm.201602784>
16. Карнова Е.А., Полякова Т.А. 2009. Содержание фенольных соединений и потенциал биологической активности сибирских и дальневосточных видов рода *Spiraea* L. – Растительный мир азиатской России. 2: 79–88.
<http://www.izdatgeo.ru/pdf/rast/2009-2/79.pdf>
17. Серебрякова В.А., Высочина Г.И. 2011. Исследование состава и содержания биологически активных веществ у представителей рода *Spiraea* (Rosaceae) Дальнего Востока. – Растительный мир азиатской России. 2: 120–121.
<http://www.izdatgeo.ru/pdf/rast/2011-2/120.pdf>
18. Xie Z.W. 1996. Quanguo Zhongcaoyao Huibian. – In.: A Collection of Chinese Herbal Drugs. 2 ed. Beijing. P. 514–515.
19. Hiradate S., Morita S., Sugie H, Fuji Y., Harada J. 2004. Phytotoxic cis-cinnamoyl glucosides from *Spiraea thunbergii*. – Phytochem. 65: 731–739.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.01.010>
20. Запромётов М.Н. 1964. Биохимия катехинов. М. 200 с.
21. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. 1987. Семейства Hydrogenaceae – Haloragaceae. Л. С. 99–101.
22. Смирнова А.Н., Зайнуллина К.С. 2017. Биоморфологическая характеристика некоторых видов рода *Spiraea* L. в культуре на европейском северо-востоке (Республика Коми) – Изв. Коми НЦ УрО РАН. 1: 28–35.
http://www.izvestia.komisc.ru/archive/i29_ann.files/A.N._SMIRNOVA__K.S._ZAINULLINA.pdf
23. Смирнова А.Н., Зайнуллина К.С. 2018. Особенности вегетации, цветения и плодоношения видов рода *Spiraea* L. при культивировании на европейском северо-востоке (Республика Коми) – Самарский научный вестник. 7(2): 115–120. <http://biosamara.ru/const/snv/numbers/snv23.pdf>
24. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. 1975. М. 27 с.
25. Смирнова А.Н., Зайнуллина К.С. 2019. Особенности биологии и фенологии видов *Spiraea* на европейском северо-востоке (Республика Коми). – Новости науки в АПК. 1(1): 132–137.
<https://doi.org/10.25930/mj54-m991>
26. Атлас Республики Коми. 2011. М. 448 с.
27. Ширшова Т.И., Смирнова А.Н., Бешлей И.В., Уфимцев К.Г. 2019. Ценные биологически активные вещества видов *Spiraea* L. (Rosaceae) в условиях Республики Коми. – Раст. ресурсы. 55(4): 528–536.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619040125>
28. Синяк К.М., Даниленко И.И., Васюренко З.П. Крук В.И. Способ приготовления проб липидов: А.с. 542932, № 2138675; Заявл. 26.05.75; Опубл. 15.01.77. Бюл. № 2.
29. Sala V., Berardi S., Bondioli P. 1998. Amaranth seed: the potentials. – Riv. Ital. Sostanze Grasse. 75(11): 503–506.

30. Чернеховская Н.Е., Чернеховский Д.В., Черных С.Б., Данков В.С. Иммуностимулирующее средство. Пат. 2170096, № 2000128729/14; Заявл. 17.11.2000. Оpubл. 10.07.2001. Бюл. № 19.
31. Newmark H.L. 1997. Squalene, olive oil, and cancer risk: a review and hypothesis. — *Cancer Epidem. Biomark. Prevent.* 6(12): 1101–1103. <https://cebpr.aacrjournals.org/content/6/12/1101.full-text.pdf>
32. Гинс В.К., Кононков П.Ф., Пивоваров В.Ф., Гинс М.С., Кононков Ф.П. Антиоксидант: Пат. 2140432, № 98107872/13; Заявл. 22.04.98. Оpubл. 27.10.99.
33. Cai Y., Sun M., Corke H. 2003. Antioxidant Activity of Betalains from Plants of the Amaranthaceae. — *J. Agric. Food Chem.* 51(8): 2288–2294. <https://doi.org/10.1021/jf030045u>

Biologically Active Compounds in Leaves and Inflorescences of Wild and Cultivated *Spiraea media* (Rosaceae) from the Komi Republic

T. I. Shirshova^a, *, A. N. Smirnova^a, I. V. Beshley^a

^a*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

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

Abstract—*Spiraea media* (Franz Schmidt) leaves and inflorescences extracts from plants cultivated in the Botanical garden of the Institute of biology of the Komi scientific center of the Ural branch of the Russian Academy of Sciences and from natural population from Ust-Kulom area of the Komi Republic were studied. *S. media* was, for the first time, tested for the content of biologically active compounds: squalene, neutral lipids and their fatty acid composition. The highest content of neutral lipids was found in the leaves and inflorescences of the introduced plant, the minimum – in a natural sample from Ust-Kulom district. In the lipids of both leaves and inflorescences, palmitic and linolenic acids are predominant. Saturated fatty acids prevail in leaves lipids, significantly exceeding the content of unsaturated fatty acids. The highest content of saturated acids and, accordingly, the lowest of unsaturated ones was found in the cultivated plant from the Inta region, mainly due to the significantly lower content of linolenic acid. The observed rather high content of such rare acids as vaccenic, gadoleic, behenic and lignoceric can be used as a taxonomic characteristic of this species. Squalene both in leaves and inflorescences is accumulated in small quantities. The highest content of squalene was found in the lipids of *S. media* inflorescences from the natural population, and the lowest – in the leaves and inflorescences of the introduced plant from the Syktyvkar region.

Key words: *Spiraea media*, neutral lipids, highest fatty acids, squalene

ACKNOWLEDGMENTS

This work is performed under the state assignment “Development of biocatalytic systems based on enzymes, microorganisms and plant cells and their immobilized forms and associations for the processing of vegetable raw materials, the production of biologically active substances, bio-fuels, remediation of polluted soils and wastewater treatment” (state registration № AAAA-A17-117121270025-1) and “Regularities of reproduction processes of resource plants in culture at the European North-East” (state registration № AAAA-A17-117122090004-9). The study was carried out at CF “The scientific collection of live plants” of the Botanical garden of the Institute of biology Komi SC RAS (core facilities Reg. № 507428).

REFERENCES

1. [Flora of the North-East of the European part of the USSR]. 1976. Т. III. Nymphaeaceae – Hippuridaceae. Leningrad. 293 p. (In Russian)
2. Atrohin V.G., Kalutskiy K.K., Tyurikov F.T. 1982. [Tree species of the world. Т. 3 Woody plants of the USSR]. Moscow. 264 p. (In Russian)
3. Koropachinskiy I.Yu., Vstovskaya T.N. 2002. [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk. 707 p. (In Russian)
4. Ashirov D.Sh. 1984. [Biological features of spireas from the Chuya valley]. Frunze. 101 p. (In Russian)
5. Ivchenko N.I. 1984. [Some results of introduction and acclimatization of woody plants in the Saratov region]. — In: [Plant introduction and acclimatization in the Volga region and Urals]. Kuibyshev. P. 16–21. (In Russian)
6. Semenova I.P. 1989. [Flowering of spireas and other beautiful flowering shrubs in Michurinsk]. — In: [Seasonal rhythms of ornamental woody plants]. Moscow. P. 24–28. (In Russian)
7. Litvinova L.I., Levon F.M. 1986. [Green planting and environmental protection]. Kiev. 64 p. (In Russian)
8. Aleksandrova M.S. 2000. [Aristocrats of the garden: Beautiful flowering shrubs]. Moscow. P. 138–148. (In Russian)

9. *Skupchenko L.A., Skrotskaya O.V.* 2006. [Introduction species of the genus *Spiraea* L. under the conditions of middle taiga subzone of the Komi Republic]. – In: [Establishment and preservation of useful plants collections and determination means of their adaptation to northern environments]. Trudi Komi nauchnogo tsentra UrO RAN. № 179. Syktyvkar. P. 75–93. (In Russian)
10. *Aleksandrova M.S.* 2009. [Spireas]. Moscow. 32 p. (In Russian)
11. *Martynov L.G.* 1980. [Features of growth, development and winter hardiness of some species of *Spiraea* L. in the middle taiga subzone of the Komi ASSR]. – In: [Plant species new for northern cultivation]. Trudy Komi filiala AN SSSR. № 47. Syktyvkar. P. 146–153. (In Russian)
12. *Smirnova Z.I., Ryabchenko M.G.* 2009. [Use of ornamental plants of the genus spirea (*Spiraea* L.) in green planting]. – In: [Problems of Modern Dendrology. Proceedings of the international scientific conference] Moscow. P. 504–508. (In Russian)
13. *Gerelchuluun Ya., Tushigmaa Zh.* 2017. Development and growth of introducing *Spiraea media* Franz Schmidt. – In: Problems of botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of the 16th international scientific and practical conference (Barnaul, 5–8 June, 2017). Barnaul. P. 332–336. <http://elibrary.asu.ru/xmlui/bitstream/handle/asu/3632/read.7book?sequence=1&isAllowed=y> (In Russian)
14. [Useful wild plants of Russia]. 2001. St.-Petersburg. 663 p. (In Russian)
15. *Kostikova V.A., Shaldayeva T.M.* 2016. The antioxidant activity of the Russian Far East representatives of the genus *Spiraea* L. (*Rosaceae* Juss.) – *Khimija rastitel'nogo syr'ya*. 2: 73–78. <https://doi.org/10.14258/jcprm.201602784> (In Russian)
16. *Karpova E.A., Polyakova T.A.* 2009. Content of phenolic compounds and potential of biological activity of Siberian and Russian Far Eastern species of the genus *Spiraea* L. (*Rosaceae* Juss.) – *Rastitelniy mir aziatskoy Rossii*. 2: 79–88. <http://www.izdatgeo.ru/pdf/rast/2009-2/79.pdf> (In Russian)
17. *Serebryakova V.A., Vysochina G.I.* 2011. [Study of the composition and content of biologically active substances in representatives of the genus *Spiraea* (*Rosaceae*) of the Far East]. – *Rastitelniy mir aziatskoy Rossii*. 2: 120–121. (In Russian) <http://www.izdatgeo.ru/pdf/rast/2011-2/120.pdf>
18. *Xie Z.W.* 1996. *Quanguo Zhongcaoyao Huibian*. – In.: A Collection of Chinese Herbal Drugs. 2 ed. Beijing. P. 514–515.
19. *Hiradate S., Morita S., Sugie H, Fuji Y., Harada J.* 2004. Phytotoxic cis-cinnamoyl glucosides from *Spiraea thunbergii*. – *Phytochem.* 65: 731–739. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.01.010>
20. *Zaprometov M.N.* 1964. [Biochemistry of catechins]. Moscow. 200 p. (In Russian)
21. [Plant Resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition and use. 1987. Hydrogenaceae – Haloragaceae]. Leningrad. P. 99–101. (In Russian)
22. *Smirnova A.N., Zaynullina K.S.* 2017. Biomorphological characteristics of some species of the genus *Spiraea* L. in culture in the European northeast (Republic of Komi). – *Izvestiya Komi NTs UrO RAN*. 1: 28–35. (In Russian) http://www.izvestia.komisc.ru/archive/i29_ann.files/A.N._SMIRNOVA_K.S._ZAINULLINA.pdf
23. *Smirnova A.N., Zaynullina K.S.* 2018. [Features of vegetation, flowering and fruiting of the genus *Spiraea* L. species in the cultivation in the European North-East (Republic of Komi)]. – *Samara Journal of Science*. 7(2): 115–120. (In Russian) <http://biosamara.ru/const/snv/numbers/snv23.pdf>
24. [Methods of phenological observations in Botanical gardens of the USSR]. 1975. Moscow. 27 p. (In Russian)
25. *Smirnova A.N., Zaynullina K.S.* 2019. [Features of the biology and phenology of *Spiraea* species in the European northeast (Republic of Komi)]. – *Novosti nauki v APK*. 1(1): 132–137. <https://doi.org/10.25930/mj54-m991> (In Russian)
26. [Atlas of the Republic of Komi] 2011. Moscow. 448 p. (In Russian)
27. *Shirshova T.I., Smirnova A.N., Beshley I.V., Ufimtsev K.G.* 2019. Valuable bioactive substances of *Spiraea* (*Rosaceae*) species from the Republic of Komi. – *Rast. resursy*. 55(4): 528–536. (In Russian) <https://doi.org/10.1134/S0033994619040125>
28. *Sinyak K.M., Danilenko I.I., Vasyurenko Z.P. Kruk V.I.* [Method for preparing lipid samples]: Copyright certificate 542932, № 2138675; Dec. 26.05.75; Pub. 15.01.77. Bul. № 2.
29. *Sala V., Berardi S., Bondioli P.* 1998. Amaranth seed: the potentials. – *Riv. Ital. Sostanze Grasse*. 75(11): 503–506. (In Italian)
30. *Chernekhovskaya N.E., Chernekhovskiy D.V., Cherhikh S.B., Dankov V.S.* [Immunostimulatory remedy]: Pat. 2170096, № 2000128729/14; Dec. 17.11.2000; Pub. 10.07.2001. Bul. № 19. (In Russian)
31. *Newmark H.L.* 1997. Squalene, olive oil, and cancer risk: a review and hypothesis. – *Cancer Epidem. Biomark. Prev.* 6(12): 1101–1103. <https://cebp.aacrjournals.org/content/6/12/1101.full-text.pdf>
32. *Gins V.K., Kononkov P.F., Pivovarov V.F., Gins M.S., Kononkov F.P.* [Antioxidant]: Pat. 2140432, № 98107872/13; Dec. 22.04.98; Pub. 27.10.99. (In Russian)
33. *Cai Y., Sun M., Corke H.* 2003. Antioxidant Activity of Betalains from Plants of the Amaranthaceae. – *J. Agric. Food Chem.* 51(8): 2288–2294. <https://doi.org/10.1021/jf030045u>

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ КЛАССИЧЕСКИХ И СОВРЕМЕННЫХ МЕТОДИК ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛОЩАДИ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ

© 2020 г. М. М. Дорофеева^{1,2,*}, С. А. Бонецкая²

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

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

*e-mail: drofa88@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2020 г.

После доработки 17.03.2020 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Рассмотрены методики определения площади листьев растений. Приводятся их краткие описания, дана оценка положительных и отрицательных сторон каждой методики с учетом точности результатов, доступности, скорости выполнения измерений, применимости для видов с разной формой и размерами листа. На примере определения площади листьев *Betula pendula* Roth. проведена сравнительная апробация точности 5 методов: метода нанесения контуров листа на миллиметровую бумагу (контроль), метода определения веса бумажного шаблона, метода поправочных коэффициентов, а также методов с использованием программного обеспечения Matlab и приложения для смартфонов Petiole.

Ключевые слова: площадь листьев, методы определения, компьютерные технологии

DOI: 10.31857/S0033994620020041

Определение площади листовой поверхности необходимо для различных количественных физиологических и экологических исследований растений. При оценке интенсивности фотосинтеза, дыхания, транспирации получаемые величины рассчитываются на единицу листовой поверхности.

В практике сельскохозяйственного производства оценка площади листьев необходима при прогнозировании урожайности [1], определения оптимальных схем посадки растений [2]. Для посевных культур определяют листовой индекс — отношение общей площади листьев к площади посева. По данному показателю судят о степени обеспеченности посевов водой и элементами минерального питания, устанавливают поливные нормы для орошаемых культур [3, 4].

Подсчет площади листьев используется для определения фотосинтетического потенциала посевов (ФПП) — величины, характеризующей длительность использования посевами солнечной радиации для фотосинтеза в течение вегетации; число “рабочих дней” листовой поверхности [4–6].

В селекционной работе показатель используется для оценки сортовых особенностей [7], влияния различных температурных условий на развитие сортов [8].

В экологических исследованиях определение площади листьев имеет самостоятельное значение, поскольку состояние фотосинтетического аппарата может служить индикатором загрязнения среды, по которому можно провести оценку пригодности местообитания для произрастания видов [9]. В последнее время большое внимание уделяется изучению влияния загрязнения атмосферного воздуха на древесные растения в городских условиях [10–12]. Изучаются токсические эффекты загрязнения почв тяжелыми металлами, нарушающие процессы дыхания и фотосинтеза, угнетающие рост и развитие ассимилирующих органов [13], проводится количественная оценка объемов повреждения листовых пластинок насекомыми-фитофагами [14, 15].

В настоящее время существует несколько методов определения площади листовой поверхности растений. Используемые классические методики часто являются трудоемкими и требуют значительных затрат времени. Вместе с тем, при большом объеме исследуемого материала требуется скорость и точность измерений. В настоящее время активно разрабатываются современные методики с применением компьютерных технологий, позволяющие значительно ускорить процесс измерений.

Целью работы является сравнительный обзор классических и современных методов определения площади листовой поверхности растений.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ МЕТОДОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛОЩАДИ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ

Метод высечек [16]. Метод применяется для большинства сельскохозяйственных культур с целью определения площади листьев одного растения или расчета площади листового аппарата [17].

Для измерения площади одного листа, определяют его сырую массу ($M_{л}$). В определенных местах листа путем штамповки сверлом вырезают диски (высечки) равной площади, сырую массу которых определяют путем взвешивания ($M_{в}$). Диаметр сверла выбирают в зависимости от размеров листовой пластинки и ее поверхностной плотности. Высечки берут так, чтобы в пробу попала часть пластинки листа с центральными жилками.

Площадь листа определяют по формуле:

$$S_{л} = \frac{M_{л} \times n \times S_{д}}{M_{в}}$$

где $S_{л}$ – площадь листа, см^2 ; $M_{л}$ – масса листа, г; $M_{в}$ – масса высечек, г; n – количество высечек, шт; $S_{д}$ – площадь диска.

Недостаток метода – относительно невысокая точность, поскольку масса высечек, взятых в разных местах листа, будет неодинаковой из-за различной толщины листовой пластинки у основания и верхушки. Кроме того, способ непригоден для мелколистных растений.

Метод нанесения контуров листа на миллиметровую бумагу. На миллиметровой бумаге вычерчивается контур листа, затем определяется площадь подсчетом квадратов [3, 18].

Метод точен, однако малопроизводителен, выполнение измерений занимает продолжительное время. Время обработки одного листа исследуемого вида зависит от его размера и сложности. Метод чаще всего используется для предварительного определения площади листьев с дальнейшей разработкой модели методом линейной регрессии [19, 20].

Планиметрический метод. Механические планиметры известны довольно давно и представляют собой систему шарнирно соединенных рычагов: полюсного и обводного. Площадь листовой пластинки определяется путем обвода ее контуров острием обводного рычага планиметра. При этом полюсный рычаг должен быть закреплен неподвижно, так чтобы при обводе фигуры угол между рычагами не был больше 150° и не меньше 30° [21]. В СССР и за рубежом был разработан ряд конструкций оптических планиметров (фотопланиметров), дающих удовлетворительную точность.

Основное их преимущество – высокая производительность. Однако на старых моделях работа производилась исключительно в лабораторных условиях [22, 23].

Современные электронные фотопланиметры способны вычислять площади в квадратных сантиметрах или дюймах, имеют цифровую клавиатуру, при помощи которой можно вводить пользовательский масштаб, имеют функции программируемого калькулятора, средства задания системы координат, могут иметь средства связи с компьютером, комплектоваться мини-принтером, выполнять функции цифрователя. Их возможно использовать в полевых условиях измеряя площадь поверхности листьев, непосредственно прикрепленных к растению.

Планиметрический метод достаточно точен, однако необходимое оборудование для проведения измерений этим методом не всегда является доступным.

Метод сканирования и обработки изображений на основе программы “Листомер”. Сотрудниками Сибирского Физико-технического института аграрных проблем была разработана программа “Листомер”, являющаяся одним из новых методов определения площади листьев. “Листомер” создан на базе универсального графического редактора XnView.

Площадь листьев можно рассчитывать как в совокупности, так и по отдельности. “Листомер” позволяет обрабатывать сканированные изображения листьев. При использовании данной программы устраняется погрешность увядания листьев, на величину площади листьев не повлияет характер жилкования и толщина листа [24]. Для работы с “Листомером” потребуется сканер, прозрачная пленка, лист белой бумаги. Ознакомиться с лицензией можно по ссылке: <http://www.sorashn.ru/index.php?id=2723>.

В настоящее время имеется опыт исследований с использованием “Листомера”, которые проводились на пшенице *Triticum aestivum* L., пырее ползучем *Elytrigia repens* L., кострече безостом *Bromus inermis* Leys. [25, 26].

Метод с использованием приложения для смартфонов Petiole.LeafArea [27].

Измеритель площади листовой поверхности в смартфоне позволяет измерить площадь отдельного листа, общую площадь листьев, сохранять данные для сравнения.

Для расчета площади листовых пластинок через приложение Petiole камера смартфона на определенном удалении наводится на калибровочную платформу (рис. 1), затем необходимо разместить лист (или листья) перед камерой (рис. 2), после чего автоматически производится замер площади с точностью до десятых долей квадратного сантиметра, при этом в нижней части экрана

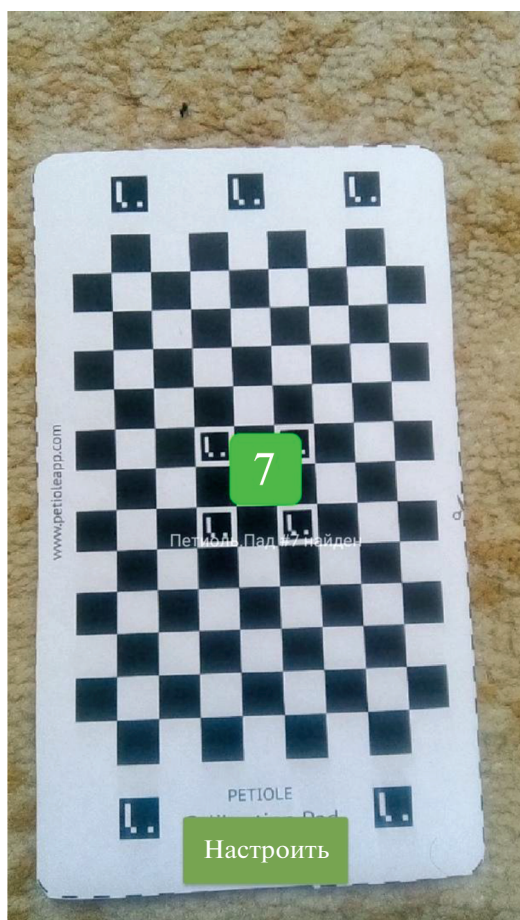


Рис. 1. Калибровка камеры смартфона при помощи приложения Petiole.

Fig. 1. Calibration of the smartphone camera using Petiole App.

отобразится площадь листа (см²). Подробная инструкция по использованию Petiole приведена на сайте <http://petioleapp.com/>. Приложение бесплатно для скачивания в Google play и App store.

Метод с использованием программного средства APFill Ink Toner Coverage Meter 5.8. Предварительно просушенные листовые пластинки сканируются, файл необходимо сохранить в виде бинарного изображения, которое загружается в программу APFill Ink Toner Coverage Meter. Программа позволяет определить заполнение страницы чернилами и средний цвет по листу до печати на принтере. Программа может оценить заполнение листа при печати с точностью до 1%. Таким образом, исследователь получает возможность оценить площадь страницы формата А4, занимаемую листьями исследуемого вида, а далее использовать полученные данные для определения листовой поверхности растений, произрастающих на определенной площади [28]. Бесплатная лицензия APFill Ink Toner Coverage Meter действует в течение 30 дней после установки. Предлагаемый метод доступен



Рис. 2. Последующие промеры листовых пластинок при помощи приложения Petiole.

Fig. 2. Subsequent measurements of leaf using Petiole App.

большинству исследователей, позволяет быстро проводить измерения, не требует наличия дорогостоящего оборудования.

Весовой метод. На равномерной по плотности бумаге вырезают контур листовой пластинки и взвешивают его на торзионных или аналитических весах [3] (Techniques). Одновременно из такой же бумаги вырезают квадрат, например площадью 100 см² (10 × 10 см), и также определяют его массу. Площадь исследуемого листа находят по формуле:

$$S = \frac{aC}{b},$$

где a – масса контура листа, мг; b – масса квадрата бумаги, мг; C – площадь квадрата бумаги, см².

Метод прост и достаточно точен, но малопродуктивен и его сложно использовать при исследовании гофрированных и сложных листьев.

Расчетные методы, основанные на измерении линейных параметров листа. В настоящее время

активно разрабатываются математические модели, которые позволяют рассчитать площадь листа на основе измерения его линейных параметров. Такие методы не требуют повреждения или удаления листьев с растений, что позволяет работать с редкими видами, проводить многократные измерения и наблюдения в течение вегетационного периода *in vivo*.

В большинстве математических моделей расчет площади листа производится на основании поправочного коэффициента, либо посредством уравнений регрессии, связывающих площадь листа с его линейными размерами (длиной и шириной). При построении моделей методами линейного и множественного регрессионного анализа, в качестве независимых переменных используются длина и ширина листа, квадраты, квадратные корни, произведение этих величин и т.д.

Такие модели разработаны для некоторых дикорастущих видов — *Taraxacum kok-saghyz* Rodin [29], декоративных культур — *Euphorbia* [7], плодовых культур — *Pirus communis* L., *Pirus serotina* Rehd. [30], *Prunus avium* (L.) L. [31], *Prunus persica* (L.) [32], *Castanea sativa* Mill. [33], *Corylus avellana* L. [34], *Actinidia deliciosa* (A.Chev.) C.F.Liang & A.R.Ferguson [35], *Malus domestica* Borch. [36] и сельскохозяйственных видов — *Vitis vinifera* L. [37], *Cucumis sativus* L. [20, 38, 39], *Capsicum annuum* L. [40], *Solanum melongena* L. [41], *Helianthus annuus* L. [42], *Cucurbita pepo* L. [43], *Brassica oleracea* L. [44].

В основе метода определения площади листа с помощью поправочного коэффициента лежит сопоставление формы листа и геометрической фигуры, достаточно хорошо совпадающей с его конфигурацией (эллиптическая, узко- или обратно-яйцевидная, овальная, округлая, ланцетовидная). Многообразие форм листовых пластинок предполагает широкое варьирование выбора линейных размеров. В большинстве случаев используются два показателя — длина и ширина, которые имеют высокую корреляцию с площадью листовой поверхности. Определив вид фигуры, в которую вписывается лист, можно рассчитать коэффициент между его фактической площадью, измеренной прямым методом и площадью фигуры [5].

Если листовая пластинка вписывается в прямоугольник, коэффициент определяется как отношение фактической площади к площади прямоугольника со сторонами x и y :

$$K = \frac{S}{L} \times W,$$

где K — коэффициент, L — длина листа (см), W — ширина листа (см), S — площадь листа (см²), определенная прямым методом [30].

Коэффициент K получают на основании анализа многих листьев многократно в течение веге-

тационного периода. Такой метод позволяет проводить длительные наблюдения за изменением площади листьев, отличается производительностью, но невысокой точностью.

Метод с использованием программного обеспечения Matlab Е.И. Самаркиной с соавторами. Программа измерения была разработана с помощью языка программирования, встроенного в комплекс Matlab и предназначена для определения площади и коэффициента асимметрии листовых пластинок.

Для измерений необходим файл цифровой фотографии серии листовых пластинок в формате JPEG достаточного разрешения. Каждая серия может насчитывать 15 и более листовых пластинок, в зависимости от их размера. Процесс преобразования изображения из цветного в изображение, содержащее только черный и белый цвет — бинаризация, осуществляется стандартными функциями Matlab [45] (рис. 3).

В результате автоматического распознавания функцией Matlab объектов на цифровом изображении формируется массив листовых пластинок, каждой из которых соотносится своя бинарная матрица изображения. На основе матрицы бинарного изображения листовой пластинки выводятся показатели асимметрии, логарифм асимметрии, площадь левой и правой половин листовой пластинки, суммарная площадь листовой пластинки (рис. 4). Значение суммы белых пикселей дает площадь листовой пластинки [45].

РЕЗУЛЬТАТЫ АПРОБАЦИИ НЕКОТОРЫХ МЕТОДОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛОЩАДИ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ

Объект измерения — листовая пластинка березы повислой *Betula pendula* Roth. Данный вид используется как индикатор качества среды в многочисленных исследованиях, обладает наиболее обширным ареалом среди других представителей рода.

B. pendula рекомендована для оценки состояния наземных экосистем в соответствии с «Методическими рекомендациями по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ» распоряжения Росэкологии № 460-р от 16 октября 2003 г.

При исследованиях состояния природной среды требуется обработка сотен листовых пластинок, собранных на многочисленных площадках. Поэтому при выборе методики, помимо точности результатов, важна производительность.

Материал *B. pendula* был собран после прекращения роста листьев. Для вычисления площади листовой пластинки использовали 5 методов: весовой метод, метод расчетных коэффициентов, методику на основе программного обеспечения

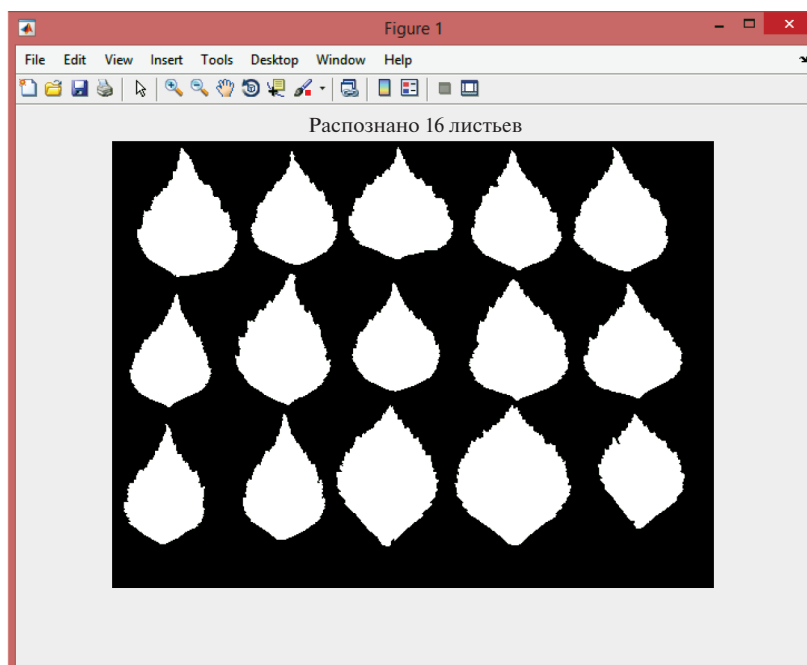


Рис. 3. Результат распознавания листовых пластинок на фотографии программой на базе программного обеспечения Matlab.

Fig. 3. The result of leaf blades recognition in the photograph using Matlab-based software.

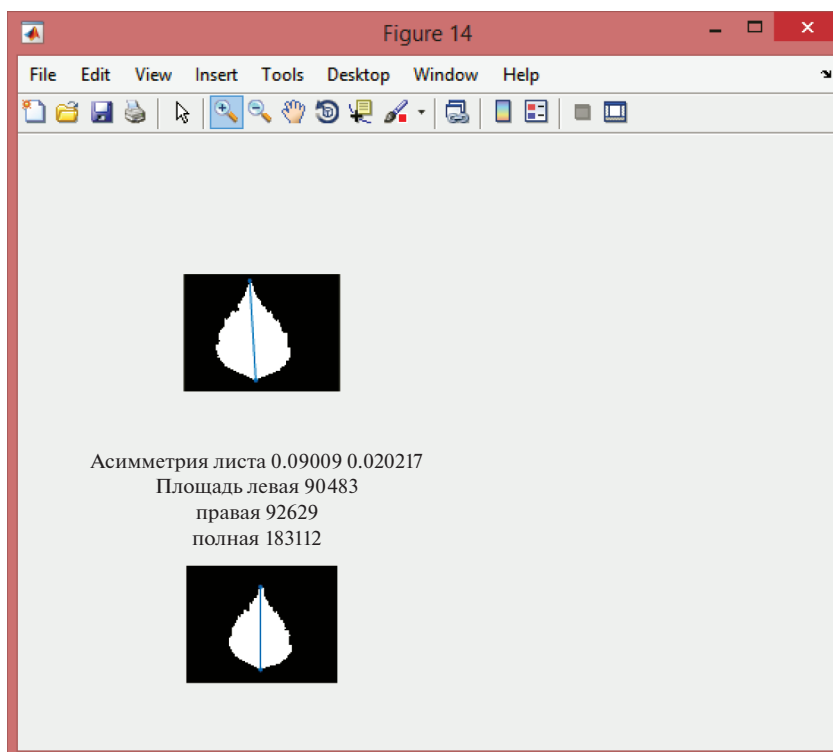


Рис. 4. Пример получения числовых параметров отдельно взятой листовой пластинки с помощью программы на базе программного обеспечения Matlab.

Fig. 4. Obtaining single leaf blade parameters using Matlab-based software.

Таблица 1. Результаты измерения площади листовых пластинок *Betula pendula*
 Table 1. The results of measuring *Betula pendula* leaf blade area

Номер листовой пластинки Leaf number	Методы с использованием: Methods using:				Площадь листовой пластинки, см ² Leaf area, cm ²					
	миллиметровой бумаги graph paper	поправочных коэффициентов correction factor	приложения для смартфонов Petiole Petiole App	программного обеспечения Matlab Matlab software	веса бумажного шаблона weight of paper pattern	см ²	%	см ²	%	см ²
1	20.00	100	20.68	103.4	19.5	97.5	19.98	99.9	20.00	100
2	15.50	100	15.52	100.1	15.2	98.1	16.41	106	15.00	96.8
3	17.75	100	17.98	101.3	18.1	102	19.32	109	17.50	98.6
4	16.18	100	16.03	99.1	15.9	98.3	16.99	105	15.00	92.7
5	18.03	100	17.92	99.4	17.4	96.5	18.24	101.2	17.50	97.1
6	12.84	100	13.35	103.9	12.4	96.6	12.56	98	13.75	107.1
7	17.02	100	17.28	101.5	17.6	103.4	18.93	111.2	18.75	110.2
8	13.70	100	14.00	102.2	13.8	100.7	13.66	99.7	15.00	109.5
9	17.86	100	16.63	93.1	18.9	105.8	18.63	104.3	17.50	98
10	12.91	100	12.83	99.4	12.6	97.6	12.24	95	12.50	96.8
11	12.57	100	13.12	104.4	12.7	101	11.75	93.5	12.50	99.4
12	13.70	100	13.80	100.7	13.7	100	13.07	95.4	13.75	100.4
13	19.38	100	18.66	96.3	20.3	104.7	18.59	96	17.50	90.3
14	21.94	100	21.22	96.7	23.0	104.8	21.32	97.2	21.25	96.9
15	13.33	100	13.30	99.8	13.0	97.5	12.50	93.8	12.50	93.8
<i>M ± m</i>	16.2 ± 0.8		16.15 ± 0.7		16.3 ± 0.8		16.3 ± 0.8		16.0 ± 0.7	
Std. Dev.	2.97		2.77		3.29		3.3		2.8	

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между значениями средней площади листовой пластинки *Betula pendula*, установленными разными методами
Table 2. Correlation coefficients between the values of the average area of *Betula pendula* leaf blade determined by different methods

Методы с использованием: Methods using:	Методы с использованием: Methods using:			
	программного обеспечения Matlab Matlab software	приложения для смартфонов Petiole Petiole App	веса бумажного шаблона weight of paper pattern	поправочных коэффициентов correction factor
миллиметровой бумаги millimeter graph paper	0.964	0.988	0.950	0.986
поправочных коэффициентов conversion factor	0.958	0.960	0.961	—
программного обеспечения Matlab Matlab software	—	0.953	0.954	0.958
приложения для смартфонов Petiole Petiole App	0.953	—	0.943	0.960

Matlab, метод с использованием приложения для смартфонов Petiole. Метод нанесения контуров листа на миллиметровую бумагу принят в качестве контроля.

Данные, полученные при измерении листовых пластинок, представлены в табл. 1.

Результаты, полученные на основе использованных методов измерения площади листовых пластинок коррелируют между собой в высокой степени (табл. 2), что свидетельствует об их тесной линейной связи. Наиболее высокую степень корреляции с результатами контрольного метода (с использованием миллиметровой бумаги) демонстрируют измерения с помощью приложения для смартфонов “Petiole” (0.988) и с использованием поправочных коэффициентов (0.986).

Сравнение методик определения площади листовой пластинки не выявило существенных пре-

имуществ какого-либо из них по точности результатов. Наиболее продуктивными по времени оказались методики на основе программного обеспечения Matlab и приложения для смартфонов Petiole. Дополнительным преимуществом достаточно точного метода определения площади листа с помощью поправочного коэффициента является то, что для исследования не требуется повреждения или удаления листьев с растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование частично проведено в рамках выполнения государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН по теме “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы” (регистрационный № АААА-А19-119031290052-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Петрик Г.Ф., Нецадим Н.Н., Толорая Т.Р., Петрик Я.Б. 2017. Способ прогнозирования урожайности гибридов кукурузы – Патент на изобретение. – Номер патента: RU 2626159. 7 с. <https://elibrary.ru/item.asp?id=38268023>
2. Козлова И.В., Грушанин А.И., Бут Н.Н. 2019. Продуктивность фотосинтеза консервных сортов и гибридов томата. – Рисоводство. 1(42): 73–77. <http://vniirice.ru/sites/default/files/docs/2019/risovodstvo142.pdf>
3. Coombs J., Hall D.O., Long S.P., Scurlock J.M.O. (ed.). 1985. Techniques in bioproductivity and photosynthesis. 2nd Ed. Oxford. 324 p. <https://www.elsevier.com/books/techniques-in-bioproductivity-and-photosynthesis/coombs/978-0-08-031999-5>
4. Мыхлык А.И., Дуктова Н.А. 2015. Оценка фотосинтетической деятельности сортов овса посевного в зависимости от уровня азотного питания. – Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. 3: 130–137. <http://elc.baa.by/vestnik/vestnik2015-3/vestnik2015-3.pdf>
5. Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Паничкин Л.А. 1990. Практикум по физиологии растений. М. 271 с. <http://bookshare.net/books/biol/tretyakov-nn/1990/files/praktikumfiziologii1990.djvu>
6. Павловская Н.Е., Бородин Д.Б., Хорошилов А.А., Яковлева И.В. 2017. Изучение действия нанокремния на фотосинтетическую продуктивность яровой пшеницы – Вестник АГАУ. 7(153): 12–18. <http://www.asau.ru/vestnik/2017/7/012-018.pdf>
7. Fascella G., Maggiore P., Zizzo G.V., Colla G., Rouphael Y. 2009. A simple and low-cost method for leaf area measurement in *Euphorbia × lomi* Thai hybrids. – Advances in Horticultural Science Advances in Horticultural Science. 23(1): 57–60. <https://www.jstor.org/stable/42882678>

8. *Shin H.K., Lieth J.H., Soo-Hyung Kim.* 2001. Effects of temperature on leaf area and flower size in rose. – *Acta horticulturae.* 547: 185–193.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2001.547.22>
9. *Латанов А.А.* 2011. Влияние прогнитообледенительной смеси на состояние городских насаждений. – *Вестник Московского государственного университета леса.* 4: 163–166. <https://elibrary.ru/item.asp?id=16540249>
10. *Неверова О.А.* 2001. Биоэкологическая оценка загрязнения атмосферного воздуха по состоянию древесных растений. Новосибирск. 119 с. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21217926>
11. *Соколова Г.Г., Еремина А.А.* 2014. Влияние загрязнения воздушной среды на развитие листьев древесных растений в условиях г. Горно-Алтайска. В сб.: *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: науч. ст. по матер. XIII междунар. науч.-практ. конф. Барнаул.* С. 208–213. <https://elibrary.ru/item.asp?id=22657238>
12. *Кучерова С.В., Григорьев А.И.* 2017. Закономерности роста листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в условиях Омска. – *Естественные науки и экология.* С. 28–32. <https://elibrary.ru/item.asp?id=29756364>
13. *Клаус А., Лысенко Е., Холодова В.* 2013. Рост растений кукурузы и накопление фотосинтетических пигментов при кратко- и долгосрочном воздействии кадмия. – *Физиология растений.* 60(2): 246–256. <https://doi.org/10.7868/S0015330313020115>
14. *Синчук О.В., Рогинский А.С., Данилёнок В.В., Гончаров Д.А., Трещева А.Б.* 2016. Количественная оценка поврежденности инвазивными минирующими насекомыми листовых пластинок декоративных древесных растений: учеб. материалы. Мн.: БГУ, 30 с.
15. *Рогинский А.С., Моштыль С.О.* 2018. Оценка относительной площади повреждений личинками каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella*) листочков сложных листьев цветущих и нецветущих экземпляров конского каштана обыкновенного в зеленых насаждениях г. Минска. – 75-я научная конференция студентов и аспирантов Белорусского государственного университета. Т. 2. Минск. С: 342–346. <https://elibrary.ru/item.asp?id=37097494>
16. *Ничипорович А.А.* 1969. Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М. 93 с.
17. *Моисейченко В.Ф., Трифонова М.Ф., Заверюха А.Х., Ещенко В.Е.* 1996. Основы научных исследований в агрономии. – М. 219 с.
18. *Pandey S.K., Singh H.* 2011. A Simple, Cost-Effective Method for Leaf Area Estimation. – *J. Botany.* 6 p. <https://doi.org/10.1155/2011/658240>
19. *Obiefuna J.C., Ndubizu T.O.C.* 1979. Estimating leaf area of plantain. – *Scientia Horticulturae.* 11(1): 31–36. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(79\)90051-7](https://doi.org/10.1016/0304-4238(79)90051-7)
20. *Singh M.C., Singh K.G., Singh J.P.* 2018. Indirect method for measurement of leaf area and leaf area index of soilless cucumber crop. – *Adv. Plants Agric. Res.* 8(2):188–191. <https://doi.org/10.15406/apar.2018.08.00311>
21. *Аношина А.С.* 2008. Классификация геодезических приборов – Автоматизированный справочник геодезического оборудования. http://www.nngasu.ru/geodesy/classification/chastnye-klassifikatsii/07_Planimetri.php
22. *Edward M.E., Shadbolt C.A., Holm L.* 1956. Use of an Optical Planimeter for Measuring Leaf Area – *Plant Physiology.* 31(6): 484–486. <https://doi.org/10.1104/pp.31.6.484>
23. *Schurer K.* 1971. Direct reading optical leaf area planimeter – *Acta Botanica Neerlandica.* 20(1): 132–140. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1971.tb00693.x>
24. “Листомер” виртуальный прибор для определения площади и степени поражения листьев. 2012. – Каталог научно-технической продукции СО Россельхозакадемии / ГНУ СибФТИ. <http://catalog.sorashn.ru/node/863>
25. *Навроцкая Е.М., Березина В.Ю., Гурова Т.А.* 2003. Использование виртуального прибора “ЛИСТОМЕР” в исследованиях адаптации пшеницы к засолению. – В сб.: *Информационные технологии, информационные измерительные системы и приборы в исследовании сельскохозяйственных процессов: Мат. Междун. науч.-практ. конференции.* Т. 2. Новосибирск. С. 182–194. <https://elibrary.ru/item.asp?id=21688588>
26. *Гурова Т.А., Луговская О.С., Свежинцева Е.А.* 2016. Использование виртуального прибора “Листомер” для определения площади поражения листьев. – *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки.* 6: 82–89. <https://sibvest.elpub.ru/jour/article/view/27/28#>
27. *Kuzmenko M., Seleznev A.* 2016. Petiole – plant leaf area & chlorophyll content – petioleapp.com – Official website. <http://petioleapp.com>
28. *Дмитриев Н.Н., Хуснидинов Ш.К.* 2016. Методика ускоренного определения площади листовой поверхности сельскохозяйственных культур с помощью компьютерной технологии. – *Вестник КрасГАУ.* 7(118): 88–93. http://www.kgau.ru/vestnik/2016_7/content/13.pdf
29. *Shen G., Wang W., Chen F., Zheng F., Wei D., Li L., Zeng X., Fan Y., Конькова Н.Г.* 2018. Разработка модели для неструктивного определения площади и массы листа у кок-сагыза (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin) – *Сельхозбиология.* 53(3): 645–654. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.3.645rus>
30. *Киселева Н.С.* 2017. Способ вычисления площади листа груши по линейным измерениям с помощью расчетных коэффициентов и методов вариационной статистики. – *Сельскохозяйственная биология.* 52(1): 211–217. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.211rus>

31. *Demirsoy H., Demirsoy L.* 2003. A validated leaf area prediction model for some cherry cultivars in Turkey. — *Pakistan J. Botany.* 35: 361–367.
32. *Demirsoy H., Demirsoy L., Uzun S., Ersoy B.* 2004. Non-destructive leaf area estimation in peach. — *Eur. J. Hortic Sci.* 69(4):144–146.
33. *Serdar Ü., Demirsoy H.* 2006. Non-destructive leaf area estimation in chestnut. — *Sci. Hortic.* 108(2):227–230.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.01.025>
34. *Cristofori V., Rouphael Y., Mendoza-De Gyves E., Bignami C.* 2007. A simple model for estimating leaf area of hazelnut from linear measurements. — *Sci. Hortic.* 113: 221–225.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.02.006>
35. *Mendoza-De G.E., Rouphael Y., Cristofori V., Rosana M.F.* 2007. A non-destructive, simple and accurate model for estimating individual leaf area of kiwi (*Actinidia deliciosa*). — *Fruits.* 62: 171–176.
<https://doi.org/10.1051/fruits:2007012>
36. *Sala F., Arsene G.G., Iordănescu O., Boldea M.* 2015. Leaf area constant model in optimizing foliar area measurement in plants: A case study in apple tree. — *Sci. Hortic.* 193: 218–224.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.07.008>
37. *Montero F.J., De Juan J.A., Cuesta A., Brasa A.* 2000. Nondestructive Methods to Estimate Leaf Area in *Vitis vinifera* L. — *HortScience.* 35(4): 696–698.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.35.4.696>
38. *Robbins N.S., Pharr D.M.* 1987. Leaf area prediction models for cucumber from linear measurements. — *HortScience.* 22(6): 1264–1266.
39. *Blanco F.F., Folegatti M.V.* 2003. A new method for estimating the leaf area index of cucumber and tomato plants. — *Hortic. Bras.* 21(4): 666–669.
<https://doi.org/10.1590/S0102-05362003000400019>
40. *De Swart E.A.M., Groenwold R., Kanne H.J., Stam P., Marcelis L.F.M., Voorrips R.E.* 2004. Non-destructive estimation of leaf area for different plant ages and accessions of *Capsicum annum* L. — *J. Hort. Sci. & Biotech.* 79(5): 764–770.
<https://doi.org/10.1080/14620316.2004.11511840>
41. *Rivera C.M., Rouphael Y., Cardarelli M., Colla G.* 2007. A simple and accurate equation for estimating individual leaf area of eggplant from linear measurements. — *Eur. J. Hortic Sci.* 70: 228–230.
42. *Rouphael Y., Colla G., Fanasca S., Karam F.* 2007. Leaf area estimation of sunflower leaves from simple linear measurements. — *Photosynthetica.* 45(2): 306–308.
<https://doi.org/10.1007/s11099-007-0051-z>
43. *Rouphael Y., Rivera C.M., Cardarelli M., Fanasca S., Colla G.* 2006. Leaf area estimation from linear measurements in zucchini plants of different ages. — *J. Hort. Sci. & Biotech.* 81(2): 238–241.
<https://doi.org/10.1080/14620316.2006.11512056>
44. *Stoppani M.I., Wolf R., Francescangeli N., Marti H.R.* 2003. A nondestructive and rapid method for estimating leaf area of broccoli. — *Adv. Hort. Sci.* 7(3): 173–175.
45. *Самаркина Е.И., Самаркин А.И., Соколова И.Г., Жаров И.Н.* 2019. Методика измерения параметров листовых пластинок по цифровому изображению с использованием специализированного программного обеспечения.— *Растительные ресурсы.* 4(55): 537–547.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619040101>
46. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). — М., 2003. — 25 с.
<http://www.ecopolicy.ru/upload/File/MetRecom.doc>

Comparative Analysis of Some Classical and Contemporary Techniques for Determining Leaf Blade Area

M. M. Dorofeeva^{a, b, *}, S. A. Bonetskaya^b

^aKomarov Botanical Institute, RAS, Saint-Petersburg, Russia

^bSaint Petersburg state forest engineering University, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: drofa88@mail.ru

Abstract—The methods for determining plant leaf blade area are considered. The methods are briefly described and assessed for the positive and negative features. The accuracy of the results, availability, speed of measurement, applicability for species with different leaf blade shape and size are considered. Using *Betula pendula* Roth. Leaf blade area determination as an illustration, the following 5 methods were tested for accuracy and compared: the method of tracing out the leaf blade shape onto graph paper (control), determining the weight of a leaf blade paper pattern, method of correction factors, use of Matlab software and Petiole application for smartphones.

Keywords: leaf area, determination methods, computer technology

ACKNOWLEDGMENTS

The research has been partially funded within the framework of the State assignment to the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences: research topic “Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, plant resources” (No. AAAA-A19-119031290052-1).

REFERENCES

1. Petrik G.F., Neshchadim N.N., Toloraya T.R., Petrik Y.B. 2017. Method for predicting yield of corn hybrids. – Patent for invention. – Patent number: RU 2626159. 7 p. <https://elibrary.ru/item.asp?id=38268023>
2. Kozlova I.V., Grushanin A.I., But N.N. 2019. Productivity of photosynthesis of canning varieties and hybrids of tomato. – Rice growing. 1(42): 73–77. <http://vniirice.ru/sites/default/files/docs/2019/risovodstvo142.pdf> (In Russian)
3. Coombs J., Hall D.O., Long S.P., Scurlock J.M.O. (ed.). 1985. Techniques in bioproductivity and photosynthesis. 2nd Ed. Oxford. 324 p. <https://www.elsevier.com/books/techniques-in-bioproductivity-and-photosynthesis/coombs/978-0-08-031999-5>
4. Mykhlyk A.I., Duktova N.A. 2015. Estimation of photosynthetic activity of oats varieties depending on the level of nitrogen feeding. – Bulletin of the Belarusian State Agricultural Academy. 3: 130–137. <http://elc.baa.by/vestnik/vestnik2015-3/vestnik2015-3.pdf> (In Russian)
5. Tretyakov N.N., Karnaukhova T.V., Panichkin L.A. 1990. [Practical Studies on Plant Physiology]. Moscow. 271 p. <http://bookshare.net/books/biol/tretyakov-nn/1990/files/praktikumfiziologii1990.djvu> (In Russian)
6. Pavlovskaya N.E., Borodin D.B., Horoshilov A.A., Yakovleva I.V. 2017. Effect of nano-silicon on spring wheat photosynthetic productivity. – Bulletin of Altai state agricultural university. 7(153): 12–18. <http://www.asau.ru/vestnik/2017/7/012-018.pdf> (In Russian)
7. Fascella G., Maggiore P., Zizzo G.V., Colla G., Rouphael Y. 2009. A simple and low-cost method for leaf area measurement in *Euphorbia* × *lomi* Thai hybrids. – Advances in Horticultural Science. 23(1): 57–60. <https://www.jstor.org/stable/42882678>
8. Shin H.K., Lieth J.H., Soo-Hyung Kim. 2001. Effects of temperature on leaf area and flower size in rose. – Acta horticulturae. 547: 185–193. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2001.547.22>
9. Latanov A.A. 2011. Influence of sleetproof composites on the condition of urban planting. – Bulletin of Moscow State Forest University. 4: 163–166. <https://elibrary.ru/item.asp?id=16540249> (In Russian)
10. Neverova O.A. 2001. [Bioecological assessment of air pollution by the state of woody plants]. Novosibirsk. 119 p. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21217926> (In Russian)
11. Sokolova G.G., Eremina A.A. 2014. The influence of air pollution on the development of woody plant leaves under conditions of Gorno-Altaysk city. – In: Problems of Botany of South Siberia and Mongolia Proceedings of the 13th International Scientific and Practical Conference (Barnaul, 20–23 October, 2014). P. 208–213. <https://elibrary.ru/item.asp?id=22657238> (In Russian)
12. Kucherova S.V., Grigoryev A.I. 2017. [Regularities of *Betula pendula* Roth. and *Betula pubescens* Ehrh. Leaf growth in the conditions of Omsk]. – [Natural sciences and ecology. Yearbook]. P. 28–32. <https://elibrary.ru/item.asp?id=29756364> (In Russian)
13. Klaus A.A., Lysenko E.A., Kholodova V.P. 2013. Maize plant growth and accumulation of photosynthetic pigments at short- and long-term exposure to cadmium. – Russ. J. Plant Physiol. 60(2): 250–259. <https://doi.org/10.1134/S1021443713020118>
14. Sinchuk O.V., Roginskij A.S., Danilyonok V.V., Goncharov D.A., Treshcheva A.B. 2016. [Quantification of the damage of ornamental woody plants leaves by invasive leaf-mining pests: study materials]. Minsk. 30 p. (In Russian)
15. Roginskij A.S., Moshty' S.O. 2018. [Assessment of the relative area of damages of chestnuts of a chestnut mining mole (*Cameraria ohridella*) deposits of complex leaves flowering and non-flowering examples *Aesculus hippocastanum* in green plants cities Minsk]. – [75th Scientific Conference of Students and Postgraduates of Belarussian State University]. T. 2. Minsk. P. 342–346. <https://elibrary.ru/item.asp?id=37097494> (In Russian)
16. Nichiporovich A.A. 1969. [Methodical guidelines on tracking and controlling the most important indicators of plant photosynthetic activity in crops]. Moscow. 93 p. (In Russian)
17. Moisejchenko V.F., Trifonova M.F., Zaveryuha A.H., Eshchenko V.E. 1996. [Fundamentals of scientific research in agronomy]. – Moscow. 219 p. (In Russian)
18. Pandey S.K., Singh H. 2011. A Simple, Cost-Effective Method for Leaf Area Estimation. – J. Botany. 6 p. <https://doi.org/10.1155/2011/658240>
19. Obiefuna J.C., Ndubizu T.O.C. 1979. Estimating leaf area of plantain. – Scientia Horticulturae. 11(1): 31–36. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(79\)90051-7](https://doi.org/10.1016/0304-4238(79)90051-7)
20. Singh M.C., Singh K.G., Singh J.P. 2018. Indirect method for measurement of leaf area and leaf area index of soilless cucumber crop. – Adv. Plants Agric. Res. 8(2): 188–191. <https://doi.org/10.15406/apar.2018.08.00311>
21. Anoshina A.S. 2008. [Classification of surveying instruments – Automated directory of surveying equipment]. http://www.nngasu.ru/geodesy/classification/chastnye-klassifikatsii/07_Planimetri.php (In Russian)
22. Edward M.E., Shadbolt C.A., Holm L. 1956. Use of an Optical Planimeter for Measuring Leaf Area – Plant Physiol. 31(6): 484–486. <https://doi.org/10.1104/pp.31.6.484>

23. Schurer K. 1971. Direct reading optical leaf area planimeter – *Acta Botanica Neerlandica*. 20(1): 132–140. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1971.tb00693.x>
24. “*Listomer*” virtual instrument for determination of the area and degree of leaf damage]. 2012. – [Catalogue of scientific and technical products] Siberian branch of the Russian Agricultural Academy / Siberian Institute of Physics and Technology. Available at: <http://catalog.sorashn.ru/node/863>
25. Navrockaya E.M., Berezina V.Yu., Gurova T.A. 2003. [Using LISTOMER virtual instrument in studies of wheat adaptation to salinization]. – In: [Information technologies, information and metering systems and equipment in studying agricultural production processes. Agroinfo-2003: Mat. Int. scientific and practical conferences]. T. 2. P. 182–185. <https://elibrary.ru/item.asp?id=21688588> (In Russian)
26. Gurova T.A., Lugovskaya O.S., Svezhintseva E.A. 2016. Use of the virtual tool LISTOMER for measuring lesion areas on leaves. – *Siberian Herald of Agricultural Science*. 5: 82–89. <https://sibvest.elpub.ru/jour/article/view/27/28#> (In Russian)
27. Kuzmenko M., Seleznov A. 2016. Petiole – plant leaf area & chlorophyll content – petioleapp.com – official website. <http://petioleapp.com/>
28. Dmitriev N.N., Khusnidinov Sh.K. 2016. Accelerated method of determination of leaf area of crops by computer technology. – *Bulletin of KrasGAU*. 7(118): 88–93. http://www.kgau.ru/vestnik/2016_7/content/13.pdf (In Russian)
29. Shen G., Wang W., Chen F., Zheng F., Wei D., Li L., Zeng X., Fan Y., Kon'kova N.G. 2018. Nondestructive leaf area and fresh weight estimation for *Taraxacum kok-saghyz* rodin and their sampling number. – *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*. 53(3): 645–654. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.3.645rus>
30. Kiseleva N.S. 2017. Method of determination of pear leaf area on linear measurements by calculation of correction factors and variation statistics approach. – *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*. 52(1): 211–217. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.211eng> (In Russian)
31. Demirsoy H., Demirsoy L. 2003. A validated leaf area prediction model for some cherry cultivars in Turkey. – *Pakistan J. Botany*. 35: 361–367.
32. Demirsoy H., Demirsoy L., Uzun S., Ersoy B. 2004. Non-destructive leaf area estimation in peach. – *Eur. J. Hortic Sci.* 69(4):144–146.
33. Serdar Ü., Demirsoy H. 2006. Non-destructive leaf area estimation in chestnut. – *Sci. Hortic.* 108(2):227–230. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.01.025>
34. Cristofori V., Roupheal Y., Mendoza-De Gyves E., Bignami C. 2007. A simple model for estimating leaf area of hazelnut from linear measurements. – *Sci. Hortic.* 113: 221–225. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.02.006>
35. Mendoza-De G.E., Roupheal Y., Cristofori V., Rosana M.F. 2007. A non-destructive, simple and accurate model for estimating individual leaf area of kiwi (*Actinidia deliciosa*). – *Fruits*. 62: 171–176. <https://doi.org/10.1051/fruits:2007012>
36. Sala F., Arsene G.G., Iordănescu O., Boldea M. 2015. Leaf area constant model in optimizing foliar area measurement in plants: A case study in apple tree. – *Sci. Hortic.* 193: 218–224. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.07.008>
37. Montero F.J., De Juan J.A., Cuesta A., Brasa A. 2000. Nondestructive Methods to Estimate Leaf Area in *Vitis vinifera* L. – *HortScience*. 35(4): 696–698. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.35.4.696>
38. Robbins N.S., Pharr D.M. 1987. Leaf area prediction models for cucumber from linear measurements. – *HortScience*. 22(6): 1264–1266.
39. Blanco F.F., Folegatti M.V. 2003. A new method for estimating the leaf area index of cucumber and tomato plants. – *Hortic. Bras.* 21(4): 666–669. <https://doi.org/10.1590/S0102-05362003000400019>
40. De Swart E.A.M., Groenwold R., Kanne H.J., Stam P., Marcelis L.F.M., Voorrips R.E. 2004. Non-destructive estimation of leaf area for different plant ages and accessions of *Capsicum annuum* L. – *J. Hort. Sci. & Biotech.* 79(5): 764–770. <https://doi.org/10.1080/14620316.2004.11511840>
41. Rivera C.M., Roupheal Y., Cardarelli M., Colla G. 2007. A simple and accurate equation for estimating individual leaf area of eggplant from linear measurements. – *Eur. J. Hortic Sci.* 70: 228–230.
42. Roupheal Y., Colla G., Fanasca S., Karam F. 2007. Leaf area estimation of sunflower leaves from simple linear measurements. – *Photosynthetica*. 45(2): 306–308. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0051-z>
43. Roupheal Y., Rivera C.M., Cardarelli M., Fanasca S., Colla G. 2006. Leaf area estimation from linear measurements in zucchini plants of different ages. – *J. Hort. Sci. & Biotech.* 81(2): 238–241. <https://doi.org/10.1080/14620316.2006.11512056>
44. Stoppani M.I., Wolf R., Francescangeli N., Marti H.R. 2003. A nondestructive and rapid method for estimating leaf area of broccoli. – *Adv. Hort. Sci.* 7(3): 173–175.
45. Samarkina E.I., Samarkin A.I., Sokolova I.G., Zharov I.N. 2019. Method for measuring leaf blade parameters by digital images using dedicated software. – *Rastitelnye resursy*. 4(55): 537–547. <https://doi.org/10.1134/S0033994619040101> (In Russian)
46. [Guidelines for assessing the quality of the environment according to the state of living beings (assessment of the living organisms development stability according to the morphological structures asymmetry level)]. 2003. Moscow. 25 p. <http://www.ecopolicy.ru/upload/File/MetRecom.doc> (In Russian)