

ISSN 0033-9946

Том 60, выпуск 3

Июль - Сентябрь 2024



РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 60, вып. 3, 2024

ОБЗОРЫ

Значение биологически активных соединений для повышения собственной устойчивости растений к неблагоприятным абиотическим воздействиям

Е. С. Васфилова

3

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Растительные кормовые ресурсы пойменных лугов Центральносибирского заповедника

В. Д. Казьмин, П. В. Кочкарев, Д. С. Зарубин,
О. А. Катаева, С. В. Чиненко

21

Биология ресурсных видов

Естественное возобновление *Picea abies* (Pinaceae) в среднетаежном ельнике черничном: рост, развитие корневой системы и поглощение биогенных элементов в условиях разных микроместообитаний

А. В. Кикеева, Е. В. Новичонок, И. Н. Софронова,
Н. В. Геникова, Н. В. Афошин

44

Влияние абиотических факторов на содержание азота, пигментный комплекс и параметры водного обмена хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на посттехногенных землях

В. Б. Придача, Н. В. Туманик, Д. Е. Семин

63

Вековые дубы (*Quercus robur*) на северном побережье Финского залива близ Санкт-Петербурга

Г. А. Фирсов, В. Т. Ярмишко, А. Г. Хмарик

80

Структура популяций растений

Оценка состояния и популяционная стратегия *Medicago falcata* (Fabaceae) в Южной Сибири

Н. А. Карнаухова, О. В. Дорогина

88

Компонентный состав ресурсных видов

Биологически активные вещества и антиоксидантная активность *Spiraea humilis* (Rosaceae) в условиях *in vitro*

В. А. Костикова, А. А. Петрук, Т. Н. Веклич, Н. В. Петрова

99

Особенности элементного состава некоторых видов макрофитов оз. Байкал

О. А. Белых

111

Биологическая активность растений

Онкопротекторный потенциал сульфорафана

Д. С. Дергачев, Е. Е. Лесиовская, А. П. Козлова, М. А. Суботялов

122

Contents

Vol. 60, issue 3, 2024

REVIEWS

Significance of biologically active compounds in plants for increasing their self-resistance to unfavorable abiotic impacts

E. S. Vasilova

3

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Resources of useful plants and Plant Communities

Floodplain meadows plant forage resources of the Central Siberian nature reserve

*V. D. Kazmin, P. V. Kochkarev, D. S. Zarubin,
O. A. Kataeva, S. V. Chinenko*

21

Biology of Resource Species

Natural regeneration of *Picea abies* (Pinaceae) in mid-boreal bilberry-type spruce forest: growth, root system development and nutrient uptake in different microsites

*A. V. Kireeva, E. V. Novichonok, I. N. Sofronova,
N. V. Genikova, N. V. Afoshin*

44

Abiotic impacts on nitrogen content, pigment complex and water exchange parameters of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) needles on Post-industrial lands

V. B. Pridacha, N. V. Tumanik, D. E. Semin

63

Old-growth oaks (*Quercus robur*) on the northern coast of the Gulf of Finland near St. Petersburg

G. A. Firsov, V. T. Yarmishko, A. G. Khmarik

80

Structure of Plant Populations

Assessment and population strategy of *Medicago falcata* (Fabaceae) in Southern Siberia

N. A. Karnaukhova, O. V. Dorogina

88

Component Composition of Resource Species

Biologically active substances and antioxidant activity of *Spiraea humilis* (Rosaceae) *in vitro*

V. A. Kostikova, A. A. Petruk, T. N. Veklich, N. V. Petrova

99

Features of the elemental composition of some Lake Baikal macrophytes

O. A. Belykh

111

Biological Activity of Plants

Oncoprotective potential of sulforaphane

D. S. Dergachev, E. E. Lesiovskaya, A. P. Kozlova, M. A. Subotyalov

122

УДК 581.5;58.02

ЗНАЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ СОЕДИНЕНИЙ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ СОБСТВЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ АБИОТИЧЕСКИМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ

© 2024 г. Е. С. Васфилова^{1,*}¹Ботанический сад Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия

*e-mail: euvvas@mail.ru

Поступила в редакцию 18.01.2024 г.

После доработки 25.04.2024 г.

Принята к публикации 06.05.2024 г.

Различные абиотические стрессы повсеместно влияют на метаболические процессы в растениях, значительно ограничивая их рост и снижая продуктивность. Они могут быть вызваны различными факторами: экстремальными температурами, засухой, засолением, УФ-излучением, тяжелыми металлами. Растения, как организмы, лишенные мобильности, развили сложные и хорошо организованные регуляторные механизмы адаптации и устойчивости к абиотическим стрессовым условиям. Они включают использование разнообразных биологически активных соединений в качестве инструментов для повышения устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям окружающей среды. К ним относятся соединения как первичного метаболизма (олиго- и полисахариды и их производные, полиолы, аминокислоты и др.), так и вторичного метаболизма (терпеноиды, фенольные соединения — флавоноиды, фенольные кислоты). Для этих соединений характерны выраженные антиоксидантные свойства, способность подавлять накопление токсичных активных форм кислорода и удалять их, защищать биологические макромолекулы (белки, липиды, нуклеиновые кислоты) и клеточные структуры от окислительных повреждений. Они играют активную роль в обеспечении осмотической адаптации; хелатируют ионы тяжелых металлов, снижая их токсичность; могут функционировать как первичные сигнальные молекулы и регулировать сигналы, контролирующие экспрессию многих генов и ферментов, участвующих в обменных процессах и связанных с устойчивостью к стрессу. Эти биологически активные соединения играют большую роль в адаптации, обеспечивают выживание, устойчивость и конкурентоспособность растений в ответ на неблагоприятные воздействия окружающей среды.

Ключевые слова: биологически активные соединения, абиотический стресс, устойчивость растений к воздействиям среды

DOI: 10.31857/S0033994624030013, EDN: PUGUO

Абиотический стресс значительно влияет на рост и продуктивность растений и является основной причиной значительного снижения урожайности и общего производства основных сельскохозяйственных культур во всем мире соответственно на 70 и 50% [1]. Амплитуда абиотических стрессов резко возросла в последние годы, главным образом из-за антропогенного воздействия. Изменение климата и неправильное землепользование усугубили деградацию земель [2]. Кроме того, появилась настоятельная необходимость вовлечения в сельскохозяйственный оборот более засушливых

и засоленных территорий, чтобы удовлетворить растущие потребности в продовольствии, особенно в развивающихся странах [3].

Абиотические стрессы могут быть вызваны различными факторами: экстремальными температурами, засухой, засолением, УФ-излучением, тяжелыми металлами, которые ограничивают рост и изменяют химический и компонентный состав растений [4, 5]. Эти неблагоприятные воздействия нарушают баланс между генерацией и уничтожением активных форм кислорода (АФК, Reactive oxygen species — ROS) и усиливают

их распространение, что повреждает жизненно важные макромолекулы (нуклеиновые кислоты, белки, углеводы и липиды) и в конечном итоге приводит к гибели клеток [1]. АФК включают как свободнорадикальные формы (супероксид-анион-радикал, O_2^-) гидроксильный радикал $OH^\bullet$, пергидроксирадикал $HO_2^\bullet$, алкоксирадикалы $RO^\bullet$), так и нерадикальные (молекулярные) формы (перекись водорода H_2O_2 и синглетный кислород 1O_2). В нормальных условиях потенциально токсичные метаболиты кислорода генерируются на низком уровне и существует баланс между выработкой и подавлением АФК. Они играют в растениях две разные роли; в низких концентрациях действуют как сигнальные молекулы, которые опосредуют некоторые реакции в клетках растений, включая реакции на стресс. Однако различные экологические стрессы нарушают клеточный гомеостаз и усиливают накопление АФК. Количество АФК, вырабатываемых в результате «окислительного взрыва», может превысить способности систем их улавливания, что приводит к накоплению высоких уровней внутриклеточных АФК [6]. Это вызывает окислительное повреждение липидов мембран (приводит к изменению внутренних свойств мембран, таких как текучесть), нуклеиновых кислот, ингибирование синтеза белков, потерю активности ферментов, необратимое нарушение работы других метаболических структур, что в конечном итоге приводит к гибели клеток [7].

Чтобы избежать окислительного повреждения, растения выработали различные механизмы восстановления, включая ферментативные (супероксиддисмутаза, каталаза, аскорбатпероксидаза, и др.) и неферментативные (сахара, некоторые аминокислоты, фенольные соединения — фенольные кислоты, флавоноиды и т.п.) системы антиоксидантной защиты. Эти системы, действуя совместно, контролируют каскады окисления и защищают растительные клетки от повреждения путем удаления АФК [8–10]. Антиоксидантные метаболиты накапливаются в клетках мезофилла, хлоропластах и митохондриях, которые могут серьезно пострадать от АФК [2].

Растения, как организмы, лишённые мобильности, развили сложные и хорошо организованные регуляторные механизмы адаптации и устойчивости к биотическим и абиотическим стрессовым условиям, сложные альтернативные стратегии защиты. Они могут быть различными

для разных видов растений, зависеть от характера и тяжести стресса [4] и включать использование разнообразных биологически активных соединений (БАС) в качестве инструментов для преодоления стрессовых состояний. Следует отметить мнение ряда исследователей о том, что увеличение в условиях абиотического стресса содержания определенных БАС может также положительно повлиять на ценность сельскохозяйственных культур и ряда растительных продуктов, поскольку такие метаболиты часто имеют большое значение как полезные для здоровья соединения в питании человека [11, 12].

Естественная стрессоустойчивость — это очень сложный процесс, который нельзя объяснить действием молекул какого-то одного вида или единственного механизма [13]. Защитные реакции растений, как правило, носят многокомпонентный характер. Механизмы адаптации к условиям окружающей среды, основанные на активации специфических физиологических и молекулярных реакций, приводят к изменениям в метаболизме растений с целью минимизировать повреждения, вызванные стрессом, обеспечить защиту и выживание вида в специфических условиях. Под действием абиотического стресса меняется первичный метаболизм. Среди первичных метаболитов сахара, сахарные спирты (полиолы), аминокислоты, алифатические полиамины (содержащие две или более аминогрупп) являются наиболее важными метаболитами, на концентрацию которых в тканях растений влияет стресс. Абиотические стрессовые факторы оказывают влияние и на липидный состав растений. Различные группы липидов, такие как жирные кислоты, фосфатидные кислоты, инозитолфосфаты, диацилглицерины, растительные оксипиены (жасмонаты), шинголипиды и N-ацетилэтаноламин, участвуют в передаче сигналов при стрессовых состояниях [14]. Абиотический стресс вызывает изменения и вторичного метаболизма, влияя на содержание фенольных соединений, терпеноидов, глюкозинолатов.

К настоящему времени накоплено много данных об изменениях содержания в растительных тканях ряда биологически активных веществ под влиянием различных абиотических стрессов. Но представляют интерес, в первую очередь, данные именно об адаптивном характере этих изменений, связи с выполнением определенных защитных функций и механизмах их осуществления при стрессах.

Цель обзора — анализ сведений о соединениях, участвующих в защите растений от неблагоприятных абиотических воздействий окружающей среды.

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОВ НА РАСТЕНИЯ

Абиотические стрессы весьма разнообразны. Температурный стресс может быть двух типов: тепловой (выше оптимальной температуры) и низкотемпературный (ниже оптимальной температуры). Он является одним из основных стрессов, ограничивающих рост, развитие и продуктивность растений. Среди многочисленных фенотипических симптомов, наблюдаемых после воздействия температурного стресса, можно назвать плохую всхожесть семян, задержку роста всходов, уменьшение размеров и повышенное увядание листьев и, наконец, отмирание тканей [12]. Температурный стресс подавляет репродуктивные процессы, снижает относительное содержание воды, нарушает процесс ассимиляции углерода, увеличивает накопление АФК, что приводит к окислительному стрессу. Он вызывает перекисное окисление липидов, нарушение стабильности мембран и ферментов, а также денатурацию нуклеиновых кислот, выраженный метаболический дисбаланс [15].

Сочетание малого количества осадков, пониженного уровня грунтовых вод и недостаточной доступности воды приводит к стрессу, вызванному засухой. Она влияет на физиологические и метаболические процессы растений, снижает рост, оказывает негативное влияние на урожайность, лимитирует репродуктивное развитие и выживание растений. Водный стресс приводит к снижению ассимиляции CO_2 и интенсивности фотосинтеза [15]. Засуха нарушает клеточный гомеостаз, приводя к выработке АФК, что вызывает повреждение клеточных компонентов.

Засоление возникает в результате массового накопления солей вблизи корневой зоны, что ограничивает рост растений, главным образом за счет двух механизмов: осмотического стресса и ионной токсичности [15]. В условиях засоления осмотическое давление почвы намного превышает осмотическое давление растительных клеток, что ограничивает поглощение воды и минералов. Ионная токсичность в тканях растений, чаще из-

за накопления натрия, вызывает повреждение клеток путем разрушения мембран и нарушает физиологические процессы растений, включая фотосинтез, дыхание, транспирацию и осморегуляцию [16]. Солевой стресс также вызывает образование АФК в хлоропластах и митохондриях, что приводит к ряду деструктивных процессов [6].

Стресс может быть связан с действием тяжелых металлов, таких как Mn, Fe, Cu, Cd, Zn, Hg, As, Ni. Они накапливаются в почве в результате сброса промышленных отходов и сточных вод. Хотя некоторые из этих металлов важны для роста и развития растений, однако их избыточные концентрации в почве оказывают пагубное влияние на растения. Такой стресс вызывает денатурацию или инактивацию ферментов, связанных с дыханием и фотосинтезом. Он приводит к выработке АФК и окислительному повреждению растений.

Световой стресс, обусловленный чрезмерно высокими уровнями ультрафиолетового (УФ) и видимого излучения, оказывает вредное физиологическое воздействие на растения, влияя на концентрацию хлорофилла, содержание белков и липидов, вызывая повреждение тканей [17]. Избыток видимого света может вызвать серьезное повреждение фотосинтетического аппарата, но это зависит от времени и интенсивности воздействия [12]. УФ-излучение разделяют на три сегмента: УФ-А, УФ-В и УФ-С с длинами волн соответственно 315–400, 280–315 и менее 280 нм. УФ-В может вызвать серьезные метаболические нарушения у растений, отрицательно влияя на фотосинтез и транспирацию, способствуя повреждению клеток. Этот тип излучения ослабляет защитные механизмы и подавляет рост растений [16].

РОЛЬ ПЕРВИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ В ПОВЫШЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Реакция растений на абиотические стрессы окружающей среды может быть эффективной за счет накопления различных типов низкомолекулярных органических соединений, так называемых совместимых растворенных веществ (compatible solutes). Они включают сахара и их производные (сахароза, трегалоза, полиолы, олигосахариды семейства раффинозы (RFO), олигофруктаны), аминокислоты и их производные.

Для этих соединений характерны небольшая молекулярная масса, высокая растворимость, относительно низкая реакционная способность и отсутствие токсичности даже при высоких концентрациях. Совместимые растворенные вещества играют важную роль в повышении устойчивости к стрессу, поддерживая и стабилизируя клеточную структуру, защищая клеточные мембраны, в том числе стабилизируя мембраны тилакоидов для активизации фотосинтеза, снижая токсическое действие АФК, регулируя передачу сигналов стресса [18–20]. Эти соединения важны для борьбы с ослаблением и прекращением физиологической активности растений, включая все ключевые процессы, такие как фотосинтез, биосинтез фотосинтетических пигментов, скорость транспорта электронов, синтез белка, липидный обмен, передача сигналов. Совокупность этих соединений играет важную роль в осмотической регуляции, и, вполне вероятно, что накопленная смесь совместимых растворенных веществ лучше защищает клеточную структуру, чем любое из них по отдельности [21].

Олиго- и полисахариды, их производные

Углеводный обмен играет важную роль в стрессоустойчивости, поскольку он напрямую связан с фотосинтетической активностью. В экстремальных климатических условиях растения накапливают больше растворимых сахаров [11]. К ним относятся, в частности, глюкоза, фруктоза, сахароза, трегалоза. Сахароза — невосстанавливающий дисахарид глюкозы и фруктозы; у некоторых галотолерантных организмов она способствует улучшению роста при высокой солености. Трегалоза — невосстанавливающий дисахарид глюкозы, который защищает растения от окислительного стресса, экстремальных температур, обезвоживания и гиперосмотических условий [5].

Растворимые сахара служат осмопротекторами и антиоксидантами, дают возможность поддерживать клеточный тургор и удалять активные формы кислорода (АФК), образующиеся при стрессе, повышают стабильность мембран и белков, защищают клеточные структуры от повреждений [22]. Их накопление улучшает способность растений поглощать и удерживать воду. Кроме того, большинство осмотических регуляторов не могут защитить белки и биопленки от потери воды в условиях сильной засухи; только растворимые сахара могут заменить молекулы

воды и образовать водородные связи с белками для поддержания структуры и функций белков. Так, трегалоза и сахароза оказывают стабилизирующее и защитное действие на биологические мембраны и белки. Молекулы этих сахаров могут замещать молекулы воды вокруг полярных групп, присутствующих в фосфолипидных мембранах и белках, действуя как связующее звено между соседними липидами и заполняя пробел, образовавшийся после обезвоживания. Таким образом, они могут сохранить нативную структуру мембраны в отсутствие воды [23, 24]. По данным А. К. Sum с соавторами [25], взаимодействие молекул этих дисахаридов с бислоем фосфолипидов происходит на поверхности бислоя и обусловлено образованием множественных водородных связей с определенными группами липидов. Молекулы дисахаридов принимают определенные конформации, чтобы вписаться в топологию поверхности бислоя, часто взаимодействуя одновременно с тремя различными липидами. При высоких концентрациях эти дисахариды могут служить эффективной заменой воды.

Сахара, такие как глюкоза, сахароза, трегалоза, мальтоза, раффиноза, не только действуют как структурные компоненты и метаболические ресурсы, но также функционируют как первичные сигнальные молекулы и регулируют сигналы, контролирующие экспрессию многих генов и ферментов, участвующих в углеводном обмене и связанных с устойчивостью к тепловому стрессу [22]. В частности, трегалоза известна как сигнальная молекула, регулирующая метаболизм углерода и абсцизовой кислоты в условиях стресса [26]. Роль трегалозы и трегалозо-6-фосфата в передаче сигналов абиотического и биотического стресса отмечают А. Janská с соавторами [27].

Полиолы (маннитол, сорбитол, инозитол и др.) представляют собой многоатомные органические соединения, образующиеся в результате реакции восстановления альдегидных или кетогрупп сахаров до гидроксильных групп. Они играют большую роль в осмотической адаптации и обеспечивают устойчивость растений к засолению и дефициту воды. Различные полиолы, вырабатываемые во время абиотического стресса, могут снизить риск повреждения клеток и ускорить рост растения [22, 28]. По мнению А. Janská с соавторами [27], полиолы могут действовать как криопротекторы. Маннитол защищает клеточные структуры, в частности хлоропласты, от фотоо-

кислительного повреждения [26], осуществляет осморегуляцию путем повышения содержания K^+ , Ca^{2+} и снижения содержания Na^+ . В условиях стресса гашение токсичных гидроксильных радикалов осуществляется путем высвобождения большого количества маннитола [8]. Инозитол, пинитол, сорбитол и его изомер галактинол также обладают осмопротекторным действием.

Фруктаны представляют собой полимеры на основе фруктозы, синтезируемые на основе сахарозы ферментами фруктозилтрансферазами. Накопление фруктанов связано с улучшением устойчивости к замораживанию и/или охлаждению, а также к засухе [29]. Одним из способов адаптации к стрессу является вакуолярное накопление фруктанов, которые участвуют в реакциях на стресс [3]. Фруктаны обладают выраженными антиоксидантными свойствами и играют роль в вакуолярных антиоксидантных механизмах, способствуя клеточному гомеостазу АФК [30]. Водорастворимая природа фруктанов может обеспечить их быструю адаптацию в качестве криопротекторов для обеспечения оптимальной защиты мембран. Фруктаны могут стабилизировать мембраны за счет прямого связывания с фосфатными и холиновыми группами мембранных липидов, что приводит к уменьшению оттока воды и защите структурной целостности мембран. Фруктаны типа инулина представляют собой гибкие структуры, которые могут принимать различные конформации, что позволяет им глубоко проникать в мембраны [13, 29]. По мнению R. Valluru, W. Van den Ende [13], смесь фруктанов с высокой и низкой степенями полимеризации (образующихся после их частичного гидролиза, вызванного стрессом) может обеспечить превосходную мембранную защиту. Это может служить указанием на специфические синергические эффекты. Так, по данным D. K. Hinch с соавторами [31], у растений ржи и овса во время засухи смесь олигофруктанов (со степенью полимеризации менее 7) и высокомолекулярных фруктанов в намного большей степени способствовала стабилизации мембран, чем каждая из этих фракций по отдельности.

Аминокислоты и их производные

В ответ на различные абиотические стрессы в растениях происходит эндогенное накопление аминокислот. Они способствуют поддержанию клеточной осморегуляции, защищают важные биологические макромолекулы и клеточные

структуры от окислительного повреждения, удаляют АФК [20, 32]. Эти метаболиты имеют амфотерную природу, что делает их идеальными буферами, защищающими растительные клетки от воздействия абиотических стрессов, путем поддержания благоприятных значений клеточного pH [33]. Аминокислоты служат потенциальными сигнальными молекулами, а также предшественниками важных компонентов метаболических сетей, реструктурируемых во время абиотических стрессов; их накопление рассматривается как важный механизм устойчивости к абиотическому стрессу [20].

Стресс засухи обычно вызывает накопление некоторых аминокислот, в том числе пролина, а также углеводов и полиолов, которые выполняют осмопротекторную роль. Но, в то время как увеличение содержания углеводов происходит как краткосрочная реакция, накопление пролина и других аминокислот наблюдается после длительной засухи [15].

Пролин защищает растения от различных видов абиотического стресса: засухи, засоления, экстремальных температур, ультрафиолетового излучения и т.д. [21, 34 и др.]. Стрессовая среда приводит к повышенному производству пролина в растениях, что способствует стрессоустойчивости [35, 36]. Он защищает от деградации пластиды и митохондрии, участвует в регулировании клеточного окислительно-восстановительного баланса [37].

Как отмечают X. Yang с соавторами [38], в качестве вещества, регулирующего осмотическое давление, пролин преимущественно накапливается в вакуолях растений. Когда клетка подвергается осмотическому стрессу, пролин транспортируется в цитоплазму и приводит к снижению осмотического потенциала, сохраняя при этом тургор и содержание воды. Когда содержание воды в клетках снижается, пролин может действовать как «заменитель воды», стабилизируя клеточную структуру посредством гидрофильных взаимодействий и водородных связей [21]. В условиях стресса пролин может связываться с белками, образуя защитную пленку на поверхности белков, что сдерживает выход воды из клетки и снижает ее потери. Кроме того, защитная пленка способствует сохранению структуры и активности белков и других биологических макромолекул в хлоропластах и цитозоле [35, 38].

Пролин выполняет также сигнальную функцию. P. E. Verslues, S. Sharma [21] отмечают, что транспорт

пролина между различными частями растения может служить метаболическим сигналом.

По данным S. Nayat с соавторами [36], пролин в стрессовых условиях выступает как хелатор тяжелых металлов (образует комплексы с тяжелыми металлами, такими как кадмий, тем самым снижая их токсичность). Р. В. Kavi Kishor с соавторами [34] отмечают, что пролин снижает выработку АФК за счет гашения в тилакоидах синглетного кислорода и супероксидных радикалов, образующихся при высокотемпературном стрессе. Этот механизм может быть наиболее важным в случаях сильного обезвоживания растительной ткани [21]. Пролин может влиять на пролиферацию или гибель клеток и запускать экспрессию специфических генов, что имеет большое значение для восстановления растений после стресса [35]. По мнению Р. Е. Verslues, S. Sharma [21], наблюдения, что многие растения накапливают большие количества пролина как часть их стратегии ответа на стресс, указывают на преимущество этого ответа перед другими возможными стратегиями.

Результаты ряда исследований свидетельствуют о повышении стрессоустойчивости и при экзогенном применении пролина в низких концентрациях. Например, повышение стрессоустойчивости выявлено при добавлении пролина в культуральную среду для арахиса, люцерны, табака; нанесении его в виде опрыскивания на рассаду и/или вегетирующие растения кукурузы; при предпосевной обработке семян пшеницы и золотистой фасоли [36]. Однако в некоторых работах указывается на токсическое действие пролина при его экзогенном введении в высоких концентрациях (40–50 мМ): ухудшение роста побегов *in vitro* в эксплантах гипокотилей арабидопсиса, снижение роста рассады риса [36].

Глицин-бетаин (триметилглицин, GB) — метилированное производное аминокислоты глицин, относящееся к четвертичным аммониевым соединениям [10]. Это водорастворимое вещество с амфотерными характеристиками. Его накопление повышает устойчивость растений к различным абиотическим стрессам на всех этапах их жизненного цикла. Повышенное накопление глицин-бетаина происходит преимущественно в хлоропластах и связано с инициацией сети взаимодействий между фотосинтетическим аппаратом растения, его гормонами «стресса» и «роста» и активными формами кислорода [39]. Такие вза-

имодействия, по-видимому, являются основными факторами, ведущими к эффективной адаптации высших растений к широкому спектру стрессов окружающей среды и смягчению их последствий. Глицин-бетаин может поддерживать фиксацию CO_2 в условиях стресса, что, в свою очередь, предотвращает избыточное накопление АФК, защищая хлоропласты [18, 26], и предохраняет клетки от окислительного повреждения [40]. Во время теплового стресса глицин-бетаин способствует поддержанию или увеличению активности ферментов, улавливающих АФК (каталазы, аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы, дегидроаскорбатредуктазы и др.), которые уменьшают уровни АФК в клетках, что приводит к смягчению воздействия абиотического стресса на фотосинтетический аппарат. Кроме того, накопление глицин-бетаина приводит к повышению уровня антиоксидантов, таких как аскорбат и восстановленный глутатион [18].

Подобно пролину, глицин-бетаин является органическим осмолитом, который накапливается у различных видов растений в ответ на стрессы окружающей среды и играет активную роль в обеспечении осмотической адаптации [40]. В условиях стресса глицин-бетаин способствует сохранению целостности мембран, стабилизирует структуру и свойства биологических макромолекул, имеющих важное физиологическое значение в поддержании нормального дыхания и фотосинтеза растений [37, 38, 41].

Как отмечает S. A. Ganie [20], аминокислоты серин и аланин играют решающую роль в смягчении последствий засухи и солевого стресса за счет участия в осморегуляции, защищают фотосинтетический аппарат от фотоингибирования. Как α -аланин, так и β -аланин имеют большое значение для поддержания процесса фиксации азота в условиях засухи и повышают устойчивость растений к различным абиотическим стрессам, особенно к гипоксии и затоплению.

Также при стрессе от засухи накапливаются и другие аминокислоты: лейцин, изолейцин, валин, лизин и метионин (например, в листьях пшеницы и арабидопсиса, листьях и цветках томата, побегах кукурузы [20]). При этом максимальным содержанием отличаются лейцин, изолейцин и валин — аминокислоты с разветвленным углеродным скелетом (branched-chain amino acids — BCAAs). Они могут участвовать

в механизмах окислительно-восстановительной регуляции (redox buffering) и передачи энергии, аналогично метаболизму пролина: так, при синтезе пролина в хлоропластах или цитозоле используется НАДФН, тогда как при катаболизме пролина в митохондриях высвобождается восстановитель. Регулирование баланса синтеза и деградации пролина может смягчить дисбаланс клеточного окислительно-восстановительного процесса. В большинстве случаев пролин накапливается в самых больших количествах и, вероятно, является наиболее важным компонентом окислительно-восстановительной регуляции при стрессе, вызванном засухой [21].

По наблюдениям S. A. Ganie [20], эндогенное накопление ароматических аминокислот (фенилаланина, тирозина и триптофана) играет жизненно важную роль в устойчивости растений к засухе; в частности, триптофан может защищать белки от повреждений, вызванных АФК.

В условиях засухи и высокой засоленности наблюдается также резкое увеличение содержания аминокислот аспарагина и треонина (например, в стеблях люпина, корнях и побегах риса, побегах кукурузы, листьях пшеницы и клубнях картофеля) [20]. Накопление аминокислот гистидина и аспарагина в корнях томата, цистеина в растениях арабидопсиса рассматривается как активный ответ на стресс, вызванный воздействием тяжелых металлов (кадмий, никель, свинец).

В условиях абиотического стресса у растений наблюдается также накопление 4-аминобутановой кислоты (GABA, γ -аминомасляная кислота, ГАМК). Это непротеиногенная аминокислота, накопление или экзогенное применение которой способствует росту растений и может облегчить стресс за счет активизации систем антиоксидантной защиты [42]. ГАМК быстро накапливается в ответ на различные стрессы (высокие и низкие температуры, засоление, гипоксия), что позволило сделать вывод о том, что она может функционировать как сигнальная молекула. Это соединение участвует в регуляции внутриклеточного pH и обеспечивает защиту от окислительного повреждения, возникающего в ответ на некоторые абиотические стрессы. Механизм развития солеустойчивости с помощью ГАМК включает стимулирование фотосинтеза и флуоресценции хлорофилла, усиление антиоксидантной активности и осмотическую регуляцию посредством накопления осмолитов,

участие в устранении негативного эффекта тяжелых металлов (кадмий, хром). По данным Y. Ma с соавторами [43], в условиях засоления у проростков ячменя экзогенная обработка ГАМК повышала активность и экспрессию генов, участвующих в биосинтезе фенольных соединений, что вызвало их накопление.

ВЛИЯНИЕ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ НА УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Как биотические, так и абиотические стрессы отвлекают значительное количество субстратов от первичного метаболизма на образование вторичных защитных продуктов, вызывая тем самым сдвиг доступных ресурсов в пользу синтеза и накопления различных вторичных метаболитов (secondary metabolites, SM) [44]. Это отражается на скорости роста, продуктивности, репродуктивной способности и конкурентоспособности организмов. Виды, производящие защитные метаболиты, вынуждены выделять меньше ресурсов на рост и размножение, что приводит к компромиссу между ростом и защитой, который регулирует потоки углерода между первичным и вторичным метаболизмом, тем самым обеспечивая адаптацию к стрессам окружающей среды [45].

В ответ на разнообразные абиотические стрессы растения воспринимают неблагоприятные сигналы через различные рецепторы, а затем они передаются рядом медиаторов в транскрипционные факторы (TF). Эти факторы напрямую связываются с цис-элементами на промоторах генов, регулируя экспрессию генов и последующий биосинтез вторичных метаболитов [46]. Различные стрессовые факторы могут активировать один и тот же сигнальный путь и индуцировать биосинтез одних и тех же вторичных метаболитов. В ходе эволюции растения приобрели способность вырабатывать обширный и разнообразный набор таких соединений, которые не требуются в первичных процессах роста и развития и не имеют непосредственного значения для основного фотосинтетического или дыхательного метаболизма. Но они имеют большое значение для взаимодействия с окружающей средой, репродуктивной стратегии и реализации защитных механизмов [45].

При различных экологических стрессах вторичные метаболиты играют решающую роль

в адаптации, обеспечивают выживание, устойчивость и конкурентоспособность растений [47]. Эти соединения поглощают активные формы кислорода (АФК), защищая растения от перекисного окисления липидов и других окислительных повреждений. Кроме того, вторичные метаболиты выполняют сигнальные функции, они важны для смягчения токсических эффектов стресса посредством экспрессии генов, реагирующих на стресс. В организме растения происходят физиологические модификации, такие как корректировка вторичного метаболизма, ионного и водного баланса и т.д., которые могут прямо или косвенно обеспечить фенотипическую реакцию стрессоустойчивости [48, 49].

В зависимости от пути биосинтеза вторичные метаболиты подразделяются на три основные группы: фенольные соединения (фенольные кислоты, фенилпропаноиды, флавоноиды, лигнаны), терпеноиды и азотистые соединения [50]. Большинство литературных данных в основном касается роли в защите от абиотических стрессов только фенольных соединений и терпеноидов.

Фенольные соединения

Отличительной чертой абиотического стресса является накопление в тканях растений фенольных соединений, которые помогают растениям справляться с ограничениями окружающей среды [1, 51, 52]. Такое накопление обусловлено повышением активности ферментов фенилаланин-аммиак-лиазы (PAL), халконсинтазы (CHS) и других; также увеличивается активность фосфоенолпируват (PEP)-карбоксилазы, что позволяет предположить сдвиг от продукции сахарозы к процессам поддержки защиты и восстановления [9, 45].

Абиотические стрессы (засуха, засоление, высокая/низкая температура, ультрафиолетовое излучение, тяжелые металлы) активируют процесс передачи сигналов в клетках, что приводит к усилению транскрипции фенилпропаноидного пути, способствуя накоплению различных фенольных соединений [1]. Способность синтезировать фенольные соединения вырабатывалась в ходе эволюции у разных линий растений, когда такие соединения удовлетворяли конкретные потребности, что позволяло растениям справляться с постоянно меняющимися экологическими проблемами в течение эволюционного времени. В частности, успешная адаптация к суше некоторых высших представителей Charophyceae, которые рассма-

триваются как прототипы амфибийных растений, предположительно предшествовавших настоящим наземным растениям при их выходе из водной среды на сушу, была достигнута во многом за счет массового формирования «фенольных экранов ультрафиолетового света» [45].

Фенольные соединения играют ключевую роль в качестве защитных соединений, когда стрессы окружающей среды могут привести к увеличению производства свободных радикалов и окислительным повреждениям растений [44, 53]. Они обладают антиоксидантными свойствами и способны поглощать свободные радикалы, что приводит к снижению перекисного окисления клеточных мембран, тем самым защищая растительные клетки от вредного воздействия окислительного стресса [2, 9, 54, 55]. В качестве антиоксидантов фенольные соединения участвуют в нейтрализации активных форм кислорода (АФК), катализируя реакции оксигенации и ингибируя активность окислительных ферментов. А. Petridis с соавторами [56] приводят данные о весьма значительной корреляции между общим содержанием фенольных соединений и антиоксидантной активностью как в листьях, так и в корнях у четырех сортов *Olea europaea* L. в условиях засоления.

Фенольные соединения способны осуществлять осморегуляцию в растениях, обеспечивая множественную защиту от стресса. Они также действуют как сигнальные молекулы [53]. Растения с повышенным синтезом полифенолов при абиотических стрессах обычно лучше приспособляются к лимитирующим условиям среды [55].

Некоторые фенольные соединения, в частности флавонолы, проявляют способность обеспечивать защиту от стресса, вызванного накоплением тяжелых металлов (например, Fe, Cu, Ni, Zn), путем хелатирования, защищая растения от их токсического действия [2, 54, 57], но для их прочного связывания требуются *орто*-гидроксильные группы [45].

Максимальное количество данных собрано о роли флавоноидов в жизни растений. Это природные соединения C₆-C₃-C₆ ряда, в которых имеются два бензольных ядра (А и В), соединенных друг с другом трехуглеродным фрагментом. Флавоноиды накапливаются в ответ на различные биотические и абиотические стрессы и считаются важнейшими защитными соединениями [1, 52, 58, 59]. Полифенольная структура и разнообразная химическая природа флавоноидов обеспечивают множествен-

ные механизмы действия, способствуя выживанию растений в различных суровых условиях [16]. Ряд исследователей приводят данные о том, что увеличение концентрации флавоноидов в листьях является ключевой стратегией защиты при дефиците воды. В частности, J. Laoue с соавторами [60] отмечают высокую способность средиземноморских видов усиливать метаболизм флавоноидов, чтобы пережить засушливый период. Флавоноиды играют роль в модуляции АФК и обладают механизмами УФ-скрининга [61–63]. Их действие в качестве антиоксидантов основано на способности удалять АФК и ингибировать их образование [64–66], активировать антиоксидантные ферменты [67]. Накопление флавоноидов является механизмом защиты от обширного окислительного повреждения фотосинтетического аппарата при атмосферном загрязнении [68].

Антиоксидантные свойства флавоноидов определяются их структурой и связаны с ОН-группами, способствующими стабилизации свободных радикалов [67, 69]. Эти свойства зависят от количества гидроксильных групп и их положения, наличия и характера заместителей в бензольных кольцах, а также гликозилирования. Наличие ОН-группы в положении С₃ кольца А углеродного скелета флавонолов (одной из самых больших групп флавоноидов) способствует более эффективному поглощению АФК [59]. Дигидроксизамещенные в кольце В флавоноиды обладают большей антиоксидантной способностью, в то время как моногидроксизамещенные аналоги В-кольца обладают большей способностью поглощать УФ-излучение [62]. Орто-дигидроксильная структура в кольце В у флавонола кверцетина и его производных (дигидрокверцетина, 3-рамнозида кверцетина и др.), делает их очень эффективными антиоксидантными соединениями и является основным фактором способности удалять АФК [45, 69]. K. Parvin с соавторами [70] отмечают, что экзогенное применение кверцетина на томатах в условиях засоления приводило к снижению отношения Na^+/K^+ , повышению относительного содержания воды в листьях, увеличению количества пролина, а также снижению содержания перекиси водорода и активности липоксигеназы, что указывает на ослабление ионного, осмотического и окислительного стрессов соответственно.

По данным R. A. Larson [17], наибольшую активность проявляют свободные флавонолы миритетин и робинетин, имеющие по три гидроксиль-

ные группы в кольце В. Большинство свободных флавонолов являются эффективными антиоксидантами как в водной, так и в липидной фазе, но увеличение гидроксильных групп в кольце В повышает их активность. Гликозилирование флавоноидов снижает их антиоксидантную активность, но эффект более выражен, когда оно происходит в кольце В. При этом антиоксидантная активность имеет тенденцию к снижению с увеличением количества углеводных фрагментов [71].

Флавоноиды с антиоксидантными свойствами расположены в клетках мезофилла и в центрах генерации АФК, то есть в хлоропластах. Здесь они легко могут гасить H_2O_2 , гидроксильный радикал и синглетный кислород [62]. Окислительный стресс может усугубляться в условиях, ограничивающих диффузию CO_2 , в частности при засухе, засолении, низких и высоких температурах, дефиците питательных веществ. В таких ситуациях активность ферментов, детоксицирующих АФК, может значительно снижаться в хлоропластах; при этом усиливается биосинтез флавоноидов, улавливающих АФК. Очевидно, флавоноиды представляют собой систему антиоксидантной защиты в тканях растений, подвергающихся различным стрессам [62]. Так, стресс засухи способствует окислительному стрессу, под влиянием которого усиливается биосинтез флавоноидов. R. Jan с соавторами [47] отмечают, что в растениях томата при засухе повышались уровни кемпферола и кверцетина, которые могут детоксицировать молекулы H_2O_2 . Одним из факторов, способствующих антиоксидантному действию флавоноидов, является их взаимодействие с полярными головными группами фосфолипидов мембран на границе раздела липид–вода [72].

Флавонолы кверцетин и кемпферол подавляют фотоперекисное окисление липидов. Некоторые флавоноиды (например, лютеолин) являются мощными ингибиторами ферментов липоксигеназы и простагландин-синтетазы, которые превращают полиненасыщенные жирные кислоты в кислородсодержащие вещества.

Повышенное накопление флавоноидов в ответ на УФ-излучение может уменьшить повреждение подвергшихся воздействию листьев за счет поглощения определенных длин волн. Противодействуя негативным последствиям воздействия УФ-излучения, флавоноиды (в частности гликозиды кверцетина) накапливаются в растительных

клетках и защищают их, создавая щит под эпидермальным слоем. Они действуют как внутренние светофильтры для защиты хлоропластов и других органелл от повреждения УФ-излучением посредством механизмов УФ-экранирования [73]. При этом группа флавонолов играет важную роль в защите от ультрафиолета, ингибируя образование АФК и подавляя АФК после их накопления [61, 62]. Флавонолы кверцетин и кемпферол ингибируют фотообесцвечивание каротиноидов в хлоропластах.

В реакциях как на абиотический, так и биотический стресс могут играть роль и антоцианы, также относящиеся к группе флавоноидов [11]. По данным R. Nakabayashi с соавторами, избыточное накопление антоцианов, характеризовавшихся сильной антиоксидантной активностью *in vitro*, смягчало накопление активных форм кислорода *in vivo* в условиях окислительного стресса и засухи [65]. Они детоксицируют АФК, образующиеся в результате фотохимических реакций, поглощают избыточное видимое и ультрафиолетовое излучение [16]. Защитный эффект при воздействии ультрафиолета показан для высоких концентраций антоцианов [1, 2, 17], а также изофлавоноидов. Эти соединения предотвращают повреждения и последующую гибель клеток, защищая ДНК от димеризации и разрушения [74]. Высокая антиоксидантная активность отмечена и для халкона бутеина [17].

Большое значение для защиты растений от стресса имеют также фенольные кислоты. Как отмечают W. A. El-Soud с соавторами [76], обработка семян нута эллаговой кислотой ускоряла прорастание семян и рост проростков в условиях осмотического стресса, а также повышала устойчивость к нему. У проростков наблюдали значительное увеличение антиоксидантной способности, более низкие уровни перекисного окисления липидов, утечки электролитов и H_2O_2 . Активность антиоксидантных ферментов (каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутазы, глутатионредуктазы) и ферментов шикиматного пути биосинтеза флавоноидов заметно увеличивалась. С. Ozfidan-Konakci и соавторы [77] приводят данные о том, что экзогенная галловая кислота способствовала детоксикации H_2O_2 и снижала перекисное окисление липидов за счет усиления активности каталазы и пероксидазы, обеспечивала эффективное использование воды и повышала толерантность растений сои; кроме того, она ослабляла низкотемпературный стресс. У *Achillea pachycephala*

Rech. f., по данным S. Gharibi с соавторами [78], в условиях засухи концентрации фенольных кислот (хлорогеновой, кофейной) и ряда флавоноидов возрастали с увеличением продолжительности стресса; в конце периода стресса экспрессия соответствующих генов также увеличивалась. У *Achillea filipendulina* Lam. в условиях умеренного и тяжелого стресса засухи наблюдалось высокое общее содержание флавоноидов и фенольных соединений в целом [79].

Салициловая кислота (SA) обычно участвует в защитных реакциях растений при стрессах окружающей среды, в частности в активации антиоксидантной системы. Она является потенциальной сигнальной молекулой и может эффективно смягчать неблагоприятное воздействие сильного освещения на растения. Экзогенная SA повышала активность антиоксидантных ферментов и значительно уменьшала накопление АФК и гибель клеток у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. при высоком освещении [80]. По данным M. Chavoushi с соавторами [81], при влиянии стресса засухи у сафлора *Carthamus tinctorius* L. обработка салициловой кислотой приводила к повышению скорости фотосинтеза, содержания антоцианов и активности фенилаланин-аммиаклиазы (одного из основных ферментов биосинтеза фенольных соединений). Z. Zhang и соавторы [82] отмечали способность экзогенной салициловой кислоты смягчать воздействие высокотемпературного стресса на растения *Capsicum annuum* L. Она снижала окислительное повреждение семян; ингибировала потерю воды и поддерживала целостность клеточной структуры, регулируя содержание осмотически активных веществ; снижала продукцию активных форм кислорода (АФК); повышала активность защитных ферментов и содержание неферментативных поглотителей АФК, а также поддерживала высокий уровень фотосинтетической способности.

По мнению R. A. Larson [17], флавоноиды и фенольные кислоты — это наиболее перспективные соединения, повышенная концентрация которых может служить мерой устойчивости растений к техногенному стрессу. Усиление метаболизма флавоноидов и их продукции в условиях климатического стресса можно интерпретировать как улучшение системы химической защиты растения [60].

Терпеноиды (изопrenoиды)

Воздействие терпеноидов и их производных на растения при абиотических стрессах приводит

к усилению важных для выживания растения защитных реакций, выражающихся в повышении активности антиоксидантной системы, увеличении содержания низкомолекулярных протекторов белка и других физиологически активных веществ. В результате повышается адаптационный потенциал растительного организма, нормализуются процессы роста, функционирования фотосинтетического аппарата, азотного метаболизма, водного обмена и т.п. Механизм ростостимулирующей активности тритерпеновых гликозидов предположительно осуществляется в результате модулирования действия фитогормонов путем влияния на транспорт, внутриклеточное содержание и (или) передачу гормональных сигналов [83]. Регулирующее действие на клетки может быть обусловлено также мембранотропной активностью терпеноидов, в основе которой лежит механизм увеличения ионной проницаемости мембран. Они могут снижать абiotический стресс, временно внедряясь в мембрану, усиливая гидрофобные взаимодействия белковых комплексов между собой или с мембранными липидами [84].

Терпеноиды уменьшают последствия окислительного стресса за счет двух механизмов: а) непосредственного взаимодействия с окислителями внутри клеток; б) изменения передачи сигналов АФК. По мнению С. Е. Vickers с соавторами [85], защита от абiotического стресса опосредована прямыми реакциями терпеноидов с окислителями либо внутриклеточно, либо на границе лист–атмосфера.

Летучие изопrenoиды (volatile terpenes) играют важную роль в защите от различных абiotических стрессов, включая высокую освещенность, температуру, засуху и др. Все эти воздействия приводят к окислительному стрессу, а присутствие изопrenoидов улучшает способность растений справляться с его последствиями, регулируя окислительный статус независимо от природы внешнего (физиологического) стрессора. Защита от абiotического стресса осуществляется за счет прямого или косвенного повышения устойчивости к повреждению АФК [85]. В ответ на стресс растения, выделяющие изопрен, уменьшают накопление АФК и защищают растения от окислительных повреждений [49]. Физиологические уровни эндогенного изопрена могут обеспечивать защиту от $^1\text{O}_2$ (синглетного кислорода). Механизмы защиты включают прямую реакцию изопрена с $^1\text{O}_2$. Это действие типично и для других изопrenoидов, но, по мнению V. Velikova с соавторами [86], изопрен может обеспечивать более динамичный механизм

защиты, поскольку он синтезируется быстро, когда высокая интенсивность света приводит к накоплению $^1\text{O}_2$.

Изопрен и монотерпены (синтезируемые из двух молекул изопрена) реагируют также с озоном, снижая его токсичность. Изопрен может предотвратить видимый ущерб, вызванный воздействием озона, и значительно снизить потерю фотосинтетической способности из-за АФК [87]. Эти соединения уменьшают абiotический стресс у ряда видов растений и за счет стабилизации липидных мембран, в результате чего снижается перекисное окисление липидов [49, 86, 87]. Объяснение мембраностабилизирующего действия изопрена было впервые предложено T. D. Sharkey и E. L. Singaas [88]. Благодаря своим липофильным свойствам и месту синтеза (в хлоропластах) изопрен, вероятно, распределяется в липидные фазы тилакоидных мембран. При возникновении теплового стресса мембраны становятся более текучими, а эффективность мембраноассоциированных фотосинтетических процессов снижается. Вероятно, механизм защитного действия изопрена заключается в физической стабилизации гидрофобных взаимодействий (липид–липид, липид–белок и/или белок–белок) при повышении температуры. Это усиливает упорядочение мембраны без существенного изменения ее динамических свойств. Таким образом, присутствие изопрена облегчает фотосинтетические процессы при тепловом стрессе. Учитывая, что другие летучие изопrenoиды также имеют тенденцию к гидрофобности, этот механизм может быть общим.

Прямые доказательства того, что изопрен непосредственно стабилизирует липидные мембраны и снижает вероятность того, что фосфолипидная мембрана подвергается фазовому переходу, индуцированному нагреванием, приводят M. E. Siwko и соавторы [24]. Изопрен противодействует дезорганизации мембран, связанной с повышением температуры. При этом он относительно легко выводится из мембраны при уменьшении температуры и, будучи очень летучим, легко покидает растение после теплового шока. Синтез изопрена позволяет растениям поддерживать фотосинтетическую активность в условиях термического стресса. Растения, выделяющие изопрен, лучше переносят быстрое нагревание листьев под воздействием солнечного света, что способствует их термотолерантности [87, 89]. В листьях наблюдается пониженное накопление АФК, меньшее повреждение клеток и меньший ущерб фотосинтетическим процессам [85].

Стабилизация мембран и прямое антиоксидантное действие изопрена и монотерпенов сводят к минимуму абиотический стресс у ряда видов растений. Подобно изопрену и монотерпенам, многие летучие сесквитерпены растений (образующиеся из трех молекул изопрена) быстро реагируют с АФК, а их эмиссия стимулируется высокими световыми и температурными условиями; таким образом, эти соединения также могут участвовать в устойчивости к абиотическому стрессу [85]. При других типах стресса, например при засолении, растения также могут накапливать терпеноиды в составе эфирных масел [9].

К нелетучим терпеноидам относятся каротиноиды (тетратерпеноиды), содержащие цепь остатков изопрена и несущих многочисленные сопряженные двойные связи, что позволяет легко поглощать энергию возбужденных молекул и рассеивать избыточную энергию в виде тепла. Продукция этих метаболитов сильно увеличивается во время абиотического стресса и может быть связана с их защитной ролью. Они относятся к группе липофильных антиоксидантов и способны детоксицировать различные АФК, ингибируя окислительное повреждение и защищая фотосинтетический аппарат [7]. Каротиноиды (зеаксантин, неоксантин, лютеин) и токоферолы в ответ на окислительные стимулы действуют как антиоксиданты и могут напрямую удалять АФК [49, 88]. Так, каротиноиды, по крайней мере бета-каротин, удаляют синглетные формы кислорода и эффективно защищают липиды, присутствующие в тилакоидных мембранах, от перекисного окисления [17]. Кроме того, каротиноиды поглощают чрезмерный видимый свет и ультрафиолетовое излучение [90].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Абиотические стрессы могут быть вызваны различными факторами: экстремальными температу-

рами, засухой, засолением, УФ-излучением и др. Они значительно ограничивают рост и продуктивность растений во всем мире. В качестве инструментов для преодоления стрессовых состояний растения развили сложные и хорошо организованные регуляторные механизмы адаптации и устойчивости к ним, которые включают, в частности, использование разнообразных биологически активных соединений, являющихся продуктами как первичного (олиго- и полисахариды и их производные, аминокислоты и др.), так и вторичного метаболизма (терпеноиды, фенольные соединения — флавоноиды, фенольные кислоты и т.д.). Они защищают растения от различных видов абиотического стресса. Данные соединения являются эффективными антиоксидантами; удаляют токсичные активные формы кислорода и ингибируют их образование; защищают биологические макромолекулы (белки, липиды, нуклеиновые кислоты) и клеточные структуры от окислительных повреждений; способствуют стабилизации мембран; обладают осмопротекторным действием; способны хелатировать ионы тяжелых металлов; выполняют сигнальные функции посредством экспрессии генов, реагирующих на стресс. Все это способствует эффективной адаптации высших растений к широкому спектру стрессов окружающей среды и значительному ослаблению их последствий, обеспечивает выживание, устойчивость и конкурентоспособность растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада Уральского отделения РАН по теме «Фенотипическое и генетическое разнообразие флоры и растительности Северной Евразии, изучение адаптации интродуцированных растений природной и культурной флоры, с учетом возможных рисков для экосистем», номер государственной регистрации 1022040100468—6-1.6.11;1.6.20.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ см. REFERENCES

Significance of Biologically Active Compounds in Plants for Increasing Their Self-Resistance to Unfavorable Abiotic Impacts

© 2024. E. S. Vasilova^{1,*}

¹*Russian Academy of Sciences, Ural Branch, Institute Botanic Garden, Ekaterinburg, Russia*

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

Abstract. Various abiotic stresses universally affect metabolic processes in plants, significantly limiting their growth and reducing productivity. They can be caused by various factors: extreme temperatures, drought, salinity, UV radiation, heavy metals. Plants, as organisms deprived of mobility, have developed complex and well-organized regulatory mechanisms of adaptation and resistance to abiotic stress conditions, complex alternative defense strategies. They can vary for different plant species, depend on the nature and severity of stress and include the use of the various biologically active compounds as tools to overcome stress conditions and increase plant resistance to adverse environmental influences. These include compounds of both primary metabolism (oligo- and polysaccharides and their derivatives, polyols, amino acids) and secondary metabolism (terpenoids, phenolic compounds – flavonoids, phenolic acids, etc.). These compounds are active antioxidants and provide protection against oxidative damage resulting from various abiotic stresses. They are able to remove and inhibit the formation of reactive oxygen species (ROS), activate antioxidant enzymes, reduce the activity of oxidative enzymes, which leads to a decrease in peroxidation of cell membranes; protect cell structures and important biological macromolecules (proteins, lipids, nucleic acids), which are of great physiological importance for maintaining normal plant life. These compounds are characterized by an active role in providing osmotic adaptation, some of them can effectively replace water molecules, stabilizing the cellular structure through hydrophilic interactions and hydrogen bonds and providing plant resistance to salinity and water deficiency. These biologically active compounds also function as primary signaling molecules and regulate signals that control the expression of many genes and enzymes involved in metabolic processes and associated with stress resistance. Some, such as flavonoids, counteract the negative effects of UV radiation by acting as internal light filters to protect chloroplasts and other organelles from damage. Flavonoids also show the ability to provide protection against stress caused by the accumulation of heavy metals by chelating them and reducing their toxicity. In general, various groups of bioactive compounds are important for combating the weakening and cessation of plant physiological activity, including all key processes such as photosynthesis, biosynthesis of photosynthetic pigments, electron transport, protein synthesis, lipid metabolism, water metabolism and others. Under various environmental stresses, they play an important role in adaptation, ensuring the survival, stability and competitiveness of plants in response to environmental impacts over the life course.

Keywords: biologically active compounds, abiotic stress, plant resistance to environmental impacts

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was carried out as part of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences research project No. 1022040100468-6-1.6.11;1.6.20 «Phenotypic and genetic diversity of flora and vegetation of Northern Eurasia, study of adaptation of introduced plants from natural and cultural flora, considering possible risks for ecosystems».

REFERENCES

1. Sharma A., Shahzad B., Rehman A., Bhardwaj R., Landi M., Zheng B. 2019. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. — *Molecules*. 24(13): 2452. <https://doi.org/10.3390/molecules24132452>
2. Kumar S., Abedin M. M., Singh A. K., Das S. 2020. Role of phenolic compounds in plant-defensive mechanisms. — In: *Plant Phenolics in Sustainable Agriculture*. Vol. 1. Springer, Singapore. P. 517–532. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_22
3. Van den Ende W., El-Esawe S. K. 2014. Sucrose signaling pathways leading to fructan and anthocyanin accumulation: A dual function in abiotic and biotic stress responses? — *Environ. Exp. Bot.* 108: 4–13. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.017>
4. Piasecka A., Kachlicki P., Stobiecki M. 2019. Analytical methods for detection of plant metabolomes changes in response to biotic and abiotic stresses. — *Int. J. Mol. Sci.* 20(2): 379. <https://doi.org/10.3390/ijms20020379>
5. Paliwal A., Verma A., Tiwari H., Singh M. K., Gour J. K., Nigam A. K., Kumar R., Sinha V. B. 2021. Effect and importance of compatible solutes in plant growth promotion under different stress conditions. — In: *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change*. Springer, Cham. P. 223–239. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80674-3_10
6. Ashraf M. 2009. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. — *Biotechnol. Adv.* 27(1): 84–93. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.09.003>

7. Sharma P., Jha A. B., Dubey R. S., Pessarakli M. 2012. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. — *J. Bot.* 2012: 217037. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
8. Gill S. S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. — *Plant Physiol. Bioch.* 48(12): 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
9. Borges C. V., Minatel I. O., Gomez-Gomez H. A., Lima G. P. P. 2017. Medicinal plants: Influence of environmental factors on the content of secondary metabolites. — In: *Medicinal Plants and Environmental Challenges*. Springer, Cham. P. 259–277. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68717-9_15
10. Sharma V., Garg N. 2022. Organic solutes in cereals under abiotic stress. — In: *Sustainable Remedies for Abiotic Stress in Cereals*. Springer, Singapore. P. 29–50. https://doi.org/10.1007/978-981-19-5121-3_2
11. AbdElgawad H., Peshev D., Zinta G., Van den Ende W., Janssens I. A., Asard H. 2014. Climate extreme effects on the chemical composition of temperate grassland species under ambient and elevated CO₂: A comparison of fructan and non-fructan accumulators. — *PLOS ONE*. 9(3): e92044. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092044>
12. Toscano S., Trivellini A., Cocetta G., Bulgari R., Francini A., Romano D., Ferrante A. 2019. Effect of preharvest abiotic stresses on the accumulation of bioactive compounds in horticultural produce. — *Front. Plant Sci.* 10: 01212. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01212>
13. Valluru R., Van den Ende W. 2008. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects. — *J. Exp. Bot.* 59(11): 2905–2916. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern164>
14. Dawid C., Hille K. 2018. Functional metabolomics – a useful tool to characterize stress-induced metabolome alterations opening new avenues towards tailoring food crop quality. — *Agronomy*. 8(8): 138. <https://doi.org/10.3390/agronomy8080138>
15. Arbona V., Manzi M., de Ollas C. Gómez-Cadenas A. 2013. Metabolomics as a tool to investigate abiotic stress tolerance in plants. — *Int. J. Mol. Sci.* 14(3): 4885–4911. <https://doi.org/10.3390/ijms14034885>
16. Shah A., Smith D. L. 2020. Flavonoids in agriculture: chemistry and roles in, biotic and abiotic stress responses, and microbial associations. — *Agronomy*. 10(8): 1209. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081209>
17. Larson R. A. 1988. The antioxidants of higher plants. — *Phytochemistry*. 27(4): 969–978. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(88\)80254-1](https://doi.org/10.1016/0031-9422(88)80254-1)
18. Chen T. H. H., Murata N. 2011. Glycinebetaine protects plants against abiotic stress: mechanisms and biotechnological applications. — *Plant Cell Environ.* 34(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02232.x>
19. Farooqi M. Q. U., Zahra Z., Afzal M., Ghani M. I. 2021. Recent advances in plant adaptation to climate change – an introduction to compatible solutes. — In: *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change*. Springer, Cham. P. 1–9. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80674-3_1
20. Ganie S. A. 2021. Amino acids other than proline and their participation in abiotic stress tolerance. — In: *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change*. Springer, Cham. P. 47–96. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80674-3_3
21. Verslues P. E., Sharma S. 2010. Proline metabolism and its implications for plant-environment interaction. — *The Arabidopsis Book*. 8: 1–23. <https://doi.org/10.1199/tab.0140>
22. Vijayakumar A., Beena R. 2023. Alterations in carbohydrate metabolism and modulation of thermo-tolerance in tomato under heat stress. — *Int. J. Environ. Clim. Chang.* 13(9): 2798–2818. <https://doi.org/10.9734/ijecc/2023/v13i92514>
23. Pereira S., Lins R. D., Chandrasekhar I., Freitas L. C. G., Hünenberger P. H. 2004. Interaction of the disaccharide trehalose with a phospholipid bilayer: a molecular dynamics study. — *Biophys. J.* 86(4): 2273–2285. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(04\)74285-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(04)74285-X)
24. Siwko M. E., Marrink S. J., de Vries A. H., Kozubek A., Schoot Uiterkamp A. J. M., Mark A. E. 2007. Does isoprene protect plant membranes from thermal shock? A molecular dynamics study. — *Biochim. Biophys. Acta.* 1768(2): 198–206. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2006.09.023>
25. Sum A. K., Faller R., de Pablo J. J. 2003. Molecular simulation study of phospholipid bilayers and insights of the interactions with disaccharides. — *Biophys. J.* 85(5): 2830–2844.

- [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(03\)74706-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(03)74706-7)
26. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. — *Plant Cell Environ.* 33(4): 453–467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x>
27. Janská A., Maršík P., Zelenková S., Ovesná J. 2010. Cold stress and acclimation – what is important for metabolic adjustment? — *Plant Biology*. 12(3): 395–405. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00299.x>
28. Pamuru R. R., Puli C. O. R., Pandita D., Wani S. H. 2021. Sugar alcohols and osmotic stress adaptation in plants. — In: *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change*. Springer, Cham. P. 189–204. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80674-3_8
29. Márquez-López R. E., Uc-Chuc M. A., Loyola-Vargas V. M., Santiago-García P. A., López M. G. 2023. Fructosyltransferases in plants: Structure, function and application: A review. — *Carbohydr. Polym. Technol. Appl.* 6: 100343. <https://doi.org/10.1016/j.carpta.2023.100343>
30. Pommerrenig B., Ludewig F., Cvetkovic J., Trentmann O., Klemens P. A. W., Neuhaus H. E. 2018. In concert: orchestrated changes in carbohydrate homeostasis are critical for plant abiotic stress tolerance. — *Plant Cell Physiol.* 59(7): 1290–1299. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy037>
31. Hinch D. K., Livingston III D. P., Premakumar R., Zuther E., Obel N., Cacela C., Heyer A. G. 2007. Fructans from oat and rye: Composition and effects on membrane stability during drying. — *Biochim. Biophys. Acta.* 1768(6): 1611–1619. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2007.03.011>
32. Ali Q., Athar H., Haider M., Shahid S., Aslam N., Shehzad F., Naseem J., Ashraf R., Ali A., Hussain S. 2019. Role of amino acids in improving abiotic stress tolerance to plants. — In: *Plant tolerance to environmental stress*. Boca Raton. P. 175–204. <https://doi.org/10.1201/9780203705315-12>
33. Khan N., Ali S., Zandi P., Mehmood A., Ullah S., Ikram M., Ismail S. M. A., Babar M. A. 2020. Role of sugars, amino acids and organic acids in improving plant abiotic stress tolerance. — *Pak. J. Bot.* 52(2): 355–363. [https://doi.org/10.30848/PJB2020-2\(24\)](https://doi.org/10.30848/PJB2020-2(24))
34. Kavi Kishor P. B., Suravajhala P., Rathnagiri P. 2022. SreenivasuluN. Intriguing role of proline in redox potential conferring high temperature stress tolerance. — *Front. Plant Sci.* 13: 867531. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.867531>
35. Szabados L., Saviouré A. 2010. Proline: a multifunctional amino acid. — *Trends Plant Sci.* 15(2): 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
36. Hayat S., Hayat Q., Alyemeni M. N., Wani A. S., Pichtel J., Ahmad A. 2012. Role of proline under changing environments. A review. — *Plant Signal. Behav.* 7(11): 1456–1466. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
37. Ashraf M., Foolad M.R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. — *Environ. Exp. Bot.* 59(2): 206–216. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>
38. Yang X., Lu M., Wang Y., Wang Y., Liu Z., Chen S. 2021. Response mechanism of plants to drought stress. — *Horticulturae*. 7(3): 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>
39. Kurepin L. V., Ivanov A. G., Zaman M., Pharis R. P., Hurry V., Hüner N. P. A. 2017. Interaction of glycine betaine and plant hormones: protection of the photosynthetic apparatus during abiotic stress. — In: *Photosynthesis: Structures, Mechanisms, and Applications*. Springer, Cham. P. 185–202. https://doi.org/10.1007/978-3-319-48873-8_9
40. Al-Huqail A., El-Dakak R. M., Sanad M. N., Badr R. H., Ibrahim M. M., Soliman D., Khan F. 2020. Effects of climate temperature and water stress on plant growth and accumulation of antioxidant compounds in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) leafy vegetable. — *Scientifica*. 2020: 3808909. <https://doi.org/10.1155/2020/3808909>
41. Sakamoto A., Murata N. 2002. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. — *Plant Cell Environ.* 25(2): 163–171. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00790.x>
42. Srivastava V., Mishra S., Chowdhary A. A., Lhamo S., Mehrotra S. 2021. The γ -aminobutyric acid (GABA) towards abiotic stress tolerance. — In: *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change*. Springer, Cham. P. 171–188. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80674-3_7
43. Ma Y., Wang P., Wang M., Sun M., Gu Z., Yang R. 2019. GABA mediates phenolic compounds accumulation and the antioxidant system enhancement in germinated hulless barley under NaCl stress. — *Food Chem.* 270: 593–601. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.07.092>
44. Lattanzio V. 2013. Phenolic compounds: introduction. — In: *Natural products*. Springer, Berlin, Heidelberg. P. 1543–1580. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22144-6_57

45. Cheynier V., Comte G., Davies K. M., Lattanzio V., Martens S. 2013. Plant phenolics: recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. — *Plant Physiol. Bioch.* 72: 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.05.009>
46. Meraj T. A., Fu J., Raza M. A., Zhu C., Shen Q., Xu D., Wang Q. 2020. Transcriptional factors regulate plant stress responses through mediating secondary metabolism. — *Genes*. 11(4): 346. <https://doi.org/10.3390/genes11040346>
47. Jan R., Asaf S., Numan M., Lubna, Kim K. M. 2021. Plant secondary metabolite biosynthesis and transcriptional regulation in response to biotic and abiotic stress conditions. — *Agronomy*. 11(5): 968. <https://doi.org/10.3390/agronomy11050968>
48. Yadav B., Jogawat A., Rahman M. S., Narayan O.P. 2021. Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: A review. — *Gene Rep.* 23: 101040. <https://doi.org/10.1016/j.genrep.2021.101040>
49. Akhi M. Z., Haque M. M., Biswas M. S. 2021. Role of secondary metabolites to attenuate stress damages in plants. — In: *Antioxidants – Benefits, Sources, Mechanisms of Action*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.95495>
50. Fang X., Yang C., Wei Y., Ma Q. 2011. Genomics grand for diversified plant secondary metabolites. — *Plant Divers.* 33(1): 53–64. <https://journal.kib.ac.cn/EN/10.3724/SP.J.1143.2011.10233>
51. Rivero R. M., Ruiz J. M., García P. C., López-Lefebvre L. R., Sánchez E., Romero L. 2001. Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. — *Pl. Sci.* 160(2): 315–321. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00395-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00395-2)
52. Naikoo M. I., Dar M. I., Raghib F., Jaleel H., Ahmad B., Raina A., Khan F. A., Naushin F. 2019. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: An overview. — In: *Plant signaling molecules*. Elsevier: Amsterdam. P. 157–168. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816451-8.00009-5>
53. Parvin K., Nahar K., Mohsin S. M., Al Mahmud J., Fujita M., Hasanuzzaman M. 2022. Plant phenolic compounds for abiotic stress tolerance. — In: *Managing Plant Production Under Changing Environment*. Springer, Singapore. P. 193–237. https://doi.org/10.1007/978-981-16-5059-8_8
54. Chen S., Wang Q., Lu H., Li J., Yang D., Liu J., Yan C. 2019. Phenolic metabolism and related heavy metal tolerance mechanism in *Kandelia obovata* under Cd and Zn stress. — *Ecotox. Environ. Safe.* 169: 134–143. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.11.004>
55. Поливанова О. Б., Чередниченко М. Ю. 2023. Регуляция и метаболическая инженерия центрального фенилпропаноидного метаболического пути в ответ на воздействие стрессовых факторов у растений. — *Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии*. 26(5): 3–9. <https://bmpcjournal.ru/ru/25877313-2023-05-01>
- Polivanova O. B., Cherednichenko M. Yu. 2023. Regulation and metabolic engineering of the general phenylpropanoid metabolic pathway in response to stress in plants. — *Problems of Biological, Medical and Pharmaceutical Chemistry*. 26(5): 3–9. <https://bmpcjournal.ru/en/25877313-2023-05-01> (In Russian)
56. Petridis A., Therios I., Samouris G., Tananaki C. 2012. Salinity-induced changes in phenolic compounds in leaves and roots of four olive cultivars (*Olea europaea* L.) and their relationship to antioxidant activity. — *Environ. Exp. Bot.* 79: 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.01.007>
57. Leopoldini M., Russo N., Chiodo S., Toscano M. 2006. Iron chelation by the powerful antioxidant flavonoid quercetin. — *J. Agr. Food Chem.* 54(17): 6343–6351. <https://doi.org/10.1021/jf060986h>
58. Bartwal A., Mall R., Lohani P., Guru S. K., Arora S. 2013. Role of secondary metabolites and brassinosteroids in plant defense against environmental stresses. — *J. Plant Growth Regul.* 32(1): 216–232. <http://doi.org/10.1007/s00344-012-9272-x>
59. Singh P., Arif Y., Bajguz A., Hayat S. 2021. The role of quercetin in plants. — *Plant Physiol. Bioch.* 166: 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.023>
60. Laoué J., Fernandez C., Ormeño E. 2022. Plant flavonoids in Mediterranean species: A focus on flavonols as protective metabolites under climate stress. — *Plants*. 11(2): 172. <https://doi.org/10.3390/plants11020172>
61. Agati G., Tattini M. 2010. Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. — *New Phytol.* 186(4): 786–793. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03269.x>
62. Agati G., Azzarello E., Pollastri S., Tattini M. 2012. Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance. — *Plant Sci.* 196: 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.07.014>
63. Davies K. M., Albert N. W., Zhou Y., Schwinn K. E. 2018. Functions of flavonoid and betalain pigments in abiotic stress tolerance in plants. — *Ann. Pl. Rev. Online*. 1(1): 21–62.

- <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0604>
64. Rice-Evans C., Miller N., Paganga G. 1997. Antioxidant properties of phenolic compounds. — *Trends Plant Sci.* 2(4): 152–159. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)01018-2](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(97)01018-2)
65. Nakabayashi R., Yonekura-Sakakibara K., Urano K., Suzuki M., Yamada Y., Nishizawa T., Matsuda F., Kojima M., Sakakibara H., Shinozaki K., Michael A. J., Tohge T., Yamazaki M.I., Saito K. 2014. Enhancement of oxidative and drought tolerance in Arabidopsis by overaccumulation of antioxidant flavonoids. — *Pl. J.* 77(3): 367–379. <https://doi.org/10.1111/tpj.12388>
66. Corso M., Perreau F., Mouille G., Lepiniec L. 2020. Specialized phenolic compounds in seeds: structures, functions, and regulations. — *Plant Sci.* 296: 110471. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110471>
67. Kumar S., Pandey A. K. 2013. Chemistry and biological activities of flavonoids: an overview. — *Sci. World J.* 2013: 162570. <https://doi.org/10.1155/2013/162750>
68. Баяндина И. И., Загурская Ю. В. 2013. Экологические условия и накопление фенольных соединений в лекарственных растениях. — В сб.: *Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы*. Материалы I Междунар. научн. конф. Новосибирск. С. 130–136. [https://nsau.edu.ru/file/17251/Bayandina I. I., Zagurskaya Yu. V. 2013. \[Ecological conditions and accumulation of phenolic compounds in medicinal plants\]. — In: \[Medicinal plants: fundamental and applied problems. Materials of the Ist International scientific conference\]. Novosibirsk. P. 130–136. \[https://nsau.edu.ru/file/17251/ \\(In Russian\\)\]\(https://nsau.edu.ru/file/17251/_\[In_Russian\]\)](https://nsau.edu.ru/file/17251/Bayandina_I._I.,_Zagurskaya_Yu._V._2013._[Ecological_conditions_and_accumulation_of_phenolic_compounds_in_medicinal_plants]._In:_[Medicinal_plants:_fundamental_and_applied_problems._Materials_of_the_Ist_International_scientific_conference]._Novosibirsk._P._130–136._https://nsau.edu.ru/file/17251/_[In_Russian])
69. Heim K. E., Tagliaferro A. R., Bobilya D. J. 2002. Flavonoid antioxidants: chemistry, metabolism and structure-activity relationships. — *J. Nutr. Biochem.* 13(10): 572–584. [https://doi.org/10.1016/S0955-2863\(02\)00208-5](https://doi.org/10.1016/S0955-2863(02)00208-5)
70. Parvin K., Hasanuzzaman M., Bhuyan M. H. M. B., Mohsin S. M., Fujita M. 2019. Quercetin mediated salt tolerance in tomato through the enhancement of plant antioxidant defense and glyoxalase systems. — *Plants.* 8(8): 247. <https://doi.org/10.3390/plants8080247>
71. Šamec D., Karalija E., Šola I., Vujčić Bok V., Salopek-Sondi B. 2021. The role of polyphenols in abiotic stress response: the influence of molecular structure. — *Plants.* 10(1): 118. <https://doi.org/10.3390/plants10010118>
72. Erlejman A. G., Verstraeten S. V., Fraga C. G., Oteiza P. I. 2004. The interaction of flavonoids with membranes: potential determinant of flavonoid antioxidant effects. — *Free Radic. Res.* 38(12): 1311–1320. <https://doi.org/10.1080/10715760400016105>
73. Treutter D. 2006. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. — *Environ. Chem. Lett.* 4(3): 147–157. <https://doi.org/10.1007/s10311-006-0068-8>
74. Dixon R. A., Paiva N. L. 1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. — *The Plant Cell.* 7(7): 1085–1097. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1085>
75. Yildiztugay E., Ozfidan-Konakci C., Karahan H., Kucukoduk M., Turkan I. 2019. Ferulic acid confers tolerance against excess boron by regulating ROS levels and inducing antioxidant system in wheat leaves (*Triticum aestivum*). — *Environ. Exp. Bot.* 161: 193–202. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.029>
76. El-Soud W. A., Hegab M. M., AbdElgawad H., Zinta G., Asard H. 2013. Ability of ellagic acid to alleviate osmotic stress on chickpea seedlings. — *Plant Physiol. Bioch.* 71: 173–183. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.007>
77. Ozfidan-Konakci C., Yildiztugay E., Yildiztugay A., Kucukoduk M. 2019. Cold stress in soybean (*Glycine max* L.) roots: exogenous gallic acid promotes water status and increases antioxidant activities. — *Bot. Serbica.* 43(1): 59–71. <https://doi.org/10.2298/BOTSERB1901059O>
78. Gharibi S., Tabatabaei B. E. S., Saeidi G., Talebi M., Matkowski A. 2019. The effect of drought stress on polyphenolic compounds and expression of flavonoid biosynthesis related genes in *Achillea pachycephala* Rech.f. — *Phytochemistry.* 162: 90–98. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2019.03.004>
79. Gharibi S., Tabatabaei B. E. S., Saeidi G., Goli S. A. H. 2016. Effect of drought stress on total phenolic, lipid peroxidation, and antioxidant activity of *Achillea* species. — *Appl. Biochem. Biotechnol.* 178(4): 796–809. <https://doi.org/10.1007/s12010-015-1909-3>
80. Yang Z. C., Wu N., Tang L., Yan X. H., Yuan M., Zhang Z. W., Yuan S., Zhang H. Y., Chen Y. E. 2019. Exogenous salicylic acid alleviates the oxidative damage of *Arabidopsis thaliana* by enhancing antioxidant defense systems under high light. — *Biol. Plant.* 63: 474–483. <https://doi.org/10.32615/bp.2019.074>
81. Chavoushi M., Najafi F., Salimi A., Angaji S. A. 2020. Effect of salicylic acid and sodium nitroprusside on growth parameters, photosynthetic pigments and secondary metabolites of safflower under drought stress. — *Sci. Hortic.* 259: 108823. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108823>

82. Zhang Z., Lan M., Han X., Wu J., Wang-Pruski G. 2020. Response of ornamental pepper to high-temperature stress and role of exogenous salicylic acid in mitigating high temperature. — J. Plant Growth Regul. 39(1): 133–146. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09969-y>
83. Давидянц Э. С. 2023. Тритерпеновые гликозиды как регуляторы роста растений: потенциал и перспективы использования (обзор). — Химия растительного сырья. 1: 5–34. <https://doi.org/10.14258/jcprm.20230111368>
Davidyants E. S. 2023. Triterpene glycosides as plant growth regulators: potential and prospects for use (review). — Khimija rastitel'nogo syr'ja. 1: 5–34. <https://doi.org/10.14258/jcprm.20230111368> (In Russian)
84. Boncan D. A. T., Tsang S. S. K., Li C., Lee I. H. T., Lam H. M., Chan T. F., Hui J. H. L. 2020. Terpenes and terpenoids in plants: interactions with environment and insects. — Int. J. Mol. Sci. 21(19): 7382. <https://doi.org/10.3390/ijms21197382>
85. Vickers C. E., Gershenzon J., Lerdau M. T., Loreto F. 2009. A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress. — Nat. Chem. Biol. 5(5): 283–291. <https://doi.org/10.1038/nchembio.158>
86. Velikova V., Edreva A., Loreto F. 2004. Endogenous isoprene protects *Phragmites australis* leaves against singlet oxygen. — Physiol. Plant. 122(2): 219–225. <https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.00392.x>
87. Sharkey T. D., Wiberley A. E., Donohue A. R. 2008. Isoprene emission from plants: why and how. — Ann. Bot. 101(1): 5–18. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm240>
88. Sharkey T. D., Singsaas E. L. 1995. Why plants emit isoprene. — Nature. 374(6525): 769. <https://doi.org/10.1038/374769a0>
89. Singsaas E. L., Lerdau M., Winter K., Sharkey T. D. 1997. Isoprene increases thermotolerance of isoprene-emitting leaves. — Plant Physiol. 115(4): 1413–1420. <https://doi.org/10.1104/pp.115.4.1413>
90. Punetha A., Kumar D., Suryavanshi P., Padalia R. C., Venkatesha K. T. 2022. Environmental abiotic stress and secondary metabolites production in medicinal plants: a review. — J. Agr. Sci. 28(3): 351–362. <https://doi.org/10.15832/ankutbd.999117>

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

УДК 633.2.032

РАСТИТЕЛЬНЫЕ КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ
ЦЕНТРАЛЬНОСИБИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2024 г. В. Д. Казьмин^{1,*}, П. В. Кочкарев¹, Д. С. Зарубин¹,
О. А. Катаева², С. В. Чиненко²

¹Государственный природный заповедник «Центральносибирский»,
пос. Бор, Красноярский край, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН), Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: vladimir-kazmin@mail.ru

Поступила в редакцию 10.03.2024 г.

После доработки 31.05.2024 г.

Принята к публикации 19.06.2024 г.

В 2019–2022 гг. в Центральносибирском заповеднике проведены исследования видового состава, надземной фитомассы, ресурсно-кормового потенциала сообществ пойменных лугов рек Столбовая, Подкаменная Тунгуска, Енисей и приозерного луга у оз. Конного. Методом укосов на площадках размером 0.25 м² (n = 19) определена надземная фитомасса 93 видов травянистых растений и кустарников. Видовое богатство приречных лугов варьирует в пределах от 11 до 23 видов на 0.25 м² и в среднем составляет около 16 видов на 0.25 м². Средняя доля видов бобовых в сообществах составляет 10–15%, злаков – 20%, разнотравья – 55%, доли остальных групп гораздо ниже. В пределах изученной выборки величина надземной фитомассы составила около 300–450 г/м²; значительны средние доли массы злаковых растений – около 30% (100 г/м²), разнотравья – 35% (120 г/м²), бобовых – 20% (70 г/м²). Доли хвощовых, осоковых + ситниковых, кустарников составляют до 8% (30 г/м²). На лугу у оз. Конного число видов растений значительно меньше – в среднем 5 видов на 0.25 м², средняя надземная фитомасса составляет 140 г/м², а накопленная мертвая масса составляет около 250 г/м². Величина фитомассы, видовое богатство, кормовая ценность образующих сообщества видов и их кормовых категорий (прежде всего, большие доли бобовых и разнотравья) позволяют считать обследованные пойменные луга высококачественными летними оленьими пастбищами, а приозерный луг у оз. Конного – зимним и весенним пастбищем.

Ключевые слова: прибрежные луга, видовое богатство, надземная фитомасса, кормовые ресурсы, северный олень (*Rangifer tarandus* L.), Центральносибирский заповедник

DOI: 10.31857/S0033994624030029, EDN: PUGFTS

Центральносибирский заповедник создан в 1985 г. в пределах Туруханского и Эвенкийского районов Красноярского края РФ на западной окраине центральной части Среднесибирского плоскогорья и в долине среднего течения р. Енисей для сохранения и восстановления природных экосистем, типичных, редких и исчезающих видов растений и животных [1]. Естественные природные условия позволяют сохранять в заповеднике популяционные группировки диких копытных: лосей (*Alces alces* L.) и северных оленей (*Rangifer tarandus* L.).

Последние годы природоохранные организации озабочены тенденциями к снижению численности лесного северного оленя в Сибири. Для территории Центральносибирского заповедника по данным специально проведенных исследований отмечено, что численность лесных северных оленей находится в динамическом равновесии, в отличие от таймырской популяции [2–5]. Сотрудниками заповедника проводятся исследования по влиянию условий обитания на распределение, плотность населения и питание лесных северных оленей в Центральной Сибири [6–8].

Выявлено, что в питании лесных северных оленей, обитающих в таежных экосистемах Центральной Сибири, Алтае-Саянском регионе и в Финляндии, имеется много сходного в потреблении травянистых кормов [8–10].

Известно, что для различных ландшафтов в соответствии с их широтной зональностью и вертикальной поясностью характерна определенная структура фитоценозов и величина растительной продукции. Важнейшими параметрами, позволяющими выявить значимость климатических, почвенных и биотических условий в формировании многообразия растительности, являются видовое богатство фитоценозов и величина их надземной фитомассы [11]. Определение фитомассы позволяет дать биологическую оценку среды обитания, влияющей на жизнеспособность и динамику численности популяций растительноядных животных [12, 13]. С 2019 г. в заповеднике и на сопредельных территориях проводятся исследования по оценке растительных кормовых ресурсов в разных типах угодий. Данная работа посвящена сообществам пойменных лугов, где систематически встречаются олени — здесь собраны их экскременты для исследования рациона и получены фотографии с фотофиксаторов [8, 13].

Пойменные луга являются одним из лучших типов летних оленьих пастбищ. К их достоинствам относятся мощный травостой, видовое богатство, высокая ежегодная продуктивность, наличие бобовых, сочность растений в течение всего лета, хорошее возобновление после выпаса, незначительное количество непоедаемых видов [14]. В. Н. Андреев [15] считал поемную растительность в западной части Большеземельской тундры малозначимой в качестве пастбищ, так как олени плохо поедают крупные поемные травы. Однако эта оценка является частной и, возможно, отражает какие-то региональные особенности, поскольку этот же автор [16] относил поймы рек и берега озер таежной зоны к лучшим видам летних пастбищ. Было также отмечено, что в некоторых районах при наличии достаточных запасов ранней зелени пойменные и надпойменные луга используются оленями в качестве весенних пастбищ, например, в период отела [16, 17], а в годы с теплым продолжительным летом наибольшее количество поздней зелени можно встретить в поймах рек [16].

Известны предпочтения оленей в питании разными группами и семействами растений по сезонам. Злаки содержат сравнительно мало белков и минеральных веществ, летом содержат много клетчатки и быстро грубеют. В районах, где много разнотравья и кустарников, злаки не имеют большого значения в летнем питании, но при преобладании более бедных пастбищ поедаются летом. Осенью поедаемость возрастает, так как они более устойчивы к заморозкам и дольше сохраняют зелень. Некоторые злаки сохраняют часть зелени зимой и играют важную роль в зимнем рационе [15, 18–20].

Разнотравье и бобовые — одни из основных высокопитательных летних кормов. Они богаты протеином, минеральными веществами, многие также витаминами; содержат мало клетчатки и много других углеводов. У наиболее поедаемых видов используются все надземные органы, а у некоторых — также подземные. Осенью многие виды поедаются в побуревшем состоянии, после заморозков большинство перестает поедаться, но некоторые виды разнотравья сохраняют зелень и являются важным зимним кормом. В отличие от бобовых, большинство видов которых имеют хорошую поедаемость и участие которых в составе пастбищ обычно рассматривается как однозначно положительное, разнотравье является неоднородной по кормовым качествам группой: наряду с ценными кормовыми растениями, в эту группу входят плохо поедаемые и даже вредные и ядовитые виды, поэтому для оценки кормовой ценности разнотравных сообществ необходимо учитывать характеристики конкретных видов [15, 18, 20–22]. Хвощи, составляющие небольшую примесь к травостойу приречных пойменных лугов, обладают высокой кормовой ценностью, среди них есть как летние, так и зимние корма [18, 22, 23]. Листья ив обладают высокой питательной ценностью, высоким содержанием белков и минеральных веществ и являются одним из лучших летних кормов [18]. Осоки имеют низкое содержание перевариваемого белка и минеральных веществ, малопитательны, летом грубеют и при наличии более качественных кормов, как правило, поедаются мало. Весной они занимают важное место в рационе, так как рано отрастают после схода снега, молодые побеги богаты питательными веществами, содержат сравнительно мало клетчатки и имеют высокое кормовое качество. Осоки долго сохраняют зелень осенью, многие сохраняют часть зелени под снегом

и имеют большое значение в зимнем питании [15, 18–20, 22, 24].

Недавние исследования биологии и пространственного размещения диких северных оленей таежной зоны Западной и Восточной Сибири показали, что речные долины — одна из их основных стадий [5, 25]. Сведения о запасах растительных кормовых ресурсов и сезонных рационах для обеспечения жизнедеятельности копытных млекопитающих позволят принимать научно-обоснованные управленческие решения по их сохранению и рациональному использованию на сопредельных охотничьих территориях.

Цель работы состоит в оценке ресурсно-кормового потенциала прибрежных лугов для удовлетворения потребности в растительных кормах лесных северных оленей и других животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория Центральносибирского заповедника ($62^{\circ}21'25''$ с.ш., $90^{\circ}39'51''$ в.д.) находится в центральной части Средней Сибири, включает равнинные и горно-таежные ландшафты, левобережные и правобережные поймы и долины р. Енисея и его притоков. Река Енисей условно выступает рубежом, отделяющим Среднесибирское плоскогорье от Западно-Сибирской низменности.

Климат заповедника умеренно континентальный. Средние январские температуры — $25-26^{\circ}\text{C}$, минимальная температура — -62°C . Средняя температура июля — $+16^{\circ}\text{C}$, максимальная температура — $+37^{\circ}\text{C}$. Количество осадков умеренное: в западной части заповедника их среднее годовое количество превышает 400 мм, в восточной части оно достигает 580 мм. Средняя высота снежного покрова на востоке заповедника достигает 114 см, максимальная — 140 см, а в западной его части — 94 и 120 см соответственно. Для заповедника характерна долгая зима, дружная весна, короткое лето и ранняя осень. Средняя продолжительность безморозного периода на востоке заповедника составляет 65 дней, на западе — 96 дней [1].

Флора сосудистых растений заповедника насчитывает свыше 500 видов и подвидов, принадлежащих к 73 семействам [1, 26]. В растительном покрове господствуют таежные леса северной половины подзоны средней тайги. Плакоры и долины рек территории значительно отличаются по своему растительному покрову. Долинная часть представляет

собой сложный, сукцессионно-взаимосвязанный комплекс, включающий водные, прибрежные, луговые, кустарниковые, лесные и болотные сообщества. Лесные сообщества распространены как на плакорах, так и в долинах рек [1].

Ширина поймы среднего Енисея в районе исследования составляет от 6–7 до 10(15) км. Ширина русла реки после впадения в нее Подкаменной Тунгуски до 3 км. Долина Енисея в границах заповедника на большем своем протяжении прямая, широкая (до 20 км) с крутым высоким правым берегом из прочных изверженных и метаморфизированных осадочных пород и низменным левым из рыхлых четвертичных и третичных глинисто-песчаных отложений. Левобережье представлено холмистой и холмисто-грядовой Западно-Сибирской низменностью с абсолютными средними высотами 120–145 м над ур. м. в центральной части. Береговые склоны террасированы, выделены три террасы первая (пойменная) от 6–7 до 8–9 м над меженью реки; вторая (старая пойма) от 10–12 до 15 м и третья высотой в 20–30 м [27]. Восточная часть заповедника характеризуется низкорным сильно расчлененным рельефом. Плосковершинные водоразделы с отдельными грядами и сопками сложены осадочными карбонатными (известняки, доломиты) и основными (траппы) породами, речные долины Подкаменной Тунгуски и ее притоков глубоко врезаются в толщу горных пород. Вершины столовых гор обычно покрыты темнохвойной тайгой, а по склонам — лиственничными лесами; надпойменные террасы крупных рек заболочены. Поймы крупных рек слабо развиты, на пологих берегах встречаются узкие полосы разнотравных и вейниковых лугов [28].

Большие массивы заливных лугов встречаются в пойме Среднего Енисея. Большинство лугов поймы являются вторичными сообществами, возникшими в результате хозяйственной деятельности человека на месте раскорчевки кустарниковых зарослей и лесных гарей. Заливные пойменные луга полноценно использовались населением в качестве сенокосов и пастбищ. Суходольные луга менее распространены, они встречаются маленькими участками вблизи небольших населенных пунктов [29].

Почвенный покров в местах взятия укосов специально не изучался. Сведения о нем приводятся согласно Карте почв Красноярского края [30]. На левобережье Енисея распространены поймен-

ные заболоченные почвы [30]; в зависимости от рельефа и условий затопления они представлены легкими или тяжелыми суглинками [31]. Исследования химического состава пойменных почв левобережья среднего Енисея показали, что они обладают значительным потенциальным плодородием, высоким запасом гумуса, азота, доступных фосфора и калия [32]. На правобережье Енисея почвенный покров в окрестности дер. Лебедь представлен иллювиально-железистыми и иллювиально-гумусовыми подзолами. В восточной части заповедника в поймах Подкаменной Тунгуски и ее притока р. Столбовой распространены дерново-карбонатные почвы, включая выщелоченные и оподзоленные [30]. В местах взятия укосов почва на пойменном лугу р. Енисей — песчаная, на Подкаменной Тунгуске — супесчаная.

Реки в среднем скованы льдом до мая, в мае после таяния льда вода держится в поймах до июня, затем начинает постепенно спадать. В третьей декаде июня луга освобождаются от воды, в июле—августе развивается растительность, в сентябре наблюдается ее отмирание. В октябре уровень воды несколько повышается из-за обилия осенних дождей [1].

В пределах территории заповедника рассматриваемые луга в поймах рек ежегодно заливаются весенними паводковыми водами. В местах, где нет крутых скальных берегов, ширина полос прибрежных лугов в пойме р. Столбовой в среднем течении и ниже изменяется в пределах от 5–7 до 10–12 м; рек Подкаменная Тунгуска и Енисей — до 15–20 м и более.

Исследования по оценке видового разнообразия, массе кустарниковых и травянистых растений проводили согласно методике оценки продуктивности растительности [33] в августе на прибрежных лугах рек Столбовая (в 2020 г.), Подкаменная Тунгуска (2019 г.) и Енисей (2022 г.). Эти луга находятся на правобережье и к востоку от р. Енисей, в горно-таежных ландшафтах Среднесибирского плоскогорья. Также было обследовано луговое сообщество в 3 км к западу от Енисея возле оз. Конного (2020 г.). Луг расположен на левобережье Енисея на осушенном участке озера площадью около 6 га. Озеро было частично осушено, по имеющейся информации, искусственно с помощью дренажной канавы до 1985 г.

Учеты надземной растительной массы произведены методом укосов на площадках размером 50 × 50 см. В местах сбора материалов на р. Енисей

ширина полосы лугов — около 80 м, расстояние от учетных площадок, где проводили укосы, до уреза воды 30 м; на р. Подкаменная Тунгуска — соответственно 50 и 30 м.

Данные укосов позволяют судить о видовом составе сообществ и количественном соотношении видов. В работе использован один из принятых в работах отечественных и скандинавских ученых подходов к названию сообществ [11], а также общепринятые в отечественном луговедении категории трав (примерно на уровне формаций или групп формаций) [34].

В поймах рек описаны злаково-разнотравные и злаково-бобово-разнотравные сообщества, относящиеся в эколого-флористической системе классификации предположительно к синтаксономическому порядку *Molinietalia* W. Koch 1926, включающему влажные луга на минеральных почвах умеренной зоны Евразии [35]: есть диагностические виды порядка (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galium boreale* L., *G. palustre* L., *G. uliginosum* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Potentilla anserina* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Veronica longifolia* L.) и класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970 (*Agrostis gigantea* Roth, *Bromopsis pumpehiana* (Scribn.) Holub. (*B. inermis* s.l.), *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Geranium pratense* L., *Prunella vulgaris* L., *Rumex acetosa* L., *Trifolium pratense* L., *Vicia cracca* L.). В сообществе на р. Подкаменной Тунгуске доминируют *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium lupinaster* L., *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch.; на р. Столбовой — *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Agrostis stolonifera* L., *Filipendula ulmaria*, на р. Енисей — *Medicago falcata* L., *Trifolium pratense*, *Agrostis gigantea*. Сообщество возле оз. Конное маловидовое, неясного синтаксономического положения, осоково-злаково-разнотравное с доминированием *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Carex cespitosa* L., *Thalictrum simplex* L. В растительных сообществах преобладают травы, разнообразие и обилие кустарников низкое, незначительное количество мхов отмечено только на лугу возле р. Подкаменной Тунгуски. Характеристика местоположения мест исследования представлена в табл. 1.

В каждом из 4-х обследованных участков производили по 3–6 укосов, всего 19. Собранную растительную массу разбирали по видам, высушивали при температуре 90°C до постоянного веса и взвешивали. Названия растений приво-

Таблица 1. Характеристика мест исследований пойменных лугов в Центральносибирском заповеднике (2019–2022 гг.)**Table 1.** The features of the studied floodplain meadows in the Central Siberian Reserve (2019–2022)

Место, год, учетных площадок (n) Location, year, number of sample plots (n)	Сообщество Plant community	Географические координаты Coordinates	Высота над ур. моря, м Altitude, m	Экспозиция Exposure
Берег р. Подкаменной Тунгуски Bank of the Podkamennaya Tunguska River 2019 n = 3	Бобово-злаково-разнотравное Forbs + grasses + legumes <i>Sanguisorba officinalis</i> + <i>Trifolium lupinaster</i> + <i>Hedysarum arcticum</i>	62.119381° с.ш. 91.509171° в.д.	47	Южная South
Берег р. Столбовой Bank of the Stolbovaya River 2020 n = 5	Разнотравно-злаковое Grasses + forbs <i>Calamagrostis purpurea</i> + <i>Agrostis stolonifera</i> + <i>Filipendula ulmaria</i>	62.15405° с.ш. 91.45892° в.д.	51	Западная West
Берег р. Енисей Bank of the Yenisei River 2022 n = 5	Разнотравно-злаково-бобовое Legumes + grasses + forbs <i>Medicago falcata</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Agrostis gigantea</i>	62.09059° с.ш. 89.17917° в.д.	29	Западная West
Осушка у озера Конного Dried bank of Lake Konnoye 2020 n = 6	Осоково-разнотравно-злаковое Grasses + forbs + sedges <i>Glyceria triflora</i> + <i>Carex cespitosa</i> + <i>Thalictrum simplex</i>	61.85617° с.ш. 89.29460° в.д.	43	—

дили по С. К. Черепанову [36] и online ресурсу Плантиум [37].

Надземную фитомассу на природных пастбищах принято разделять на несколько категорий в зависимости от кормовых особенностей составляющих ее видов. Объемы выделяемых категорий различаются в зависимости от точки зрения исследователей, задач исследования, особенностей изучаемых сообществ [14–16, 20, 21, 34, 38–42]. Общепринятыми и наиболее часто используемыми группами сосудистых растений являются злаки, осоки или осоковые, разнотравье, кустарнички, кустарники. В данной работе приняты следующие категории и группы сосудистых растений: хвощи, злаки, осоковые + ситниковые, бобовые, разнотравье, кустарники. По изложенной методике надземная растительная масса для Центральносибирского заповедника оценена впервые.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Число видов растений на учетных площадках пойменных лугов представлено в табл. 2.

На прибрежных лугах небольшой р. Столбовой средняя плотность видов растений составляет 11 видов/0.25 м² (медианная — 13 видов/0.25 м²). На правом берегу р. Енисей насчитывается 16 видов/0.25 м². Самый высокий показатель видового разнообразия имеют луговые сообщества р. Подкаменной Тунгуски — 23(22) вида/0.25 м². Можно предположить, что это связано с эдафическими факторами в местах расположения учетных площадок. Всего на пяти площадках (1.25 м²) на р. Столбовой отмечен 31 вид, на пяти исследованных площадках на р. Енисей — 44 вида, на трех площадках (0.75 м²) на р. Подкаменной Тунгуске — 47 видов.

Доля разнотравья в видовом составе исследованных сообществ составляет около 55%, зла-

Таблица 2. Число видов сосудистых растений пойменных лугов р. Енисей, его притоков и луга у оз. Конного
Table 2. The number of vascular plant species at the floodplain meadows of the Yenisei River, its tributaries, and the meadow near Lake Konnoye

Группы растений Vascular plant groups	Место, год, число учетных площадок (n) Location, year, number of sample plots (n)							
	Приречные луга Riverside meadows						оз. Конное Konnoye Lake 2020, n = 6	
	р. Подкаменная Тунгуска Podkamennaya Tunguska River, 2019, n = 3	р. Столбовая Stolbovaya River, 2020, n = 5	р. Енисей Yenisei River, 2022, n = 5					
Число и доля участия видов на учетной площадке (0.25 m ²) Number and share of species at sample plots (0.25 m ²)								
	N	%	N	%	N	%	N	%
Хвощовые Equisetaceae	0.7 ± 0.3 ¹	3 ± 2	1 ± 0	10 ± 2	1.2 ± 0.2	8 ± 2	—	—
	1 ± 0.6 ²	5 ± 3	1 ± 0	8 ± 3	1 ± 0.4	6 ± 4		
	0–1 ³	0–5	1–1	7–14	1–2	6–14		
Кустарники Shrubs	1 ± 0.6	5 ± 3	0.6 ± 0.2	5 ± 2	0.4 ± 0.2	3 ± 2	—	—
	1 ± 1	5 ± 5	1 ± 0.5	7 ± 5	0 ± 0.5	0 ± 4		
	0–2	0–9	0–1	0–13	0–1	0–7		
Злаковые Poaceae	5 ± 0	22 ± 1	2 ± 0.3	18 ± 3	3.2 ± 0.6	20 ± 4	0.8 ± 0.2	15 ± 3
	5 ± 0	23 ± 2	2 ± 0.7	15 ± 7	3 ± 1.3	18 ± 9	1 ± 0.4	18 ± 8
	5–5	19–23	1–3	13–29	2–5	12–33	0–1	0–20
Осоковые + ситниковые Cyperaceae + Juncaceae	—	—	0.4 ± 0.2	3 ± 2	—	—	1 ± 0	19 ± 1
	—	—	0 ± 0.5	0 ± 4	—	—	1 ± 0	20 ± 4
	—	—	0–1	0–7	—	—	1–1	14–25
Бобовые Fabaceae	3.7 ± 0.3	16 ± 1	1 ± 0	10 ± 2	2.6 ± 0.4	16 ± 2	0.5 ± 0.2	10 ± 5
	4 ± 0.6	15 ± 2	1 ± 0	8 ± 3	2 ± 0.9	14 ± 5	0.5 ± 0.5	8 ± 12
	3–4	14–18	1–1	7–14	2–4	12–24	0–1	0–25
Разнотравье Herbs	13 ± 2	55 ± 6	6.4 ± 1.2	54 ± 5	8.4 ± 0.8	53 ± 4	3 ± 0.4	55 ± 4
	12 ± 4	65 ± 10	7.0 ± 2.8	50 ± 10	9 ± 1.8	56 ± 8	3 ± 1.1	55 ± 11
	10–17	45–65	3–9	43–69	6–10	40–59	2–5	40–71
Всего Total	23 ± 1	100	11.4 ± 1.6	100	15.8 ± 0.6	100	5.3 ± 0.4	100
	22 ± 2		13 ± 4		16 ± 1.3		5 ± 1	
	22–26		7–15		14–17		4–7	
Общее число видов, отмеченных на всех площадках — Total number of species registered at all sample plots								
Хвощовые Equisetaceae	1	2	1	3	3	7	—	—
Кустарники Shrubs	3	6	2	6	2	5	—	—
Злаковые Poaceae	13	28	6	19	9	20	1	9
Осоковые + ситниковые Cyperaceae + Juncaceae	—	—	2	6	—	—	2	18

Таблица 2. Окончание

Группы растений Vascular plant groups	Место, год, число учетных площадок (n) Location, year, number of sample plots (n)							
	Приречные луга Riverside meadows						оз. Конное Konnoye Lake 2020, n = 6	
	р. Подкаменная Тунгуска Podkamennaya Tunguska River, 2019, n = 3		р. Столбовая Stolbovaya River, 2020, n = 5		р. Енисей Yenisei River, 2022, n = 5			
Бобовые Fabaceae	6	13	1	3	5	11	1	9
Разнотравье Herbs	24	51	19	61	25	57	7	64
Всего Total	47	100	31	100	44	100	11	100

Примечание: N — число видов; ¹ — среднее арифметическое и его ошибка; ² — медиана и среднеквадратическое отклонение; ³ — минимум и максимум. Прочерк означает, что группа не отмечена на площадках.
 Note: N — number of species; ¹ — arithmetic mean and standard error; ² — median and mean square deviation; ³ — minimum and maximum. A dash means that the group is absent on the site.

ков — 20%, бобовых — 10–15%. Средние доли видов хвощей, кустарников (в основном ив) и осоковых + ситниковых малы или незначительны: до 10% (табл. 2). Доли конкретных категорий видов в составе отдельных сообществ близки и слабо варьируют.

В видовом составе луговых сообществ других европейских и сибирских районов Нечерноземья доли злаков составляют 10–17%, осоковых + хвощей + ситников — 1–16%, бобовых — 4–8%, разнотравья — 65–81% [41]. По сравнению с этими данными, в исследованных сообществах пойменных лугов несколько выше доли злаков и бобовых и ниже — разнотравья.

Во флористически значительно более бедном луговом сообществе у оз. Конного, на площадках 0.25 м² насчитывается в среднем 5 видов, всего на 6 учетных площадках отмечено 11 видов, среди которых заметно выше доля осок (около 20%), отсутствуют хвощи и кустарники.

Различия числа видов на площадке размером 0.25 м² в целом и по всем кормовым группам, кроме кустарников, оказались подтвержденными (критерий Краскела–Уоллиса, $p < 0.05$). При попарном сравнении наиболее показательны значимые различия (критерий Манна–Уитни) общего числа видов между всеми сообществами, а также разница по числу видов злаков, осоковых и разнотравья между лугом возле оз. Конного

и всеми приречными лугами, а также по бобовым между лугами на р. Подкаменной Тунгуске и р. Енисее с одной стороны и на р. Столбовой и оз. Конном — с другой. Кроме того, отмечены значимые различия между сообществами на р. Подкаменной Тунгуске и на р. Столбовой — по числу видов злаков и разнотравья; на оз. Конном и на р. Столбовой по числу видов хвощей и кустарников; на оз. Конном и на р. Енисей — по числу видов хвощей.

Состав и надземная масса 93 видов травянистых и кустарниковых растений прибрежных лугов в поймах средней части рек Подкаменной Тунгуски, Столбовой, Енисея и приозерного луга у оз. Конного представлены в табл. 3.

Кроме указанных в таблице 3 видов, с низкой встречаемостью отмечены следующие виды (в скобках указаны поедаемость. Кроме указанных в таблице 3 видов, сезонность, если они известны и местонахождение: П — р. Подкаменная Тунгуска, С — р. Столбовая, Е — р. Енисей, К — оз. Конное): Хвощовые (Equisetaceae): *Equisetum pratense* Ehrh. (3 Sa E); Кустарники (Shrubs): *Rosa cinnamomea* L. ((1) П), *Salix hastata* L. (4 S П), *S. lapponum* L. (4 S E), *S. phylicifolia* L. (4 S П C), *S. viminalis* L. (3 S C E); Злаковые (Poaceae): *Agrostis kudoii* Honda ((2) П), *A. stolonifera* L. ((2) П C), *A. tenuis* Sibth. ((2) C), *Bromopsis pumelliana* (Scribn.) Holub (2–3 П), *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. (2 Saw П C), *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvelev ((2) П E),

Таблица 3. Сухая надземная фитомасса (г/м²)* растений пойменных лугов р. Енисей, его притоков и луга у оз. Конного
Table 3. Dry aboveground plant phytomass (g/m²)* of the flood plain meadows of the Yenisei River, its tributaries, and the meadow near Lake Konnoye

Поеда- емость ¹ Eatability ¹	Сезонность ² Seasons ²	Вид Species	Местоположение, год, число учетных площадок (n) Location, year, number of sample plots (n)			
			р. Подкаменная Тунгуска Podkamennaya Tunguska River, 2019, n = 3	р. Столбовая Stolbovaya River, 2020, n = 5	р. Енисей Yenisei River, 2022, n = 5	оз. Конное Konnoye Lake, 2020, n = 6
Хвощовые Equisetaceae						
3	Sa	<i>Equisetum arvense</i> L.	— ⁶	23 ± 7 ⁷ 18 ± 16 ⁸	5.6 ± 2.2 5 ± 5	—
(2-3) ³	Aws	<i>Equisetum hyemale</i> L.	18 ± 16 5 ± 28	—	14 ± 14 0 ± 30	—
Злаковые Poaceae						
(2)	n.d. ⁴	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	8 ± 8 0 ± 14	8 ± 8 0 ± 19	32 ± 13 36 ± 29	—
(2)	Sa(w)	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	9 ± 9 0 ± 15	—	13 ± 6 16 ± 12	—
(2)	Sa(w)	<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	—	80 ± 30 80 ± 70	15 ± 15 0 ± 30	—
4	aws[S] ⁵	<i>Festuca ovina</i> L.	1.9 ± 1.9 0 ± 3	—	14 ± 8 8 ± 18	—
3	aws[S]	<i>Festuca rubra</i> L.	20 ± 12 18 ± 22	—	—	—
3	sS	<i>Glyceria triflora</i> (Korsh.) Kom.	—	2.6 ± 2.6 0 ± 5	2.8 ± 2.8 0 ± 6	50 ± 14 54 ± 30
Осоковые + Ситниковые Cyperaceae + Juncaceae						
1	Aws	<i>Carex cespitosa</i> L.	—	1 ± 5 0 ± 11	—	45 ± 17 50 ± 40
Бобовые Fabaceae						
4	S	<i>Hedysarum arcticum</i> B. Fedtsch.	36 ± 19 50 ± 30	—	—	—
(3)	n.d.	<i>Medicago falcata</i> L.	—	—	44 ± 18 50 ± 40	—
3	S	<i>Trifolium lupinaster</i> L.	40 ± 30 20 ± 50	—	—	—
4	n.d.	<i>Trifolium pratense</i> L.	0.8 ± 0.8 0 ± 1.4	—	40 ± 29 10 ± 70	—
3	n.d.	<i>Trifolium repens</i> L.	3.3 ± 2.7 1 ± 5	—	—	—
4	S	<i>Vicia cracca</i> L.	20 ± 20 0 ± 30	12 ± 4 12 ± 9	19 ± 6 18 ± 13	2.9 ± 1.4 2 ± 3

Таблица 3. Продолжение

Поеда- емость ¹ Eatability ¹	Сезонность ² Seasons ²	Вид Species	Местоположение, год, число учетных площадок (n) Location, year, number of sample plots (n)			
			р. Подкаменная Тунгуска Podkamennaya Tunguska River, 2019, n = 3	р. Столбовая Stolbovaya River, 2020, n = 5	р. Енисей Yenisei River, 2022, n = 5	оз. Конное Konnoye Lake, 2020, n = 6
Разнотравье Forbs						
(0)	n.d.	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	—	—	4.7 ± 1.3 5 ± 3	—
2	sS	<i>Aster sibiricus</i> L.	7 ± 3 9 ± 6	—	—	—
2	S	<i>Cerastium jenisejense</i> Hultén	1.3 ± 0.7 0.6 ± 1.3	—	1.8 ± 1.3 1 ± 3	—
n.d.	n.d.	<i>Euphrasia hyperborea</i> Jorg.	0.2 ± 0.2 0 ± 0.3	0.2 ± 0.2 0 ± 0.4	3.5 ± 1.9 1 ± 4	—
1	S	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	—	60 ± 30 40 ± 70	—	—
n.d.	n.d.	<i>Fimbripetalum radians</i> (L.) Ikonn.	—	—	—	14 ± 5 14 ± 13
2	S	<i>Galium boreale</i> L.	14 ± 8 14 ± 14	10 ± 5 8 ± 12	—	—
n.d.	n.d.	<i>Galium uliginosum</i> L.	3.9 ± 2.1 5 ± 4	20 ± 20 0 ± 40	1.8 ± 1.7 0 ± 4	—
2-3	n.d.	<i>Geranium krylovii</i> Tzvelev	4.3 ± 2.4 5 ± 4	—	—	—
n.d.	n.d.	<i>Lipandra polysperma</i> (L.) S. Fuentes, Uotila et Borsch.	—	—	1 ± 0.6 0.8 ± 1.4	—
(2)	n.d.	<i>Ostericum tenuifolium</i> (Pall. ex Spreng.) Y.C. Chu	4 ± 4 1 ± 6	—	—	—
(2)	n.d.	<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Delarbre	—	—	5 ± 5 0 ± 12	0.9 ± 0.5 0.3 ± 1.3
(0-2)	n.d.	<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	7 ± 4 10 ± 6	0.1 ± 0.1 0 ± 0.2	—	—
n.d.	n.d.	<i>Rhinanthus vernalis</i> (N.W. Zinger) Schischk. et Serg.	—	—	2.8 ± 1.4 2 ± 3	—

Таблица 3. Окончание

Поеда- емость ¹ Eatability ¹	Сезонность ² Seasons ²	Вид Species	Местоположение, год, число учетных площадок (n) Location, year, number of sample plots (n)			
			р. Подкаменная Тунгуска Podkamennaya Tunguska River, 2019, n = 3	р. Столбовая Stolbovaya River, 2020, n = 5	р. Енисей Yenisei River, 2022, n = 5	оз. Конное Konnoye Lake, 2020, n = 6
(2)	n.d.	<i>Rubus saxatilis</i> L.	10 ± 10 3 ± 17	—	—	—
3	sS	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	60 ± 20 60 ± 30	21 ± 18 0 ± 40	11 ± 11 0 ± 26	—
(2)	n.d.	<i>Thalictrum simplex</i> L.	16 ± 10 14 ± 17	—	10 ± 9 2 ± 20	28 ± 6 24 ± 14
1	n.d.	<i>Tanacetum boreale</i> Fisch. ex DC.	8 ± 7 2 ± 12	—	—	—

Примечание. * В таблице приведены виды, медианное значение фитомассы которых хотя бы в одном пункте отлично от нуля. ¹ поедаемость: 0 — не поедается, 1 — плохая, 2 — средняя, 3 — хорошая, 4 — очень хорошая или отличная. ² сезонность поедания: S — лето, а — осень, w — зима, s — весна. ³ () — не найдена информация о поедании данного вида северными оленями, в скобках приведена предположительная оценка на основе данных о близких видах или о других копытных. ⁴ n.d. — нет данных. ⁵ [] — поедаемость хуже, чем в другие сезоны. ⁶ Прочерк означает, что вид не отмечен на учетных площадках. ⁷ — среднее арифметическое и стандартная ошибка. ⁸ — медиана и среднеквадратическое отклонение. Note. *In the table the species with median phytomass greater than zero at least in one location are given. ¹ eatability: 0 — not eatable, 1 — poor, 2 — average, 3 — good, 4 — very good or excellent. ² feed seasons: S — summer, a — autumn, w — winter, s — spring. ³ () — no information on the consumption of this species by reindeer was found. In brackets, a tentative estimate based on information about related species or other ungulates is given. ⁴ n.d. — no data. ⁵ [] — eatability is lower than in other seasons. ⁶ A dash means that the species is absent at a sample plot. ⁷ — arithmetic mean and standard error. ⁸ — median and mean square deviation.

E. kronokensis (Ком.) Tzvelev ((2) П Е), *E. macrourus* (Turcz.) Tzvelev ((2) П), *Festuca pratensis* Huds. (3 П), *Puccinellia hauptuana* V. I. Krecz. ((2) Е), *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. (Е), *Trisetum molle* Kunth ((2) П); Осоковые, Ситниковые (Cyperaceae, Juncaceae): *Carex rostrata* Stokes (3 Aws К), *Juncus filiformis* L. (3 ws[S] С); Бобовые (Fabaceae): *Astragalus alpinus* L. (4 П), *Melilotus albus* Medik. (3 S Е), *Oxytropis katangensis* Basil. ((3) Е); Разнотравье (Forbs): *Achillea asiatica* Serg. ((3) Saw С Е), *Artemisia commutata* Beser. (Е), *Bidens radiata* Thuill. (Е), *Bistorta major* S. F. Gray (4 S Е), *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre (4 S П), *Caltha palustris* L. (3 wsS С К), *Cerastium maximum* L. (2 sS С), *Chenopodium album* L. (П), *Conioselinum tataricum* Hoffm. (0 n П Е), *Epilobium palustre* L. (3 S С), *Erigeron politus* Fr. (П), *Erysimum cheiranthoides* L. (С Е), *Galium palustre* L. (П), *Geranium pratense* L. ((1) Е), *Heteropappus biennis* (Ledeb.) Tamamsch. ex Grubov (П), *Hieracium pseudarctophilum* Schljakov ((2) Е), *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. (Е), *Lysimachia vulgaris* L. ((0–1) С Е), *Myosotis* sp. ((1–3) Е), *Oberna behen* (L.) Ikonn. (П), *Parnassia palustris* L. (1 С), *Pedicularis* sp. ((3) С),

Persicaria minor (Huds.) Opiz. ((2) С), *Polygonum aviculare* L. (3 Е), *Potentilla anserina* L. (0–1 С Е), *Prunella vulgaris* L. (П), *Ranunculus repens* L. (0–1 К), *Rorippa palustris* L. (1 Е), *Rumex acetosa* L. (4 П Е), *Saussurea parviflora* (Poir.) DC ((2–3) Е), *Serratula centauroides* L. (П), *Stachys aspera* Michx. (К), *Stellaria peduncularis* Bunge (2 sS С), *Thalictrum minus* L. (2 С), *Thymus sibiricus* (Serg.) Klovov et Des.-Shost. (П), *Veronica longifolia* L. (1–2 Saw С), *Viola stagnina* Kit. ((0–1) П К).

Обобщенные данные по оценке запасов растительных кормовых ресурсов представлены в табл. 4. Из данных табл. 3 и 4 видно, что на пойменных лугах надземная масса хвощовых (в основном хвощ зимующий *Equisetum hyemale* L. или хвощ полевой *E. arvense* L.) составляет около 20 г/м². Доля кустарников в общей фитомассе мала, наиболее заметна масса шиповника коричневого (*Rosa cinnamomea* L.) на р. Подкаменной Тунгуске, масса ив (*Salix* spp.) незначительна во всех сообществах. Фитомасса злаков на приречных лугах варьирует от 89 до 144 г/м². На пойменном лугу р. Столбовой наибольшими

Таблица 4. Запасы растительных кормовых ресурсов пойменных лугов р. Енисей, его притоков и луга у оз. Конного
Table 4. Reserves of plant food resources at the flood plain meadows of the Yenisei River, its tributaries, and the meadow near Lake Konnoye

Группы растений Plant groups	Местонахождение, год, число учетных площадок (n) – Location, year, number of sample plots (n)							
	Приречные луга – Riverside meadows						Оз. Конное Konnoye Lake, 2020, n = 6	
	р. Подкаменная Тунгуска Tunguska River, 2019, n = 3		р. Столбовая Stolbovaya River, 2020, n = 5		р. Енисей, Yenisei River, 2022, n = 5			
	m ¹	%	m	%	m	%	m	%
Хвощовые Equisetaceae	18 ± 16 ²	4 ± 4	23 ± 7	8 ± 2	20 ± 13	6 ± 4	—	—
	5 ± 28 ³	1 ± 6	18 ± 16	6 ± 5	7 ± 30	3 ± 9	—	—
	0–50.6 ⁴	0–11	8.6–50.4	4–13	2.8–73.2	1–23	—	—
Кустарники Shrubs	24 ± 17	5 ± 4	1.8 ± 1.6	1 ± 0	8 ± 6	3 ± 2	—	—
	17 ± 29	4 ± 7	0 ± 4	0 ± 1	0 ± 14	0 ± 5	—	—
	0–56.4	0–13	0–8	0–2	0–32	0–11	—	—
Злаковые Poaceae	111 ± 28	25 ± 5	140 ± 40	46 ± 6	89 ± 10	30 ± 4	50 ± 14	34 ± 9
	130 ± 50	30 ± 9	90 ± 90	51 ± 13	95 ± 23	29 ± 9	50 ± 30	40 ± 22
	54.7–145.2	15–32	66.4–260.8	23–55	54–113.4	17–39	0–95.6	0–53
Осоковые + ситниковые Cyperaceae + Juncaceae	—	—	6 ± 5	2 ± 1	—	—	48 ± 16	31 ± 9
	—	—	0 ± 11	0 ± 2	—	—	50 ± 40	33 ± 22
	—	—	0–25.6	0–5	—	—	5.8–112.8	4–65
Бобовые Fabaceae	105 ± 24	25 ± 8	12 ± 4	4 ± 0	109 ± 21	36 ± 7	2.9 ± 1.4	2 ± 1
	90 ± 40	20 ± 13	12 ± 9	3 ± 1	90 ± 50	30 ± 15	2 ± 3	2 ± 2
	72.4–151.7	16–40	3.6–23.2	3–5	58.8–183.2	20–56	0–7.6	0–4
Разнотравье Forbs	170 ± 3	40 ± 3	130 ± 40	41 ± 5	78 ± 16	26 ± 5	47 ± 6	33 ± 5
	171 ± 6	38 ± 5	160 ± 80	37 ± 12	90 ± 30	30 ± 11	52 ± 13	36 ± 11
	163.6–174.6	36–45	46.2–233.7	32–61	40.8–123	14–40	21.2–57.3	12–43
Общая надземная фитомасса Total aboveground phytomass	429 ± 26	100	320 ± 80	100	305 ± 9	100	148 ± 9	100
	450 ± 40		380 ± 170		308 ± 21		134 ± 23	
	377.3–460		139.4–491.3		274.6–327.6		131.6–180.4	
Мертвая надземная фитомасса Dead aboveground phytomass	—	—	—	—	—	—	274 ± 18 260 ± 40 239–352.4	

Примечание. ¹ m — сухой вес, г/м². ² среднее арифметическое и стандартная ошибка. ³ медиана и среднеквадратическое отклонение. ⁴ минимум и максимум. Прочерк означает, что группа не отмечена на площадках.
 Note. ¹ m — dry weight, g/m². ² arithmetic mean and standard error ³ median and mean square deviation ⁴ minimum and maximum.
 A dash means that the group is absent at a sample plot.

величинами массы отличаются полевица побегообразующая (*Agrostis stolonifera*) и вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea*), на р. Подкаменная Тунгуска — *Bromopsis pumelliana*, *Elymus kronokensis* и *Festuca rubra*, на р. Енисее — *Agrostis gigantea*. В лу-

говом сообществе у оз. Конного из злаков представлен только манник трехцветковый (*Glyceria triflora*), фитомасса которого составляет около 50 г/м². Здесь же отмечены наибольшие показатели надземной массы осоковых (около 50 г/м²), основную

долю среди которых составляет осока дернистая (*Carex cespitosa*). В остальных сообществах эта группа растений отсутствует или участвует незначительно.

Наибольшая надземная масса бобовых (около 100 г/м²) отмечена в луговых сообществах правобережья р. Енисея и р. Подкаменной Тунгуски; на р. Столбовой и оз. Конном их гораздо меньше (в среднем 12 и 2–3 г/м²). На Енисее среди бобовых преобладают люцерна серповидная (*Medicago falcata*) и клевер луговой (*Trifolium pratense*), на р. Подкаменной Тунгуске — копеечник арктический (*Hedysarum arcticum*) и клевер люпиновидный (*Trifolium lupinaster*). Менее значительна, но тоже существенна доля горошка мышиного (*Vicia cracca*), причем этот вид присутствует во всех обследованных сообществах (12–19 г/м² в прибрежных луговых сообществах, 2–3 г/м² на лугу у оз. Конного).

Общая масса разнотравья сильно варьирует (примерно 50–170 г/м²), наиболее велика она на лугу у р. Подкаменной Тунгуски. В разных сообществах преобладают разные виды: кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), подмаренник топяной (*Galium uliginosum*), подмаренник северный (*G. boreale*), гетеропаппус двулетний (*Heteropappus biennis* (Ledeb.) Tamamsch. ex Grubov), василисник простой (*Thalictrum simplex*).

В исследованных луговых сообществах в основном представлены виды сосудистых растений, имеющие поедаемость от средней до очень хорошей или отличной (табл. 3). Среди видов, имеющих наилучшую поедаемость, заметную долю в массе травостоя имеют *Hedysarum arcticum* (доминирует в сообществе на р. Подкаменная Тунгуска), *Trifolium pratense* (доминирует на р. Енисее), *Vicia cracca* (отличается заметным участием на всех приречных лугах, в небольшом количестве представлен в приозерном сообществе), овсяница овечья (*Festuca ovina* L.) — один из важнейших подснежных кормовых видов (имеет значительное обилие в луговом сообществе на Енисее).

Большинство плохо или совсем не поедаемых видов составляет незначительную примесь к травостою. Заметную долю в фитомассе имеют только *Filipendula ulmaria* в травостое луга на р. Енисее и *Carex cespitosa* в приозерном сообществе. Вредных и ядовитых для оленей растений не отмечено.

Большинство видов являются летними кормами. Среди зимних и зимне-весенних зеленых кормов заметно участие *Equisetum hyemale* в луговых сообществах Подкаменной Тунгуски и Енисея (про поедаемость именно этого вида оленями нет данных, однако он хорошо поедается лошадьми и крупным рогатым скотом, а близкие виды — хвощ камышковый (*E. scirpoides*) и хвощ пестрый (*E. variegatum*) — отлично поедаются оленями зимой и ранней весной [18]). К числу зимних и зимне-весенних кормовых видов относятся *Festuca ovina* на р. Енисее, *F. rubra* на р. Подкаменной Тунгуске; к числу весенних — *Sanguisorba officinalis* (все приречные сообщества). В целом доля этих видов в фитомассе невелика.

Наиболее высоким кормовым потенциалом по фитомассе, видовому богатству и кормовым качествам слагающих видов обладает луг на р. Подкаменной Тунгуске. Луг на Енисее имеет более низкую фитомассу, однако тоже отличается высоким видовым богатством и кормовыми качествами. В сообществе на р. Столбовой видовое богатство и кормовые качества растений ниже: здесь мало бобовых, поедаемость всех доминирующих видов не выше средней, среди них есть виды с плохой поедаемостью. Судя по видовому составу, основная причина этого явления — избыточная влажность.

Луговое сообщество возле оз. Конного заметно уступает пойменным лугам по всем параметрам: биомассе, видовому богатству, кормовым качествам видов. Доля бобовых низка. Основную массу травостоя составляют *Carex cespitosa*, *Glyceria triflora* и *Thalictrum simplex*. Поедаемость манника — средняя; осоки дернистой по большинству имеющихся сведений — плохая [18], хотя есть указание на хорошую поедаемость весной [39]. Возможно, как многие другие виды осок, она может служить зимним кормом. Сведений о поедаемости *Thalictrum simplex* северными оленями найти не удалось, но, исходя из удовлетворительной поедаемости лошадьми, рогатым скотом, пятнистыми и благородными оленями [18, 44, 45], можно предположить также удовлетворительную. В целом, поедаемость доминирующих видов средняя или плохая, а участие прочих незначительно. Ветошь, накапливающаяся в этом сообществе, может служить зимним кормом, однако грубым и малопитательным, который не позволяет оленям сохранять положительный азотный баланс и живой вес [18].

Общая надземная масса исследованных прибрежных лугов изменяется в пределах примерно от 300 до 450 г/м². На лугу у оз. Конного средняя надземная фитомасса составляет около 140 г/м², а подстилка из мертвой массы — около 260 г/м² (табл. 4). Накопление мертвой массы (ветоши) зарегистрировано только на лугу у озера, расположенного вдали от берега водоема. В поймах рек ветошь ежегодно смывается половодьем.

Как показано в табл. 4, доля злаковых растений на приречных пойменных лугах составляет примерно 25–50%, разнотравья — приблизительно 30–40%. Доля бобовых сильно варьирует: от 3–4 до более 30%. Средние доли хвощовых, кустарников, осоковых + ситниковых не превышают 8%. На лугу у оз. Конного травостой составляют злаки, осоки и разнотравье примерно в равных долях, примесь бобовых незначительна, остальные группы отсутствуют. По критерию Краскела–Уоллиса ($p < 0.05$) оказались существенными различия фитомассы в целом, хвощей, осоковых и бобовых. При попарных сравнениях по критерию Манна–Уитни значимыми оказались различия общей фитомассы между всеми сообществами, кроме луга на р. Столбовой и остальными приречными лугами. Привлекает внимание значимость различий по массе осок между лугом на оз. Конном и остальными лугами и по массе бобовых между лугами на р. Подкаменной Тунгуске и р. Енисее с одной стороны и на р. Столбовой и оз. Конном — с другой. Значимыми оказались также различия между сообществом на р. Подкаменной Тунгуске и сообществами на р. Енисее и оз. Конном по массе разнотравья; между сообществом на оз. Конном и сообществами на р. Енисее и р. Столбовой по массе хвощей; между сообществами на оз. Конном и р. Столбовой по массе кустарников. Нужно иметь в виду, что отмеченные различия фитомассы надо оценивать и интерпретировать с осторожностью, так как они могут отражать не только различия между сообществами, но и разногодичные флуктуации.

Для сравнения приводим литературные данные о фитомассе луговых сообществ из других районов (если в исходном источнике масса была приведена в других единицах, она была пересчитана в г/м² для удобства сравнения).

В подзонах лесотундры и южной тундры на территории Анадырского края в травянистых сообществах, распространенных по низким илистым берегам рек и зарастающих водоемов — средние

запасы зеленых кормов составили: арктофилы рыжеватой — 246 г/м², вейника незамеченного с разнотравьем — 84 г/м², осоки одноцветной — 231 г/м², вейника Лангсдорфа и вейника Лангсдорфа с разнотравьем — 300 г/м² [39].

В пойме низкого и среднего уровня р. Северной Двины урожай сухой надземной фитомассы луговых сообществ (костровник пырейный, пырейник разнотравный, тимopheечник лютиково-чиновный, осочник влажноразнотравный) составил примерно 50–700 г/м² [46].

В подзоне лесотундры (Республика Коми) в полидоминантном злаково-разнотравном (*Festuca ovina*, *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Ranunculus borealis*) луговом сообществе высокой поймы фитомасса сосудистых растений составила 217–289 г/м², масса опада — 164–402 г/м² [47].

В таежной зоне на северо-востоке Европейской части России фитомасса луговых сообществ в пойме р. Лузы составила 42–247 г/м², р. Мезени — 49–327 г/м². Урожайность увеличивается от водоразделов к поймам и от высоких пойм к низким; наибольшей урожайностью отличаются крупнозлаковые луга из нескольких видов злаков (*Alopecurus pratensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis purpurea*) и осоковые сообщества, распространенные на низких уровнях пойм [41].

На территории Красноярского края в подзоне луговых степей (55°31' с.ш., 89°12' в.д.) на вейниково-горошково-кровохлебковом лугу среднее значение максимальной зеленой фитомассы составило 491.8 г/м², надземной мертвой массы (ветошь + подстилка) — 313.1 г/м² [48]. Фитомасса пойменных лугов рек Чулым и Береш (Назаровская впадина) составила 268–368 г/м², мертвая масса — 204–265 г/м² [49]. Полученные нами данные находятся в пределах известного для пойменных лугов диапазона и близки к большинству приведенных значений [39, 41, 46–49].

Данные о суммарной фитомассе видов разных уровней поедаемости представлены в табл. 5. Луга на р. Подкаменная Тунгуска и р. Енисей (табл. 5) отличаются высокими долями видов с очень хорошей или отличной (около 20%), хорошей (около 30%) и средней (примерно 30–40%) поедаемостью, а доли видов с низкой поедаемостью и не поедаемых являются низкими — до 5%. В луговом сообществе на р. Столбовой около половины массы образовано видами со средней поедаемостью, примерно по 15–20% составляют

Таблица 5. Запасы растительных кормовых ресурсов разных уровней поедаемости на пойменных лугах р. Енисей и его притоков и лугу у оз. Конного**Table 5.** Reserves of plant food resources of different eatability at the flood plain meadows of the Yenisei River, its tributaries, and the meadow near Lake Konnoye

Поедаемость Eatability	Место, год, число учетных площадок (n) – Location, year, number of sample plots (n)							
	Приречные луга – Riverside meadows						оз. Конное Lake Konnoye 2020, n = 6	
	р. П. Тунгуска P. Tunguska 2019, n=3		р. Столбовая Stolbovaya 2020, n = 5		р. Енисей Yenisei 2022, n = 5			
	m ¹	%	m	%	m	%	m	%
Очень хорошая и отличная Very good and excellent	69 ± 7 ²	16 ± 1	14 ± 5	4 ± 1	80 ± 30	26 ± 9	3 ± 1	2 ± 1
	76 ± 13 ³	17 ± 1	12 ± 11	3 ± 1	60 ± 70	20 ± 21	2 ± 3	2 ± 2
	54.1–76 ⁴	14–17	3.6–26.4	3–5	28.4–204.8	9–63	0–7.6	0–4
Хорошая Good	131 ± 10	31 ± 4	48 ± 22	14 ± 4	87 ± 19	29 ± 7	54 ± 15	37 ± 10
	130 ± 17	29 ± 7	20 ± 50	17 ± 9	110 ± 40	33 ± 15	60 ± 40	42 ± 24
	113.6–148.2	25–39	9.6–126	4–26	24.2–130.8	7–42	2.8–97.8	2–60
Средняя Average	156 ± 29	36 ± 5	150 ± 40	50 ± 7	95 ± 22	31 ± 7	30 ± 60	19 ± 3
	180 ± 50	39 ± 8	90 ± 90	56 ± 16	80 ± 50	28 ± 15	24 ± 14	18 ± 8
	99.6–193.2	26–42	84.2–275	23–61	37.2–161.6	12–51	15.6–52	11–30
Плохая Poor	24 ± 14	5 ± 3	66 ± 29	21 ± 6	2 ± 1	1 ± 0	45 ± 18	29 ± 10
	21 ± 24	5 ± 5	40 ± 60	18 ± 14	1 ± 3	0 ± 1	50 ± 40	33 ± 25
	2.4–49	1–11	25.4–181	9–40	0–6.8	0–2	0–112.8	0–65
Не поедаются Not eatable	11 ± 6	3 ± 1	19 ± 16	5 ± 4	12 ± 5	4 ± 2	3 ± 3	2 ± 2
	13 ± 10	3 ± 3	0 ± 40	0 ± 9	8 ± 11	3 ± 4	0 ± 7	0 ± 6
	0.4–19.2	+ ⁵ –5	0–82.4	0–22	4.4–30.2	1–10	0–18.2	0–14
Нет данных No data	38 ± 17	9 ± 4	22 ± 20	6 ± 5	26 ± 8	9 ± 3	15 ± 6	11 ± 5
	54 ± 29	12 ± 7	0 ± 40	0 ± 11	17 ± 18	6 ± 6	14 ± 15	11 ± 12
	4.6–55.9	1–14	0–100	0–26	7.6–53	2–17	0–41.6	0–31
Общая надземная фитомасса Total aboveground phytomass	429 ± 26	100	320 ± 80	100	305 ± 9	100	148 ± 9	100
	450 ± 40		380 ± 170		308 ± 21		134 ± 23	
	377.3–460		139.4–491.3		274.6–327.6		131.6–180.4	

Примечание: ¹ m – сухой вес, г/м²; ² среднее арифметическое и стандартная ошибка; ³ медиана и среднеквадратическое отклонение; ⁴ минимум и максимум; ⁵ + – менее 1%. Notes: ¹ m – dry weight, g/m²; ² arithmetic mean and standard error; ³ median and mean square deviation; ⁴ minimum and maximum; ⁵ + – less than 1%.

виды с хорошей и плохой поедаемостью, доли остальных категорий низки. На оз. Конном примерно по 20–40% составляют доли видов с хорошей, средней и плохой поедаемостью, участие остальных категорий незначительно.

Суущественными по критерию Краскела–Уоллиса ($p < 0.05$) оказались различия фитомассы видов с очень хорошей или отличной и средней поедаемостью. При попарных сравнениях по критерию Манна–Уитни подтвердились различия по

массе средне поедаемых видов между лугом на оз. Конном и остальными луговыми сообществами, по массе хорошо и отлично поедаемых — между лугами на р. Подкаменной Тунгуске и р. Енисее с одной стороны и на р. Столбовой и оз. Конном — с другой. Достоверными оказались различия между сообществами на р. Подкаменной Тунгуске и на оз. Конном по массе хорошо поедаемых растений и между сообществами на р. Столбовой и р. Енисее по массе плохо поедаемых. В целом,

сравнения фитомассы видов разных уровней поедаемости подтвердило более высокие кормовые качества лугов на р. Подкаменной Тунгуске и р. Енисее по сравнению с лугами на р. Столбовой и оз. Конном.

Имеются значительные различия в питании лесных и тундровых северных оленей, что отражается в строении рубца [50]. Группы кормов, используемые лесными северными оленями в питании в разных условиях обитания, имеют много сходного. Финские исследователи С. Сулкава, Э. Эркинару с коллегами [9] определили в круглогодичном рационе лесных северных оленей Финляндии 9 групп кормов: лишайники, грибы, мхи, осоки, хвощи, злаки, листья кустарников, одревесневшие части растений, омертвевший опад. В северной Карелии [19] северные олени осенью и зимой питаются в основном ягелем (кустистыми напочвенными лишайниками, в первую очередь р. *Cladonia*), зимой при глубоком снеге — эпифитными боролатыми лишайниками (например, *Alectoria* spp., *Bryoria* spp., *Usnea* spp.) и хвоей сосны, зимой — ерником (*Betula nana* L.) и злаками, весной — пушицей, ветками и корой березы и осины; морошкой (зима, весна, лето), вереском (зима, весна), багульников (зима), черникой, голубикой и толокнянкой (весна, лето), брусникой (осень), корневищами болотных трав (весна, осень), грибами (лето). Отмечено также, что летом олени охотно пасутся на лугах по берегам Белого моря, что является еще одним примером вклада луговых сообществ в кормовую базу. В Алтае-Саянском регионе зимой северные олени предпочитают кормиться лишайниками родов *Cladonia*, *Usnea*, *Cetraria*. Летом и осенью значительное место в их рационе занимают травянистые и кустарниковые корма, грибы [10]. В Забайкалье в среднем за год доля лишайников в питании дикого северного оленя составляет 52%, сосудистых — 29%, ветоши и хвощей — 9%, грибов — 7%, прочих кормов — 3%. Зимой основным кормом являются лишайники, весной — молодые побеги осок и пушиц (до половины рациона) и лишайники, летом — осоки, злаки, разнотравье, ивы, грибы и лишайники [5]. Рацион лесных северных оленей средней тайги Центральной Сибири, изученный в весенний период (март—апрель), включает растения семейств *Superaceae*, *Roaceae*, *Equisetaceae* (весной преобладают), *Fabaceae*, *Polygonaceae*, *Campanulaceae*, *Ericaceae*, *Chenopodiaceae*, *Rosaceae*, а также па-

поротники, лишайники (также одна из преобладающих групп), мхи [8].

Злаково-разнотравные пойменные приречные луга — такие, как описаны на р. Енисей и, особенно, на р. Подкаменная Тунгуска, — по параметрам видового богатства, фитомассы и кормовых качеств могут считаться высококачественными летними пастбищами. Переувлажненный луг, описанный на р. Столбовой, заметно уступает умеренно влажным по указанным параметрам. Еще более низкими кормовыми качествами обладает луг возле оз. Конного. Однако, возможно, кормовым потенциалом этого сообщества северные олени могут воспользоваться в зимний и весенний периоды, учитывая значительное количество осоки и ветоши. Подснежные зеленые корма являются важной частью зимнего рациона и должны учитываться при характеристике пастбищ [18].

При известной небольшой плотности населения северных оленей в пределах 0.1–12.9 особей/100 км² [7] следует полагать, что растительные кормовые ресурсы прибрежных лугов средней тайги вполне удовлетворяют их потребности в предпочитаемых травяных кормах — в первую очередь в летний период, но отчасти также зимой и весной (осоки, хвощи, овсяницы). Потребность в кормах других групп (лишайники, кустарники) удовлетворяется в других сообществах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены новые данные о видовом разнообразии и ресурсно-кормовом потенциале прибрежных лугов Центральносибирского заповедника (62°21'25" с.ш., 90°39'51" в.д.). Видовое богатство травянистых и кустарниковых растений прибрежных лугов рек Столбовая, Подкаменная Тунгуска и Енисей на территории Центральносибирского заповедника варьирует от 11 до 23 видов на 0.25 м², всего в одном сообществе отмечено от 31 до 47 видов. В видовом составе преобладают представители разнотравья (около 55%), значительны также доли злаков (20%) и бобовых (10–15%). Величина кормовых ресурсов лугов варьирует от 300 до 450 г/м². В пределах изученной выборки значительны средние доли злаковых растений — около 30% (100 г/м²), разнотравья — 35% (120 г/м²), бобовых — 20% (70 г/м²). Доли хвощовых, кустарников, осоковых + ситниковых составляют до 8% (до 30 г/м²). Рассматриваемые прибрежные

луга ежегодно смываются весенним половодьем, и ветошь не накапливается. На лугу у оз. Конного видов растений значительно меньше, чем на приречных лугах — 5 видов на 0.25 м² (всего 11 видов в сообществе), их средняя надземная фитомасса составляет 140 г/м² и состоит в основном из злаков, разнотравья и осок, а накопленная масса ветоши — около 250 г/м².

Наиболее высокими кормовыми качествами среди исследованных сообществ обладают умеренно влажные луга в поймах рек. Они характеризуются высокими значениями фитомассы и видового богатства, значительным участием разнотравья и бобовых (наиболее ценных категорий летних кормов) и хорошей поедаемостью основных компонентов травостоя. Переувлажненный луг отличается значительно более низким видовым богатством и кормовыми качествами. Луг, сформировавшийся на озерной осушке, значительно уступает приречным по всем параметрам.

Полученные данные позволили предварительно оценить ресурсно-кормовой потенциал прибрежных лугов для питания лесных северных оленей и других травоядных животных. Это послужит основой для сравнения и оценки кормо-

вых ресурсов на сопредельных территориях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа В. Д. Казьмина, П. В. Кочкарева, Д. С. Зарубина выполнена в рамках государственного задания ФГБУ "Государственный природный биосферный заповедник «Центральносибирский» Проведение прикладных научных исследований по теме «Исследование растительных кормовых ресурсов северного оленя в Центральной Сибири» (3–22–88–2) с регистрационным номером ЕГИСУ НИОКТР 122050500018–4. Работа С. В. Чиненко выполнена в рамках плановой темы ФГБУН БИН РАН №№ 121032500047–1 «Растительность европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации».

В исследованиях принимали участие сотрудники ГПЗ «Центральносибирский» Е. С. Петухова, А. П. Кочкарев, И. Н. Ворошилов, Н. Н. Ворошилов, В. В. Казарин, Н. В. Иванов, О. Н. Елистратов, А. В. Сычук, В. Н. Комисарчик, С. А. Кривохижин и другие, студенты 4 курса Вятской с/х академии В. А. Бабина, Г. А. Борняков, Д. А. Рожкин, О. П. Сидорова, Я. С. Синцова, К. Л. Тюлькина, Н. Р. Ходырева, волонтер А. В. Казьмина. В определении видов растений приняла участие с.н.с. БИН РАН к.б.н. Т. М. Королева. В статистической обработке материалов помогла с.н.с. СПбГУ к.б.н. Е. В. Кушневская. Всем указанным лицам выражаем искреннюю благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сыроечковский Е. Е., Рогачева Э. В., Большаков Н. Н., Жуков М. А., Клоков К. Б., Куваев В. Б., Куваев А. В., Панаиотиди А. И., Роденков А. Н., Сапогов А. В., Телеснина В. М., Щербина С. С., Янковская И. Н. 2000. Центральносибирский заповедник. — В кн.: Заповедники Сибири. Т. II. М. С. 82–109.
2. Колпаициков Л. А., Бондарь М. Г., Михайлов В. В. 2019. Современная история таймырской популяции дикого Северного оленя: динамика, управление, угрозы и пути сохранения. — Труды КарНЦ РАН. 11: 5–20. <https://doi.org/10.17076/eco1045>
3. Синцова Я. С. 2021. Динамика численности популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) на Таймыре и в Центральносибирском заповеднике. — В сб.: Знания молодых – будущее России: сборник статей XIX Международной студенческой научной конференции. Ч. 2. Биологические науки. Киров. С. 138–141. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=47987124&pf=1>
4. Кочкарев П. В., Казьмин В. Д., Зарубин Д. С., Кочкарев А. П. 2022. Сезонные перемещения и необходимость контроля уровня использования таймырских диких северных оленей. — В сб.: Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: материалы национальной конференции с международным участием, 25–29 мая 2022 г., в рамках XI международной научно-практической конференции «Климат, экология, сельское хозяйство Евразии». Молодежный. С. 201–208. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49222494>
5. Давыдов А. В., Моргунов Н. А., Чугреев М. К., Ткачева И. С. 2022. Северные олени таежной зоны Восточной Сибири. — Вестник АПК Верхневолжья. 4(60): 74–87. <https://doi.org/10.35694/YARCX.2022.60.4.009>
6. Кочкарев П. В., Казьмин В. Д. 2018. К экологии Центральносибирского северного оленя. — В сб.: Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: Материалы VII Международной научно-практической конференции. Сек-

- ция: Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск. С. 198–201. <https://elibrary.ru/item.asp?id=35384321&pf=1>
7. Кочкарев П. В., Казьмин В. Д., Кочкарев А. П., Кижеватов Я. А. 2019. Влияние условий обитания на население копытных животных в равнинных и горно-таежных экосистемах Центральной Сибири. — В сб.: Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. М. С. 121–124. http://sev-in.ru/sites/default/files/inline-files/Конференция_Млекопитающие_России_2019.pdf
 8. Kochkarev P. V., Zarubin D. S., Maslova E. S. 2020. Studying the diet of wild reindeer (forest subspecies) (*Rangifer Tarandus* L.) in the territory of the Middle Yenisei taiga. — IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 548(7): 072049. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/548/7/072049>
 9. Sulkava S., Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E. 1983. Food of wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus*, in Finland in winter and summer 1981. — Acta Zool. Fennica. 175: 17–19.
 10. Смирнов М. Н. 2016. Северный олень на юге Сибири. Красноярск. 231 с.
 11. Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику. Л. 247 с.
 12. Абатуров Б. Д. 2005. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих. — Зоол. журн. 84(10): 1251–1271. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9174263>
 13. Казьмин В. Д. 2021. Трофические зональные адаптации копытных России. М. 241 с.
 14. Дедов А. А. 1933. Летние олени пастбища восточной части Малоземельской тундры. — В сб.: Олени пастбища Северного края. Сборник II. Л. С. 53–118. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790>
 15. Сыроечковский Е. Е., Рогачева Э. В., Большаков Н. Н., Жуков М. А., Клоков К. Б., Куваев В. Б., Куваев А. В., Панаиотиди А. И., Роденков А. Н., Сапогов А. В., Телеснина В. М., Щербина С. С., Янковская И. Н. 2000. Центральносибирский заповедник. — В кн.: Заповедники Сибири. Т. II. М. С. 82–109.
 16. Колпашиков Л. А., Бондарь М. Г., Михайлов В. В. 2019. Современная история таймырской популяции дикого Северного оленя: динамика, управление, угрозы и пути сохранения. — Труды КарНЦ РАН. 11: 5–20. <https://doi.org/10.17076/eco1045>
 17. Синцова Я. С. 2021. Динамика численности популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) на Таймыре и в Центральносибирском заповеднике. — В сб.: Знания молодых – будущее России: сборник статей XIX Международной студенческой научной конференции. Ч. 2. Биологические науки. Киров. С. 138–141. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=47987124&pf=1>
 18. Кочкарев П. В., Казьмин В. Д., Зарубин Д. С., Кочкарев А. П. 2022. Сезонные перемещения и необходимость контроля уровня использования таймырских диких северных оленей. — В сб.: Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: материалы национальной конференции с международным участием, 25–29 мая 2022 г., в рамках XI международной научно-практической конференции «Климат, экология, сельское хозяйство Евразии». Молодежный. С. 201–208. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49222494>
 19. Давыдов А. В., Моргунов Н. А., Чугреев М. К., Ткачева И. С. 2022. Северные олени таежной зоны Восточной Сибири. — Вестник АПК Верхневолжья. 4(60): 74–87. <https://doi.org/10.35694/YARCX.2022.60.4.009>
 20. Кочкарев П. В., Казьмин В. Д. 2018. К экологии Центральносибирского северного оленя. — В сб.: Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: Материалы VII Международной научно-практической конференции. Секция: Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск. С. 198–201. <https://elibrary.ru/item.asp?id=35384321&pf=1>
 21. Кочкарев П. В., Казьмин В. Д., Кочкарев А. П., Кижеватов Я. А. 2019. Влияние условий обитания на население копытных животных в равнинных и горно-таежных экосистемах Центральной Сибири. — В сб.: Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. М. С. 121–124. http://sev-in.ru/sites/default/files/inline-files/Конференция_Млекопитающие_России_2019.pdf
 22. Kochkarev P. V., Zarubin D. S., Maslova E. S. 2020. Studying the diet of wild reindeer (forest subspecies) (*Rangifer Tarandus* L.) in the territory of the Middle Yenisei taiga. — IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 548(7): 072049. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/548/7/072049>
 23. Sulkava S., Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E. 1983. Food of wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus*, in Finland in winter and summer 1981. — Acta Zool. Fennica. 175: 17–19.
 24. Смирнов М. Н. 2016. Северный олень на юге Сибири. Красноярск. 231 с.
 25. Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику. Л. 247 с.

26. Абатуров Б. Д. 2005. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительно-ядных млекопитающих. — Зоол. журн. 84(10): 1251–1271. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9174263>
27. Казьмин В. Д. 2021. Трофические зональные адаптации копытных России. М. 241 с.
28. Дедов А. А. 1933. Летние олени пастбища восточной части Малоземельской тундры. — В сб.: Олени пастбища Северного края. Сборник II. Л. С. 53–118. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790>
29. Андреев В. Н. 1933. Кормовые ресурсы оленеводства в западной части Большеземельской тундры. — В сб.: Олени пастбища Северного края. Сборник II. Л. С. 119–184. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790>
30. Андреев В. Н. 1948. Корма и пастбища северных оленей. Гл. 3. — В кн: Северное оленеводство. М. С. 100–157. <http://webirbis.aonb.ru/irbisdoc/kr/2023/23kp529/>
31. Куваев В. Б. 1964. Олени пастбища Верхоянья и возможности рационализации их использования. — В сб.: Проблемы Севера. Вып. 8. Проблемы изучения и использования растительного покрова и почв Крайнего Севера СССР. М.; Л. С. 280–289.
32. Александрова В. Д., Андреев В. Н., Вахтина Т. В., Дыдина Р. А., Карев Г. И., Петровский В. В., Шамурин В. Ф. 1964. Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. — Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Вып. 5. М.; Л. 484 с.
33. Саблина Т. Б. 1989. Питание северного оленя на карельском побережье Белого моря. — В сб.: Лесной северный олень Фенноскандии. Материалы первого советско-финляндского симпозиума 30 мая–3 июня 1988 г. Петрозаводск. С. 26–29.
34. Янченко З. А., Филатова С. Н. 2018. Кормовая ценность оленьих пастбищ левобережья р. Енисей. — Генетика и разведение животных. 1: 54–59. <https://www.vniigenjournal.ru/jour/article/view/155>
35. Самбук Ф. В. 1933. Пастбищные угодья первого ненецкого оленеводческого колхоза. — В сб.: Олени пастбища Северного края. Сборник II. Л. С. 9–52. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790>
36. Филатова С. Н., Сергеева О. К. 2023. Растительный потенциал и эколого-хозяйственная пригодность оленьих пастбищ правобережья реки Норильская. — Генетика и разведение животных. 1: 65–73. <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2023-1-65-74>
37. Сдобников В. М. 1933. Некоторые данные по биологии оленя и оленеводству в северо-восточной части Малоземельской тундры. — В сб.: Олени пастбища Северного края. Сборник II. Л. С. 185–229. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790>
38. Сулкава С., Эркинэро Э., Хейкура К., Линдгрэн Э., Пуллиайнен Э. 1989. Изучение питания лесного северного оленя на основе анализа экскрементов. — В сб.: Лесной северный олень Фенноскандии. Материалы первого советско-финляндского симпозиума 30 мая–3 июня 1988 г. Петрозаводск. С. 29–34.
39. Давыдов А. В., Моргунов Н. А., Чугреев М. К., Ткачева И. С. 2022. Северные олени таежной зоны Западной Сибири. — Вестник АПК Верхневолжья. 3(59): 10–21. <https://doi.org/10.35694/YARCX.2022.59.3.002>
40. Щербина С. С. 2012. Список сосудистых растений Центральносибирского государственного биосферного заповедника. — В сб.: Труды государственного заповедника «Центральносибирский». Красноярск. 2(4): 204–224.
41. Номоконов Л. И. 1959. Пойменные луга Енисея. Из-во Академии наук СССР. М. 455 с.
42. Шумилова Л. В. 1967. Основные закономерности растительного покрова и ботанико-географическое (геоботаническое) районирование Западной и Средней Сибири. — В сб.: Материалы межвузовской конференции по Геоботаническому районированию СССР, состоявшейся при биолого-почвенном факультете МГУ. 21–24 декабря 1964 г. М. С. 173–187.
43. Елизарьева М. Ф. 1971. Луговая растительность левобережных районов Красноярского края (в пределах таежной зоны). — В сб.: Вопросы ботаники и физиологии растений. Красноярск. С. 30–35.
44. Красноярский край. 2011. Почвенная карта, масштаб 1 : 2500000. — В сб.: Национальный атлас почв Российской Федерации. Раздел 8. Использование земельных ресурсов и почв. М. С. 522–529. <https://soil-db.ru/soilatlas/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federacii/krasnoyarskiy-kray>
45. Белоруссова А. Д. 1962. Природные пойменные луга Туруханского района Красноярского края и приемы их улучшения: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л. 15 с.
46. Никифоров В. В. 1983. Почвенный покров поймы среднетаежного Енисея. — В сб.: Биологические проблемы Севера. Тезисы X Всесоюзного симпозиума. Ч. I Охрана природы, биогеография, почвенно-растительные ресурсы. Магадан. С. 258.

47. Быков Б. А. 1957. Геоботаника. Алма-Ата. 382 с.
48. Шенников А. П. 1941. Луговедение. Л. 511 с.
49. Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. 2001. Современная наука о растительности. М. 264 с.
50. Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб. 992 с.
51. Плантариум. 2007–2023. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. <https://www.plantarium.ru/>
52. Программы для геоботанических исследований. 1932. Л. 248 с.
53. Васильев В. Н. 1936. Оленьи пастбища Анадырского края. — В сб.: Труды Арктического института. Т. LXII. Оленеводство. Л. С. 9–104.
54. Андреев В. Н., Щелкунова Р. П. 1983. Метод определения кормовой фитомассы для оленеводства. — В сб.: Биологические проблемы севера. Тезисы X всесоюзного симпозиума. Часть I. Охрана природы, биогеография, почвенно-растительные ресурсы (секции I, IX, II–VI). Магадан. С. 177.
55. Мартыненко В. А. 1989. Флористический состав кормовых угодий европейского Северо-Востока СССР. Л. 136 с.
56. Казьмин В. Д., Холод С. С. 2014. Кормовые ресурсы арктических тундр о. Врангеля и их использование северным оленем (*Rangifer tarandus*) и овцебыком (*Ovibos moschatus*). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 119(2): 14–28. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22978421>
57. Урбах В. Ю. 1964. Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). М. 415 с.
58. Рябова Т. И., Саверкин А. П. 1937. Дикорастущие кормовые растения пятнистого оленя. — В сб.: Труды ДВФ АН СССР. Серия ботаническая. Т. 2. С. 375–533.
59. Ларина И. В., Паламарчук И. А. 1949. Введение в изучение кормовых растений мараловодческих совхозов Алтайского края. — В сб.: Труды Пушкинского сельскохозяйственного института. Т. 19. С. 138–149.
60. Алексеев Л. Н. 1967. Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. Издательство Ленинградского университета. 167 с.
61. Котелина А. В. 1970. Прирост и опад на злаково-разнотравном лугу в лесотундре. — В сб.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Материалы симпозиума по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР. Свердловск. С. 31–32.
62. Титлянова А. А. 2018. Продуктивность травяных экосистем. — В сб.: Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е изд. Новосибирск. С. 96–108. <https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5>
63. Снытко В. А., Нефедьева Л. Г., Дубынина С. С. 2018. Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край. — В сб.: Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е изд. Новосибирск. С. 38–46. <https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5>
64. Данилов П. И., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф. 2020. Северный олень Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. 187 с. http://elibrary.krc.karelia.ru/783/1/Северный_олень_2020.pdf
65. Янченко З. А., Филатова С. Н. 2017. Содержание домашних северных оленей на пастбищных кормах левобережья р. Енисей. — Генетика и разведение животных. 1: 36–42. <https://www.vniigenjournal.ru/jour/article/view/59>

Floodplain Meadows Plant Forage Resources of the Central Siberian Nature Reserve

© 2024. V. D. Kazmin^{1,*}, P. V. Kochkarev¹, D. S. Zarubin¹, O. A. Kataeva², S. V. Chinenko²

¹Central Siberian State Nature Reserve, Krasnoyarsk Territory, Russia

²Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: vladimir-kazmin@mail.ru

Abstract. The investigation of forage resources for reindeer in the Central Siberian Nature Reserve (Middle Siberia, middle boreal subzone) have been started recently. The studies were carried out in the floodplain meadows of the Stolbovaya, Podkamennaya Tunguska, Yenisei Rivers and the lakeside meadow near Lake Konnoye in 2019–2022. Three meadows are located in the mountain taiga landscape to the east of the Yenisei, and the meadow of Lake Konnoe – on the plain west to the Yenisei. Grass-forb communities of the syntaxonomical order Molinietalia W. Koch 1926 were studied in the river floodplains, and the sedge-grass-forbs one – on the man-made drained shore of Lake Konnoye. In total, 93 species of vascular plants were determined. The above ground dry phytomass of the herbs and shrubs was preliminary determined using the mowing method ($n = 19$). Species richness varies from 11 to 23 species per 0.25 m² and averages ca. 16 species per 0.25 m². The average share of legume species in the communities is 10–15%, forbs – 20%, and grasses – 55%. In the meadows of the Podkamennaya Tunguska, 47 vascular plant species were registered in 3 mown samples (0.75 m²), of the Yenisei – 44 species in 5 samples (1.25 m²), of the Stolbovaya – 31 species in 5 samples. Within the studied samples, the average ratio of these forage plant groups are significant: forbs – 35%, ca. 120 g/m² (the most abundant species are *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galium uliginosum* L., *G. boreale* L., *Heteropappus biennis* (Ledeb.) Tamamsch. ex Grubov, *Lysimachia vulgaris* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Thalictrum simplex* L.), grasses – 30%, 100 g/m² (*Agrostis stolonifera* L., *A. gigantea* Roth, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.), legumes – 20%, 70 g/m² (*Medicago falcata* L., *Trifolium pratense* L., *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Trifolium lupinaster* L., *Vicia cracca* L.). The proportions of horsetails, sedges + rushes, shrubs are up to 8% (less than 30 g/m²). The number of species found in the man-made meadow near Lake Konnoye is much lower than that of the riverside ones: 11 vascular plant species in total, ca. 5 species per 0.25 m², their average above ground phytomass is 140 g/m² (*Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Carex cespitosa* L.; *Thalictrum simplex* L. predominant). Nevertheless, the rate of accumulated dead plant mass in this meadow is the highest – ca. 250 g/m² (the aboveground dead plant mass of the river floodplain meadows is removed by annual floods). Data on eatability and seasonal eating preferences are based on literature data. High rates of species diversity and feeding value (primarily high proportions of legumes and forbs) allow to consider the moderately moist flood plain meadows of the Podkamennaya Tunguska and the Yenisei Rivers as summer pastures of high quality. The quality of the damp meadow of the Stolbovaya River is much lower: lower species richness, plant mass and legumes abundance, medium or low feeding value of predominant species. The lakeside meadow is significantly inferior in quality to riverside ones in all parameters, but the abundance of the sedge and dead plant mass allows to consider it as winter and spring pasture.

Keywords: flood plain meadows, forage resources, vascular plant species, above ground dry phytomass, reindeer, Central Siberian Nature Reserve

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to express our sincere gratitude to all those who have contributed and assisted us in this research. The employees of the Central Siberian State Nature Reserve E.S. Petukhova, A.P. Kochkarev, I.N. Voroshilov, N.N. Voroshilov, V.V. Kazarin, N.V. Ivanov, O.N. Elistratov, A.V. Sychuk, V.N. Komisarchik, S.A. Krivokhizhin and others, 4th year students of the Vyatka Agricultural Academy V.A. Babina, G.A. Borneyakov, D.A. Rozhkin, O.P. Sidorova, Ya.S. Sintsova, K.L. Tyulkina, N.R. Khodyreva, volunteer A.V. Kazmina were involved in the field studies. T.M. Koroleva, Ph. D., senior researcher of the Komarov Botanical Institute RAS, was involved in identifying plant species. E.V. Kushnevskaia, Ph. D., senior researcher of St. Petersburg State University helped in statistical processing of materials.

The research of V.D. Kazmin, P.V. Kochkarev, and D.S. Zarubina was funded as part of the state assignment to the Central Siberian State Natural Biosphere Reserve for applied scientific research "Study of plant food resources of reindeer in Central Siberia" (3-22-88-2) with EGISU NIOKTR registration number 122050500018-4. The work of S.V. Chinenko was funded by the BIN RAS research topic No 121032500047-1 «Plant cover of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, and principles of organization».

REFERENCES

1. *Siroechkovskii E.E., Rogacheva E.V., Bolshakov N.N., Jukov M.A., Klovov K.B., Kuvaev V.B., Kuvaev A.V., Panaiotidi A.I., Rodenkov A.N., Sapogov A.V., Telesnina V.M., Scherbina S.S., Yankovskaya I.N.* 2000. [The Central Siberian Nature Reserve]. — In: [Nature reserves of Siberia. Vol. 2.]. Moscow. P. 82–109. (In Russian)
2. *Kolpashchikov L.A., Bondar' M.G., Mikhailov V.V.* 2019. Contemporary history of the Taimyr population of wild reindeer: patterns, management, threats and conservation options. — Transactions of KarRC RAS. 11: 5–20. <https://doi.org/10.17076/eco1045> (In Russian)
3. *Sinczova Ya.S.* 2021. [Population dynamics of wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in Taimyr and the Central Siberian Nature Reserve]. — In: [Knowledge of the young – the future of Russia: collection of articles of the XIX International Student Scientific Conference. Part 2. Biological sciences]. Kirov. P. 138–141. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=47987124&pff=1> (In Russian)
4. *Kochkarev P.V., Kazmin V.D., Zarubin D.S., Kochkarev A.P.* 2022. Seasonal movements and the need to control the level of use of Taimyr wild reindeer. — In: [Protection and rational use of animal and plant resources: materials of the national conference with international participation, May 25–29, 2022, within the framework of the XI international scientific and practical conference “Climate, ecology, agriculture of Eurasia”]. Molodezhnyi. P. 201–208. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49222494> (In Russian)
5. *Davydov A.V., Morgunov N.A., Chugreev M.K., Tkachyova I.S.* 2022 a. Reindeer of the taiga zone of Eastern Siberia. — Herald of the Agroindustrial Complex of the Upper Volga Region. 4(60): 74–87. <https://doi.org/10.35694/YARCX.2022.60.4.009> (In Russian)
6. *Kochkaryov P.V., Kazmin V.D.* 2018. To ecology of Centralnosibersky reindeer. — In: [Climate, ecology, agriculture of Eurasia: Proceedings of the VII International Scientific and Practical Conference. Section: Protection and rational use of animal and plant resources]. Irkutsk. P. 198–201. <https://elibrary.ru/item.asp?id=35384321&pff=1> (In Russian)
7. *Kochkarev P.V., Kazmin V.D., Kochkarev A.P., Kizhevaton Ya.A.* 2019. [Influence of environmental conditions on the ungulate populations in the plain and mountain taiga ecosystems of Central Siberia]. — In: Mammals of Russia: faunistics and zoogeographical issues. Moscow. P. 121–124. http://sev-in.ru/sites/default/files/inline-files/Конференция_Млекопитающие_России_2019.pdf (In Russian)
8. *Kochkarev P.V., Zarubin D.S., Maslova E.S.* 2020. Studying the diet of wild reindeer (forest subspecies) (*Rangifer Tarandus L.*) in the territory of the Middle Yenisei taiga. — IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 548(7): 072049. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/548/7/072049>
9. *Sulkava S., Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E.* 1983. Food of wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus*, in Finland in winter and summer 1981. — Acta Zool. Fennica. 175: 17–19.
10. *Smirnov M.N.* 2016. [Reindeer in the south of Siberia]. Krasnoyarsk. 31 p. (In Russian)
11. *Shennikov A.P.* 1964. [Introduction to geobotany]. Leningrad. 247 p. (In Russian)
12. *Abaturov B.D.* 2005. [Food resources, food supply and population viability herbivorous mammals]. — Zoological journal. 84(10): 1251–1271. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9174263> (In Russian)
13. *Kazmin V.D.* 2021. [Trophic zonal adaptations of ungulates of Russia]. Moscow. 241 p. (In Russian)
14. *Dedov A.A.* 1933. Pâturages estivaux des rennes de la partie est de la Malozémelskaja tundra. — In: [Reindeer pastures of the Northern regions. Iss. II.]. Leningrad. P. 53–118. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790> (In Russian)
15. *Andrejev V.* 1933. Ressources alimentaires des rennes dans la partie ouest de la Boïchezémelskaja tundra. — In: [Reindeer pastures of the Northern regions. Iss. II.]. Leningrad. P. 119–184. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790> (In Russian)
16. *Andreev V.N.* 1948. [Reindeer feed and pastures. Chapter 3]. — In: Reindeer husbandry. Moscow. P. 100–157. <http://webirbis.aonb.ru/irbisdoc/kr/2023/23kp529/> (In Russian)
17. *Kuvaev V.B.* 1964. [Reindeer pastures of Verkhoyansk and possibilities for rationalizing their use]. — In: [Problems of the North. Vol. 8. Problems of studying and using vegetation cover and soils of the Far North of the USSR]. Moscow; Leningrad. P. 280–289. (In Russian)
18. *Aleksandrova V.D., Andreev V.N., Vaxtina T.V., Dy'dina R.A., Karev G.I., Petrovskij V.V., Shamurin V.F.* 1964. [Fodder characteristics the Far Northern plants]. — In: [Vegetation the Far North and its development. Iss. 5.]. Moscow; Leningrad. 484 p. (In Russian)
19. *Sablina T.B.* 1989. [Reindeer feeding on the Karelian coast of the White Sea]. — In: [Forest reindeer of Fennoscandia. Proceedings of the first Soviet-Finnish symposium, May 30–June 3, 1988]. Petrozavodsk. P. 26–29. (In Russian)

20. *Yanchenko Z.A., Filatova S.N.* 2018. The fodder value of cervine pastures of a left bank of the Yenisei River. — Genetics and breeding of animals. 1: 54–59. <https://www.vniigenjournal.ru/jour/article/view/155> (In Russian)
21. *Sambuk F.V.* 1933. Pâturages de la première économie collective Nénézki destinée à l'élevage des rennes. — In: [Reindeer pastures of the Northern Territory. Iss. II]. Leningrad. P. 9–52. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790> (In Russian)
22. *Filatova S.N., Sergeeva O.K.* 2023. Plant potential and ecological and economic suitability of reindeer pastures on the right bank of the Norilsk River. — Genetics and breeding of animals. 1: 65–73. <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2023-1-65-74> (In Russian)
23. *Sdobnikov V.M.* 1933. Quelques données relatives à la biologie du renne et à l'élevage des rennes dans la partie nord-est de la Malozémélskaja toundra. — In: [Reindeer pastures of the Northern Territory. Iss. II]. Leningrad. P. 185–229. <http://elib.uraic.ru/handle/123456789/63790> (In Russian)
24. *Sulkava S., Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E.* 1989. [The study of the forest reindeer diet based on the feces analysis]. — In: [Forest reindeer of Fennoscandia. Proceedings of the first Soviet-Finnish symposium, May 30–June 3, 1988]. Petrozavodsk. P. 29–34. (In Russian)
25. *Davydov A.V., Morgunov N.A., Chugreev M.K., Tkacheva I.S.* 2022. [Reindeer of the taiga zone of Western Siberia]. — Herald of the Agroindustrial Complex of the Upper Volga Region. 3(59): 10–21. <https://doi.org/10.35694/YARCX.2022.59.3.002> (In Russian)
26. *Shcherbina S.S.* 2012. [List of vascular plants of the Central Siberian State Biosphere Reserve]. — In: [Proceedings of the State Central Siberian Reserve]. Krasnoyarsk. 2(4): 204–224. (In Russian)
27. *Nomokonov L.I.* 1959. [Floodplain meadows of the Yenisei River]. Moscow. 455 p. (In Russian)
28. *Shumilova L.V.* 1967. [The main patterns of vegetation cover and botanical-geographical (geobotanical) zoning of Western and Central Siberia]. — In: [Materials of the Interuniversity conference on geobotanical zoning of the USSR, held at the Faculty of Biology and Soils of Moscow State University. December 21–24, 1964]. Moscow. P. 173–187. (In Russian)
29. *Elizaryeva M.F.* 1971. [Meadow vegetation of the left-bank districts of the Krasnoyarsk Territory (within the taiga zone)]. — In: [Issues of botany and plant physiology]. Krasnoyarsk. P. 30–35. (In Russian)
30. Krasnoyarsk Territory. 2011. [Soil map, scale 1 : 2500000]. — In: [National soil atlas of the Russian Federation. Section 8. Use of land resources and soils]. Moscow. P. 522–529. <https://soil-db.ru/soilatlas/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federacii/krasnoyarskiy-kray> (In Russian)
31. *Belorussova A.D.* 1962. [Natural floodplain meadows of the Turukhansky district of the Krasnoyarsk Territory and methods of their improvement]: Abstr. ... Dis. Cand. (Agric.) Sci.]. Leningrad. 15 p. (In Russian)
32. *Nikiforov V.V.* 1983. [Soil cover of the Yenisei River floodplain in the middle taiga]. — In: [Biological problems of the North. Proc. of the X All-Union Symposium. Part I Nature conservation, biogeography, soil and plant resources]. Magadan. P. 258. (In Russian)
33. *Bykov B.A.* 1957. [Geobotany]. Alma-Ata. 382 p. (In Russian)
34. *Shennikov A.P.* 1941. [Meadow science]. Leningrad. 511 p. (In Russian)
35. *Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I.* 2001. [Modern science of vegetation]. Moscow. 264 p. (In Russian)
36. *Czerepanov S.K.* 1995. [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. Russian edition. St. Petersburg. 992 p. (In Russian)
37. Plantarium. Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide. 2007–2023. <https://www.plantarium.ru/> (In Russian)
38. Programmy dlya geobotanicheskikh issledovaniy. 1932. [Programs for geobotanical research]. Leningrad. 248 p. (In Russian)
39. *Vasiliev V.N.* 1936. [Reindeer pastures of the Anadyr region]. — In: [Transactions of the Arctic Institute. Vol. LXII. The reindeer range and reindeer pasture in the Anadyr region]. Leningrad. P. 9–104. (In Russian)
40. *Andreev V.N., Shchelkunova R.P.* 1983. [Method for determination of fodder phytomass for reindeer husbandry]. — In: [Biological problems of the North. Abstracts of the X All-Union Symposium. Part I. Nature conservation, biogeography, soil and plant resources (sections I, IX, II–VI)]. Magadan. P. 177. (In Russian)
41. *Martynenko V.A.* 1989. [Floristic composition of forage lands of the European Northeast of the USSR]. Leningrad. 136 p. (In Russian)
42. *Kazmin V.D., Kholod S.S.* 2014. Vegetative production of the Arctic tundra of Wrangel Island and its use by reindeer (*Rangifer tarandus*) and musk ox (*Ovibos moschatus*). — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 119(2): 14–28. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22978421> (In Russian)

43. *Urbakh V.Yu.* 1964. [Biometric methods (statistical processing of experimental data in biology, agriculture and medicine)]. Moscow. 415 p. (In Russian)
44. *Ryabova T.I., Saverkin A.P.* 1937. [Wild forage plants of spotted deer]. — Transaction of the Far Eastern Branch of the AS USSR. Botanical series. 2: 375–533. (In Russian)
45. *Larina I.V., Palamarchuk I.A.* 1949. [Introduction to the study of forage plants of red deer breeding farms of the Altai Territory]. — Proc. Pushkin Agricultural Institute. 19: 138–149. (In Russian)
46. *Alekseenko L.N.* 1967. [Productivity of meadow plants depending on environmental conditions]. Leningrad. 167 p. (In Russian)
47. *Kotelina A.V.* 1970. [Plant growth and litter in the forest tundra grass meadows]. — In: [Productivity of biogeocenoses of the Subarctic. Materials of the symposium on the study, rational use and protection of reproducible natural resources of the Far North of the USSR]. Sverdlovsk. P. 31–32. (In Russian)
48. *Titlyanova A.A.* [Grass ecosystems productivity]. — In: [Biological productivity of grasslands. Geographical regularities and ecological features]. 2nd ed. Novosibirsk. P. 96–108. <https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5> (In Russian)
49. *Shatokhina N.G.* 2018. [Herbal ecosystems of the Nazarovskaya depression, Krasnoyarsk Territory]. — In: [Biological productivity of grasslands. Geographical regularities and ecological features]. 2nd ed. Novosibirsk. P. 38–46. <https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5> (In Russian)
50. *Danilov P.I., Panchenko D.V., Tirronen K.F.* 2020. [The reindeer of Eastern Fennoscandia]. Petrozavodsk. 187 p. http://elibrary.krc.karelia.ru/783/1/Северный_олень_2020.pdf (In Russian)
51. *Yanchenko Z.A., Filatova S.N.* 2017. Content of domestic reindeer feed on pasture left Yenisei river. — Genetics and breeding of animals. 1: 36–42. <https://www.vniigenjournal.ru/jour/article/view/59> (In Russian)

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 574.24

**ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ *PICEA ABIES* (PINACEAE)
В СРЕДНЕТАЕЖНОМ ЕЛЬНИКЕ ЧЕРНИЧНОМ: РОСТ,
РАЗВИТИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И ПОГЛОЩЕНИЕ
БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ
МИКРОМЕСТООБИТАНИЙ**

© 2024 г. А. В. Кикеева¹ *, Е. В. Новичонок¹, И. Н. Софронова¹,
Н. В. Геникова¹, Н. В. Афошин¹

¹Карельский научный центр Российской академии наук, г. Петрозаводск, Россия

*e-mail: avkikeeva@mail.ru

Поступила в редакцию 10.03.2024 г.

После доработки 19.05.2024 г.

Принята к публикации 21.05.2024 г.

Изучено влияние микроместообитания (ненарушенная почва, валежный ствол, участки микропонижений ветровально-почвенных комплексов (ВПК) с нарушенной лесной подстилкой) на рост, развитие корневой системы, а также поглощение питательных веществ растениями естественного возобновления ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst) в среднетаежном ельнике черничном. Не было выявлено значимого влияния микроместообитаний на относительный прирост растений в высоту. Максимальные значения относительного прироста диаметра ствола отмечены у растений на валежных стволах, минимальные — на участках микропонижений ВПК. Корневые системы имеют функционально-морфологические особенности организации в условиях разных типов микроместообитаний. В условиях валежных стволов (обеспеченности субстрата биогенными элементами, отсутствии корневой конкуренции со стороны эдификатора) корневые системы имеют возможность реализации механизмов экстенсивного (увеличение удельной длины проводящих корней) и интенсивного (увеличение средней длины сосущего корня и площади поверхности эктомикоризы (ЭМ) и эктоэндомикоризы (ЭЭМ)) путей использования ресурсов субстрата. Растения более эффективно «инвестируют» в рост проводящих корней — с меньшими затратами органического вещества формируют более длинные проводящие корни. В условиях микропонижений ВПК из-за удаления лесной подстилки (органогенного слоя почвы) происходит снижение содержания биогенных элементов в субстрате. В этих условиях изменения корневых систем направлены на увеличение поглощения почвенных ресурсов (увеличение удельной площади тонких корней и площади поверхности ЭМ), что позволяет получать достаточное количество питательных веществ для поддержания скорости роста, сопоставимой со скоростью роста у растений в условиях ненарушенной почвы.

Ключевые слова: естественное возобновление, подрост, *Picea abies*, микроместообитание, относительный прирост, биогенные элементы, корневая система, сосущие корни, эктомикориза, эктоэндомикориза

DOI: 10.31857/S0033994624030034, EDN: PUDJBW

В естественных условиях лесных сообществ в результате процессов старения и отмирания деревьев, а также происходящих ветровалов и пожаров формируется мозаичная структура с различными микроклиматическими условиями и ресурсами. Формируемая в результате локальная неоднородность условий (микроместообитание) определяет видовой состав древесных пород, способствует увеличению разнообразия видов и динамической устойчивости экосистемы в целом [1–4].

Нарушения, связанные с гибелью отдельных деревьев, играют важную роль в поддержании постоянной структуры, видового состава и функционировании бореальных лесных сообществ [5–9]. Одним из наиболее значимых факторов естественной динамики бореальных лесов являются ветровалы. В результате вывала единичных деревьев формируются ветровально-почвенные комплексы (ВПК): образуются окна в пологе, меняется микро- и мезорельеф, а также структура почвы на долгие годы [10]. Распределение элементов ВПК,

включая пул крупных древесных остатков (КДО), сохраняется десятилетиями, а суммарная площадь ВПК в бореальных лесах занимает до четверти всей площади экосистемы [10, 11]. Формирование дефектов поверхности и полное удаление лесной подстилки на элементах ВПК увеличивают гетерогенность среды и создают новые микроместообитания.

В многочисленных исследованиях было показано, что естественное возобновление ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Н. Karst) в бореальных лесах произрастает на валежной древесине (в том числе на пнях), участках микропонижений ВПК с нарушенной лесной подстилкой и на ненарушенной почве [6, 12–17]. Влияние микроместообитания на процессы возобновления ели европейской (прорастание, выживаемость и скорость роста) обусловлено напочвенным покровом, локальным микроклиматом, субстратом и биотическими отношениями [18–22].

Рост растений в бореальных лесах часто ограничен низким содержанием азота и фосфора в почве [23–25]. Поглощению питательных веществ способствует ассоциация корней древесных растений с эктомикоризными грибами [26, 27]. Помимо улучшения минерального питания микоризные грибы способствуют поддержанию корневой гидравлической проводимости (путем поддержания контакта между почвой и корнями) [28]. Корневая система ели европейской поверхностная [29, 30], основная масса тонких корней размещена в верхних слоях почвы [31]. В связи с этим ель европейская чувствительна к влажности субстрата и характеризуется низкой устойчивостью к засухе [32, 33], что критично на начальных этапах роста. Корневая система ели европейской пластична и способна адаптироваться к изменению условий среды [30]. Развитие корневой системы и особенно поглощающих тонких корней [34–38], их ассоциация с эктомикоризными грибами и ризосферными бактериальными сообществами имеют огромное значение для получения питательных веществ древесными растениями. Выживание и рост молодых растений во многом определяются успешностью развития корней и поглощения почвенных ресурсов, что определяет их конкурентоспособность.

В подавляющем большинстве исследований, касающихся роли микроместообитаний в процессах естественного возобновления ели европейской, основное внимание сосредоточено на оценке

прорастания, приживаемости и густоте растений в условиях разных форм микрорельефа и субстрата произрастания [например, 7, 8, 22]. При этом практически не рассматриваются функционально-морфологические особенности корневой системы и морфолого-анатомические характеристики сосущих корней. Проведенное в лабораторных условиях изучение роста и поглощения питательных веществ молодыми растениями ели европейской на разных субстратах (минеральный почвенный горизонт, лесная подстилка и валежная древесина) дает представление о его влиянии [39], но не позволяет в полной мере переносить полученные закономерности на процессы, происходящие в естественных условиях в лесу. Влияние условий микроместообитаний, характерных для естественного возобновления ели европейской, на формирование корней, развитие микоризы и поглощение питательных веществ практически не изучалось.

Цель настоящей работы состоит в изучении особенностей развития естественного возобновления *P. abies* в условиях разных микроместообитаний в ельнике черничном. В задачи исследования входило изучение (1) скорости роста, (2) особенностей развития корневой системы и (3) распределения основных биогенных элементов (углерод, азот, фосфор, калий) в системе почва-растение в условиях ненарушенной почвы, валежа поздних классов разложения и микропонижений ВПК с ранее нарушенной лесной подстилкой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в подзоне средней тайги на территории Республики Карелия близ ст. Падозеро (61°5' с.ш., 33°5' в.д.). Работы выполнены в 80-летнем ельнике черничном на временной пробной площади. В древостое кроме ели европейской единично произрастали береза (*Betula* spp.) и осина (*Populus tremula* L.), в подлеске — рябина (*Sorbus aucuparia* L.). Средняя сомкнутость древесного полога составляла 0.75. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали черника (*Vaccinium myrtillus* L.) (проективное покрытие — 30%), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) (20%), в мохово-лишайниковом ярусе — зеленые мхи (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* Mitt.).

В пределах пробной площади были выбраны микроместообитания, отличающиеся формой микрорельефа и субстратом, на которых произрастали особи естественного возобновления ели

европейской: (1) относительно ровные участки с ненарушенной структурой почвенных горизонтов (далее в тексте «Ненарушенная лесная подстилка»), (2) микропонижения ВПК с нарушенной ранее лесной подстилкой («Микропонижение ВПК») и (3) разлагающаяся древесина валежных стволов («Валежный ствол»). Варианты микроместообитаний «ненарушенная лесная подстилка» и «валежный ствол» представлены в трех повторностях, «микропонижения ВПК» — в четырех повторностях. Участки микропонижений ВПК были образованы в результате вывала взрослых деревьев ели европейской. На момент нашего исследования это микроместообитание после естественного восстановления растительности практически не отличается от участков с ненарушенным почвенным покровом по характеристикам толщины опада и подстилки (табл. 1). На валежных стволах ели европейской 3–4 классов разложения толщина опада была меньше, по сравнению с остальными микроместообитаниями, и в покрове преобладали растения мохово-лишайникового яруса.

Осенью (конец октября) с каждого типа микроместообитания было отобрано по 10 растений естественного возобновления ели европейской. Отбирались одноствольные растения высотой до 30 см, у которых хвоя не имеет признаков побурения и пожелтения. Визуально отмечался прирост текущего года на главном и боковых побегах. Характеристика растений представлена в таблице 2. Одновременно из корнеобитаемого слоя под каждым растением были отобраны образцы субстрата.

Биометрические исследования

У всех растений были определены высота и диаметр стволика. Диаметр измеряли на 1 см выше корневой шейки с помощью штангенциркуля. Далее растения разделяли на отдельные фракции (корни, хвою, ствол и ветви). Для определения величины ежегодного радиального прироста делали поперечные срезы ствола толщиной 15 мкм с помощью замораживающего микротомы Frigomobil (R.Jung, Germany). Срезы окрашивали 1%-ным водным раствором сафранина. Микрофотографии были получены с помощью светового микроскопа AxiomagerA1 (CarlZeiss, Germany) с камерой ADF PRO 03 (ADF, China) и в дальнейшем обработаны с помощью программы ImageJ (NIH, USA). Данные представлены как среднее, рассчитанное из четырех перпендикулярных измерений. Так как отобранные растения ели европейской имели разный размер и возраст, прирост был оценен по ежегодному относительному приросту в высоту (ОПВ) и относительному приросту диаметра ствола (ОПД), которые были рассчитаны по формуле:

$$\text{ОПВ (ОПД)} = \frac{(A-B)}{B},$$

где *A* — высота (диаметр) в начале вегетационного сезона, *B* — высота (диаметр) в конце вегетационного сезона. Относительные приросты высоты и диаметра рассчитаны за последние три года.

Корневую систему промывали водой и разде-

Таблица 1. Характеристика микроместообитаний естественного возобновления ели европейской
Table 1. Characteristics of microsites with naturally regenerating Norway spruce

Микроместо- обитание Microsite	Сомкнутость полога, % Canopy closure, %	Толщина опада, мм Plant litter thickness, mm	Толщина лесной подстилки, мм Forest floor thickness, mm	Проективное покрытие, % Projective cover, %		
				Общее проективное покрытие Total projective cover	Мохово- лишайнико- вый ярус Moss-lichen layer	Травяно- кустарни- чковый ярус Tree-shrub layer
Ненарушенная лесная подстилка Intact forest floor	0.8	1.9 ± 0.2	4.9 ± 0.1	66.7 ± 3.3	18.3 ± 7.3	60.0 ± 5.8
Валежный ствол Log	0.7	0.8 ± 0.3	4.6 ± 0.3	70.0 ± 10.0	55.0 ± 25.0	32.5 ± 7.5
Микропонижение ВПК Tree-fall hole	0.8	1.3 ± 0.3	4.8 ± 0.5	62.5 ± 6.3	38.8 ± 14.2	43.8 ± 7.5

Таблица 2. Основные характеристики естественного возобновления ели европейской в условиях разных микроместобитаний (в скобках указаны пределы колебаний значений)**Table 2.** Main characteristics of Norway spruce natural regeneration in different microsites (range of variation given in parentheses)

Микроместобитание Microsite	Возраст, лет Age, years	Высота, см Height, cm	Диаметр ствола, мм Diameter, mm
Ненарушенная лесная подстилка Intact forest floor	7.6 ± 1.0 (4.0–12.0)	16.0 ± 1.2 (10.9–21.1)	2.7 ± 0.2 (1.2–3.6)
Валежный ствол Log	6.3 ± 1.1 (4.0–11.0)	18.4 ± 2.0 (14.1–24.5)	3.2 ± 0.3 (1.9–4.4)
Микропонижение ВПК Tree-fall hole	9.0 ± 0.6 (7.0–12.0)	20.3 ± 1.4 (15.2–25.7)	2.8 ± 0.2 (1.8–3.9)

ляли на функциональные составляющие — транспортный (главный корень и проводящие недетерминированные корни) и адсорбционный (тонкие проводящие корни, несущие детерминированные корни последнего порядка-сосущие корни) пул [40]. Известно, что только дистальные корневые порядки участвуют в получении воды и питательных веществ [40, 41]. С помощью программы ImageJ для каждого образца измеряли общую длину проводящих корней транспортного пула, а также количество и длину корней последнего порядка. Для изучения морфолого-анатомических параметров детерминированных корней часть их фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и дистиллированной воды, взятых в пропорциях 1: 1: 1, затем готовили их поперечные срезы и исследовали под микроскопом. От каждого варианта было проанализировано более 100 корней, каждый из которых был представлен 3–5 срезами. Всего просмотрено 380 корней (порядка 1600 срезов). Определяли наличие и тип микоризной инфекции (эктомикориза (ЭМ), эктэндомикориза (ЭЭМ)), диаметр корневого окончания, при наличии грибного чехла — его толщину. На основе полученных данных рассчитывали плотность корней последнего порядка (количество детерминированных корней последнего порядка на 1 см длины проводящих корней) и интенсивность микоризации (Аэм, Аээм, %) (доля корней с ЭМ/ЭЭМ от общего количества корней последнего порядка). Для детерминированных корней рассчитывали площадь боковой поверхности — показатель, интегрирующий длину и толщину и численно характеризую-

щий поверхность соприкосновения с почвой, т.е. площадь поглощающей поверхности сосущего корня. Для расчета средней площади поглощающей поверхности одного корня последнего порядка (ЭМ и ЭЭМ) использовали формулу боковой поверхности цилиндра. Для расчета общей площади поверхности корней с ЭМ и ЭЭМ определяли их количество среди корней последнего порядка. Площадь поверхности сосущих корней была рассчитана как сумма площадей ЭМ и ЭЭМ. После проведения всех измерений отдельные фракции растения были высушены до абсолютно сухой массы при температуре 105° и взвешены. Были определены доли хвои, ствола и ветвей, проводящих и тонких корней в общей биомассе.

На основе полученных данных были рассчитаны показатели функциональной морфологии корней: средний радиус корня, средняя длина сосущего корня [42], отношение длины проводящих корней и надземной биомассы, удельная длина проводящих корней (УДК) [43], отношение площади сосущих корней (ЭМ + ЭЭМ) и надземной биомассы, удельная площадь тонких корней (УПК) [44].

Общая площадь хвои [45] для каждого растения была определена как произведение удельной площади хвои и сухой массы всей хвои. От каждого растения случайным образом было отобрано по десять хвоинок, удельная площадь хвои рассчитана как отношение общей площади хвои к сухой массе.

Химический анализ

Для определения содержания углерода (C), азота (N), фосфора (P) и калия (K) в тканях расте-

ния использовали высушенный при 70°C растительный материал. Содержание С было определено сжиганием по Тюрину со спектрофотометрическим окончанием, N и P — сжиганием по Кьельдалю со спектрофотометрическим окончанием с использованием спектрофотометра СФ-2000 («ОКБ Спектр», Россия). Содержание K определяли методом атомно-эмиссионной спектрофотометрии на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-7000 (Shimadzu, Япония). На основе полученных данных были рассчитаны соотношения элементов. Содержание биогенных элементов было определено во всех отобранных растениях отдельно для каждой фракции (корни, ствол и ветви, хвоя). Определение pH почвенного раствора проводили потенциометрическим методом (рН-метр Hanna, Германия). Для определения содержания основных биогенных элементов образцы почвы были высушены при комнатной температуре, а затем при 105°C до постоянно сухой массы. Общее содержание углерода (C) и азота (N) было определено с использованием CHN-анализатора (PerkinElmer's 2400 Series II CHNS/O, USA). Содержание подвижных форм фосфора ($P_{\text{подв}}$) и калия ($K_{\text{подв}}$) было определено в вытяжке по Кирсанову со спектрофотометрическим окончанием (для $P_{\text{подв}}$) (Спектрофотометр СФ-2000, Россия) и атомно-эмиссионным окончанием (для $K_{\text{подв}}$) (Атомно-абсорбционный спектрофотометр AA-7000, Shimadzu, Япония). Исследования были выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Статистический анализ

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программы «STATISTICA 10». Для определения влияния микрорастительности на относительный прирост высоты и диаметра стволика, содержание углерода и биогенных элементов в растениях использовали дисперсионный анализ с последующим сравнением выборок с помощью критерия Ньюмена—Кейлса. Выборки значений параметров корневой системы и содержания углерода и биогенных элементов в субстрате не подчинялись нормальному закону распределения (критерий Шапиро—Уилка), поэтому анализ этих параметров проводили с использованием непараметрического критерия.

Влияние микрорастительности на отмеченные выше параметры было оценено с помощью критерия Краскела—Уоллиса, с последующим сравнением выборок критерием Данна. Взаимосвязь между длиной проводящих корней, площадью активных корней и надземной биомассой растения, а также между площадью активных корней и массой хвои проанализирована на основе коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r). Статистически значимыми считали различия при $p \leq 0.05$. В таблицах указаны средние значения $\pm$ стандартная ошибка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рост

Относительный прирост в высоту достоверно не различался у растений естественного возобновления ели европейской на всех микрорастительностях. Однако отмечалась тенденция к более высоким значениям у растений на валежной древесине (рис. 1, А). У естественного возобновления ели европейской больший относительный прирост диаметра стволика отмечался у растений на валежных стволах (рис. 1, Б).

На начальных этапах развития молодые растения подвергаются действию различных факторов (повреждение насекомыми, травоядными животными, конкуренция с другими видами растений), которые неблагоприятны для них и могут привести к их гибели. В связи с этим важным становится быстрый рост и набор биомассы, т.к. он позволяет сократить период высокой уязвимости растений [46, 47]. В нашем исследовании не было выявлено значимого влияния микрорастительности на рост естественного возобновления ели европейской в высоту (рис. 1, А). Сходные данные были получены и другими исследователями, которые не отмечали различий прироста в высоту у ели европейской в условиях разных микрорастительностей, в том числе на валежной древесине [8, 47]. Прирост диаметра ствола более показателен, чем прирост в высоту (рис. 1, Б). Больший диаметр стволика позволяет снизить риск гибели растений от повреждения сосновым долгоносиком (*Hylobius abietis*) [48] и тем самым способствует выживаемости естественного возобновления.

Содержание биогенных элементов в субстрате

Содержание углерода и биогенных элементов в субстрате было численно выше на валежных

Таблица 3. Содержание биогенных элементов в корнеобитаемом слое субстрата произрастания естественного возобновления ели европейской в условиях разных микроместообитаний**Table 3.** Nutrient content in the root layer of the substrate supporting natural regeneration of Norway spruce in different microsites

Микроместообитание Microsite	Содержание биогенных элементов Nutrient content			
	C, %	N, %	P _{поде} , мг/кг	K _{поде} , мг/кг
Ненарушенная лесная подстилка Intact forest floor	15.1 ± 6.2	0.3 ± 0.04	38.1 ± 13.8	164.6 ± 41.8
Валежный ствол Log	26.3 ± 15.5	0.7 ± 0.04	77.4 ± 34.9	321.8 ± 72.3
Микропонижение ВПК Tree-fall hole	15.2 ± 5.4	0.3 ± 0.20	42.5 ± 10.1	137.4 ± 70.7

стволах, по сравнению с участками с ненарушенным почвенным покровом и участками микропонижений ВПК (табл. 3). Однако статистически значимых различий не было найдено в связи с высокой вариабельностью этих показателей. При деструкции валежа основных пород бореальной зоны (ель, сосна, береза, осина) происходит увеличение концентрации азота и фосфора в коре и древесине [49]. Важную роль в динамике питательных веществ в разлагающейся древесине

играет деятельность ксилофильных организмов, потеря углерода, деятельность азотфиксирующих бактерий и перенос грибами питательных веществ из окружающего субстрата [49, 50].

Развитие корневой системы

Доля биомассы корневой системы в общей биомассе была сходной у растений, растущих на валежной древесине и участках с ненарушенным почвенным покровом. У растений на участках ми-

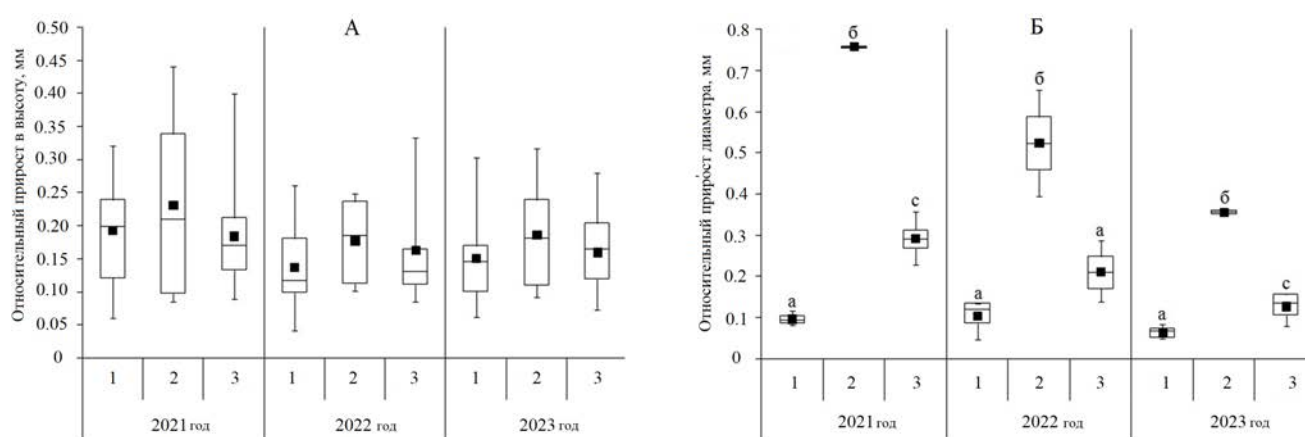


Рис. 1. Ежегодный относительный прирост в высоту (А) и относительный прирост диаметра (Б) у естественного возобновления ели европейской в условиях разных микроместообитаний (1 – ненарушенная лесная подстилка, 2 – валежный ствол, 3 – микропонижение ВПК). Разные буквы обозначают статистически значимые различия между микроместообитаниями (отдельно для каждого года). Линия и черный квадрат обозначают медиану и среднее арифметическое соответственно, прямоугольники – межквартильный размах, «усы» – значения в пределах 1,5 межквартильных размаха. По горизонтали – тип микроместообитания и год; по вертикали – относительный прирост, размерность – мм.

Fig. 1. Annual relative height increment (А) and relative diameter increment (Б) in naturally regenerating Norway spruce in different microsites (1 – intact forest floor, 2 – log, 3 – tree-fall hole). Letter indexes represent statistically significant differences between variants of the microsites (in each specific year). Lines and black squares show the median and the arithmetic mean (respectively), rectangles – the interquartile range, whiskers – values within 1.5 of interquartile range. X-axis – microsite type and year; y-axis – relative increment, dimension – mm.

Таблица 4. Характеристика корневой системы естественного возобновления ели европейской в условиях разных микроместообитаний**Table 4.** Characteristics of the root system of naturally regenerating Norway spruce in different microsites

Показатель Characteristic	Микроместообитание Microsite		
	Ненарушенная лесная подстилка Intact forest floor	Валежный ствол Log	Микропонижения ВПК Tree-fall hole
Доля биомассы проводящих корней в общей биомассе растения, % Share of conducting root biomass in total plant biomass, %	20.5 ± 2.4 a	20.8 ± 3.7 a	14.8 ± 1.1 б
Отношение длины проводящих корней к надземной биомассе растения, см/г Ratio between the length of conducting roots and aboveground plant biomass, cm/g	181.2 ± 30.4 a	157.1 ± 40.4 a	126.8 ± 7.9 a
Удельная длина проводящих корней (УДК), см/г Specific length of conducting roots length, cm/g	598.3 ± 95.1 a	658.7 ± 40.4 a	595.3 ± 54.0 a
Отношение длины проводящих корней к длине сосущих корней Ratio of conductive to absorbing root length	3.3 ± 0.2 a	3.0 ± 0.4 a	2.6 ± 0.3 a
Доля биомассы тонких корней в общей биомассе растения, % Share of fine root biomass in total plant biomass, %	10.4 ± 1.6 a	11.2 ± 2.2 a	6.7 ± 0.6 б
Отношение площади сосущих корней к надземной биомассе растения, см ² /г Ratio of absorbing roots area to aboveground plant biomass, cm ² /g	6.0 ± 1.1 a	8.0 ± 3.8 a	6.1 ± 0.9 a
Удельная площадь корней (УПК), см ² /г Specific area of fine roots, cm ² /g	37.4 ± 9.3 a	54.6 ± 18.1 a	61.8 ± 20.3 a
Средняя длина одного сосущего корня, мм Average length of a single absorbing root, mm	1.5 ± 0.1 a	1.9 ± 0.04 б	1.7 ± 0.07 аб
Плотность сосущих корней, шт/1см проводящих корней Density of absorbing roots, pcs/1cm of conductive roots	2.3 ± 0.1 a	2.4 ± 0.7 a	2.8 ± 0.5 a

Таблица 4. Окончание

Показатель Characteristic		Микроместообитание Microsite		
		Ненарушенная лесная подстилка Intact forest floor	Валежный ствол Log	Микропонижения ВПК Tree-fall hole
Отношение площади хвои к площади поверхности сосущих корней Ratio of needles area to absorbing roots surface area		3.8 ± 0.6 a	3.5 ± 0.9 a	4.2 ± 0.8 a
ЭМ ЕМ	Радиус корня, мкм Root radius, microns	138.8 ± 5.3 a	156.7 ± 8.6 б	154.6 ± 9.2 б
	Доля грибного чехла, % Share of the fungal sheath, %	24.3 ± 2.2 a	18.7 ± 1.8 б	18.2 ± 2.6 б
	Площадь поверхности одной ЭМ, см ² Surface area of a single EM, cm ²	0.015 ± 0.002 a	0.021 ± 0.001 б	0.018 ± 0.002 аб
	Доля ЭМ среди всех сосущих корней, % Share of EM in absorbing roots, %	57.6 ± 7.5 a	61.4 ± 7.4 a	61.3 ± 5.4 a
ЭЭМ ЕЕМ	Радиус корня, мкм Root radius, microns	161.8 ± 10.9 a	172.4 ± 11.2 a	150.8 ± 18.2 a
	Площадь поверхности одной ЭЭМ, см ² Surface area of a single EEM, cm ²	0.015 ± 0.002 a	0.021 ± 0.001 б	0.016 ± 0.0021 a
	Доля ЭЭМ среди всех сосущих корней, % Share of EEM in absorbing roots, %	28.7 ± 5.9 a	31.7 ± 8.5 a	34.4 ± 4.1 a

Примечание: разные буквы обозначают статистически значимые различия показателя между микроместообитаниями ($p \leq 0.05$). Note: EM — ectomycorrhiza; EEM — ectoendomycorrhiza; letter indexes represent statistically significant differences in the attribute between microsites ($p \leq 0.05$).

кропонижений ВПК отмечалось снижение доли биомассы корневой системы в общей биомассе за счет биомассы как проводящих, так и тонких корней (табл. 4). Положительное или отрицательное влияние микроместообитания на прорастание, выживаемость и рост естественного возобновления ели европейской часто связывают с изменением водного режима субстрата [21, 39, 51, 52]. В связи с этим развитие корневой системы на начальных этапах во многом определяет выживаемость и рост растения. В то

же время было выказано предположение [53–55], что более важной характеристикой может являться не общая биомасса, а структурно-морфологические особенности корневой системы — длина и площадь поверхности тонких поглощающих корней.

Древесные растения адаптируются к бедным питательными веществами почвам, реализуя две основные стратегии получения ресурсов [56] — за счет увеличения массы и длины корней (экстен-

сивная стратегия) и увеличения эффективности поглощения питательных веществ тонкими корнями (интенсивная стратегия). В условиях бореальных лесов ель европейская использует механизмы обеих стратегий [57], при этом функциональная адаптация тонких корней очень разнообразна [36].

У растений на валежной древесине отмечалась тенденция к увеличению значения удельной длины проводящих корней (УДК) (табл. 4). Этот показатель является одним из важнейших параметров, отражает затраты органического вещества, необходимые растению для построения единицы длины корней [57]. Увеличение УДК свидетельствует о построении более длинных проводящих корней с минимальными затратами биомассы [58–60]. Кроме того, была отмечена положительная корреляция между длиной проводящих корней и надземной биомассой растения ($r = 0.56$). Более выраженный захват пространства корнями способствует успешности растения при высоком уровне конкуренции — одной из основных причин высокой гибели естественного возобновления ели европейской [47, 61]. Ранее было показано, что увеличение длины корней, отношения длины проводящих корней к надземной биомассе и УДК является следствием конкурентных отношений [62–64]. В нашем исследовании у растений на валежных стволах отмечается лучшее развитие сосущих корней, по сравнению с растениями остальных микроместообитаний. Здесь самые высокие значения средней длины сосущего корня и площади поверхности ЭМ и ЭЭМ корня (табл. 4).

У естественного возобновления на микропонижениях ВПК отмечалась тенденция уменьшения отношения длины проводящих корней к надземной биомассе и достоверное снижение доли биомассы проводящих и тонких корней в общей биомассе (табл. 4.), по сравнению с растениями на валежной древесине и ненарушенной почве. Это свидетельствует об уменьшении длины проводящих корней и использовании ими меньшего объема грунта для поиска ресурсов. Кроме того, отмечалась тенденция к увеличению значения удельной площади тонких корней (УПК). Этот показатель отражает затраты органического вещества для образования единицы площади поверхности сосущих корней. Увеличение показателя свидетельствует о более эффективном инвестировании органического вещества растением в построение единицы площади поглоще-

ния. Кроме того, у растений микропонижений ВПК отмечена тенденция увеличения площади ЭМ за счет увеличения толщины корня. Поглощающий аппарат ели европейской реагирует на изменения субстрата посредством изменений морфологической структуры сосущих корней. Одним из способов адаптации ели европейской является регулирование площади поглощающей поверхности сосущих корней [44]. УПК являются одним из наиболее изменчивых показателей поглощающих корней у ели европейской [65]. Увеличение УДК и УПК позволяет древесным растениям увеличивать объем используемой корнями почвы на единицу биомассы, формируя более легкие, тонкие корни. Поглощение питательных веществ улучшается в большей степени за счет увеличения длины корня и площади поверхности, чем за счет увеличения массы [66, 67]. Нами были отмечены положительные корреляции между площадью сосущих корней и надземной биомассой растения ($r = 0.56$), площадью активных корней и массой хвои ($r = 0.59$).

Содержание биогенных элементов в растениях естественного возобновления ели европейской.

Содержание C , P и K как в целом растении, так и в хвое было сходным на всех микроместообитаниях. У растений на микропонижениях ВПК было отмечено самое низкое содержание N , увеличение отношения $C: N$ и снижение отношения $N: P$, $N: K$ и $C: P$ (табл. 5).

Ранее было высказано предположение, что важным фактором, оказывающим влияние на поглощение N елью европейской, является улучшение условий роста корней и формирования микоризы, а не усиление минерализации и увеличение содержания N в почве [54, 55, 68]. Низкое (по сравнению с почвой и валежными стволами) содержание биогенных элементов в субстрате микропонижений ВПК и худшее развитие корневой системы у произрастающего там естественного возобновления ели европейской привело к низкому содержанию N в тканях. Оптимальные значения концентрации N в хвое ели европейской, по разным оценкам, составляют 1.7–2.5% [69, 70], P — 0.11–0.3% [71]. В нашем исследовании концентрация P в хвое растений всех микроместообитаний была в рамках оптимальных значений, а концентрация N в хвое — ниже оптимальной. Кроме того, значения $N: P$ были ниже оптимального, что ука-

Таблица 5. Содержание биогенных элементов и их соотношение в целом растении и в хвое (в скобках) естественного возобновления ели европейской в условиях разных микроместообитаний**Table 5.** Content of nutrients and their ratio in whole plants and in needles (in parentheses) in naturally regenerating Norway spruce in different microsites

Микроместо- обитание Microsite	Содержание биогенных элементов Nutrient content				Соотношение биогенных элементов Nutrient content ratio			
	C, %	N, %	P, %	K, %	C:N	C:P	N:P	N:K
Ненарушенная лесная подстилка Intact forest floor	41.6 ± 2.4 a (43.5 ± 2.1 a)	1.0 ± 0.01 a (1.1 ± 0.02 a)	0.2 ± 0.01 a (0.3 ± 0.02 a)	0.4 ± 0.01 a (0.7 ± 0.02 a)	38.6 ± 2.3 a	170.9 ± 21.2 a	4.4 ± 0.4 a	1.8 ± 0.1 a
Валежный ствол Log	38.5 ± 0.9 a (37.5 ± 6.6 a)	1.1 ± 0.04 a (1.1 ± 0.1 a)	0.2 ± 0.01 a (0.3 ± 0.03 a)	0.4 ± 0.02 a (0.7 ± 0.09 a)	35.1 ± 4.4 a	147.1 ± 17.3 a	4.4 ± 0.5 a	1.6 ± 0.1 a
Микропонижение ВПК Tree-fall hole	44.1 ± 1.7 a (43.8 ± 1.4 a)	0.6 ± 0.05 б (0.7 ± 0.06 б)	0.2 ± 0.02 a (0.3 ± 0.02 a)	0.4 ± 0.03 a (0.6 ± 0.1 a)	62.9 ± 4.8 б	144.8 ± 13.3 б	2.4 ± 0.3 б	1.0 ± 0.1 б

Примечание: разные буквы обозначают достоверные различия показателя между микроместообитаниями ($p \leq 0.05$).
 Note: letter indexes represent statistically significant differences in the attribute between microsites ($p \leq 0.05$).

зывает на недостаток N [39, 72]. Максимальный недостаток N отмечался у естественного возобновления на микропонижениях ВПК (в два и более раз ниже оптимального). Увеличение отношения C: N и снижение отношения N: P и N: K за счет снижения содержания N у растений микропонижений ВПК свидетельствует об усилении дисбаланса питательных веществ — увеличении содержания P и K относительно N. Снижение содержания N и изменение соотношения биогенных элементов оказывает непосредственное влияние на процессы фотосинтеза, дыхания и на рост растений [73].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Естественное возобновление ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst) в среднетаежном ельнике черничном происходит в разных микроместообитаниях и обнаруживает признаки адаптации к локальным условиям произрастания. Корневые системы естественного возобновления ели европейской имеют функционально-морфологические особенности в разных типах микроместообитаний. На валежной древесине в условиях высокой обеспеченности субстрата питательными веществами при отсутствии корневой конкуренции со стороны эдификатора корневые системы имеют возможность реализации механизмов экстенсивного (увеличение УДК) и интен-

сивного (увеличение средней длины сосущего корня и площади поверхности ЭМ и ЭЭМ) путей использования ресурсов субстрата. Растения более эффективно используют органическое вещество для роста проводящих корней: с меньшими его затратами формируют более длинные проводящие корни. Соответственно, рост и жизнедеятельность надземной части растения обеспечиваются более длинными проводящими корнями, по сравнению с растениями в условиях ненарушенной почвы, что, в свою очередь, существенно увеличивает шансы на их выживание и рост.

В условиях микропонижений ВПК из-за удаления органогенного слоя почвы (лесной подстилки) происходит снижение содержания биогенных элементов в субстрате. Для корневых систем естественного возобновления ели европейской увеличение эффективности поглощения почвенных ресурсов при ухудшении условий произрастания достигается реализацией механизмов интенсификации (увеличение УПК и площади поверхности ЭМ). Это позволяет получать достаточное количество почвенных ресурсов для поддержания скорости роста, сходной с растениями, растущими в условиях ненарушенной почвы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках проекта № 23–24–00371.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронов А. Г. 1973. Геоботаника. М. 384 с.
2. McCarthy J. 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. — *Environ. Rev.* 9(1): 1–59.
<https://doi.org/10.1139/er-9-1-1>
3. von Oheimb G., Friedel A., Bertsch A., Härdtle W. 2007. The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. — *Plant Ecol.* 191(1): 47–65.
<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9213-5>
4. Смирнова О. В., Алейников А. А., Семиколенных А. А., Бовкунов А. Д., Запрудина М. В., Смирнов Н. С. 2013. Типологическое и структурное разнообразие среднетаежных лесов Урала. — В кн.: Разнообразие и динамика лесных экосистем России: в 2-х кн. Кн. 2. С. 42–66.
5. Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K. Jr., Cummins K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. — *Adv. Ecol. Res.* 15: 133–302.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60121-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60121-X)
6. Kuuluvainen T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. — *Silva Fenn.* 36(1): 552.
<https://doi.org/10.14214/sf.552>
7. Kuuluvainen T., Laiho R. 2004. Long-term forest utilization can decrease forest floor microhabitat diversity: evidence from boreal Fennoscandia. — *Can. J. For. Res.* 34(2): 303–309.
<https://doi.org/10.1139/x03-159>
8. Kupferschmid A. D., Bugmann H. 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. — *Forest Ecol. Manag.* 205(1–3): 251–265.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.008>
9. Kreutz A., Aakala T., Grenfell R., Kuuluvainen T. 2015. Spatial tree community structure in three stands across a forest succession gradient in northern boreal Fennoscandia. — *Silva Fenn.* 49(2): 1279.
<https://doi.org/10.14214/sf.1279>
10. Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. — *Forest Ecol. Manag.* 135(1–3): 155–167.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00307-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00307-8)
11. Fraver S., Milo A. M., Bradford J. B., D'Amato A. W., Kenefic L., Palik B. J., Woodall C. W., Brisette J. 2013. Woody debris volume depletion through decay: implications for biomass and carbon accounting. — *Ecosyst.* 16(7): 1262–1272.
<https://doi.org/10.1007/s10021-013-9682-z>
12. Бобкова К. С., Бессонов И. М. 2009. Естественное возобновление в среднетаежных ельниках Европейского северо-востока. — *Лесоведение.* 5: 10–16. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13500448>
13. Стороженко В. Г. 2022. Особенности горизонтальной структуры лесов еловых формаций европейской тайги России. — *Известия Высших Учебных Заведений. Лесной Журнал.* 2(386): 39–49.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-2-39-49>
14. Szewczyk J., Szewczyk J. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. — *Vegetatio.* 122(1): 37–46.
<https://doi.org/10.1007/BF00052814>
15. Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O. 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. — *Can. J. For. Res.* 27(7): 1015–1023.
<https://doi.org/10.1139/x97-045>
16. Kuuluvainen T., Kalmari R. 2004. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. — *Ann. Bot. Fenn.* 40(6): 401–413. <https://www.sekj.org/PDF/anbf40/anbf40-401.pdf>
17. Lilja S., Wallenius T., Kuuluvainen T. 2006. Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. — *Écoscience.* 13(2): 181–192.
<https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-181.1>
18. Воронова В. С. 1959. Естественное возобновление под пологом еловых лесов. — *Труды Карельского филиала АН СССР.* XVI: 30–37.

19. Kuuluvainen T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. — Ann. Zool. Fenn. 31(1): 35–51.
20. Nilsson U., Gemmel P., Hallgren J. E. 1996. Competing vegetation effects on initial growth of planted *Picea abies*. New Zealand. — J. For. Sci. 26(1–2): 84–98.
21. Ilisson T., Köster K., Vodde F., Jögiste K. 2007. Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. — Forest Ecology and Management. 250(1–2): 17–24.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.022>
22. Holeska J., Żywiec M., Bogdziewicz M., Kurek P., Milne-Rostkowska F., Piechnik Ł., Seget B. 2021. Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings. — Forest Ecol. Manag. 498: 119572.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119572>
23. Vitousek P. M., Howarth R. W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? — Biogeochemistry. 13(2): 87–115.
<https://doi.org/10.1007/BF00002772>
24. Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Синькевич С. М., Загуральская Л. М. 2000. Оценка продуктивности лесных почв в Карелии. Петрозаводск. 193 с.
25. Giesler R., Petersson T., Högberg P. 2002. Phosphorus limitation in boreal forests: effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer. — Ecosyst. 5(3): 300–314.
<https://doi.org/10.1007/s10021-001-0073-5>
26. Marschner H., Dell B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. — Plant Soil. 159(1): 89–102.
<https://doi.org/10.1007/BF00000098>
27. Brunner I., Brodbeck S. 2001. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. — Environ. Pollut. 114(2): 223–233.
[https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00219-0](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00219-0)
28. Bogeat-Triboulot M. B., Bartoli F., Garbaye J., Marmeisse R., Tagu D. 2004. Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings. — Plant Soil. 267(1–2): 213–223.
<https://doi.org/10.1007/s11104-005-5349-7>
29. Шубин В. И. 1973. Микотрофность древесных пород. Л. 264 с.
30. Kalliokoski T., Nygren P., Sievänen R. 2008. Coarse root architecture of three boreal tree species growing in mixed stands. — Silva Fenn. 42(2): 252.
<https://doi.org/10.14214/sf.252>
31. Børja I., De Wit H. A., Steffenrem A., Majdi H. 2008. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway. — Tree Physiol. 28(5): 773–784.
<https://doi.org/10.1093/treephys/28.5.773>
32. Ellenberg H. 1988. Vegetation Ecology of Central Europe (4th ed.). Cambridge University Press. 753 p.
33. Niinemets Ü., Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. — Ecol. Monogr. 76(4): 521–547.
[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
34. Adams T. S., McCormack M. L., Eissenstat D. M. 2013. Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan. — Tree Physiol. 33(9): 940–948.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt067>
35. Helmisaari H. S., Ostonen I., Lohmus K., Derome J., Lindroos A. J., Merilä, P., Nöjd P. 2009. Ectomycorrhizal root tips in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands in boreal forests. — Tree Physiol. 29(3): 445–456.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpn042>
36. Ostonen I., Helmisaari H., Borken W., Tedersoo L., Kukumägi M., Bahram M., Lindroos A., Nöjd P., Uri V., Merilä P., Asi E., Lohmus K. 2011. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. — Glob. Change Biol. 17(12): 3620–3632.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02501.x>
37. Ostonen I., Rosenvald K., Helmisaari H. S., Godbold D., Parts K., Uri V., Lohmus K. 2013. Morphological plasticity of ectomycorrhizal short roots in *Betula sp.* and *Picea abies* forests across climate and forest succession gradients: its role in changing environments. — Front. Plant Sci. 4.

- <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00335>
38. Eissenstat D. M., Kucharski J. M., Zadworny M., Adams T. S., Koide R. T. 2015. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. — *New Phytol.* 208(1): 114–124.
<https://doi.org/10.1111/nph.13451>
39. Baier R., Ettl R., Hahn C., Göttlein A. 2006. Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps – a bioassay. — *Ann. For. Sci.* 63(4): 339–348.
<https://doi.org/10.1051/forest:2006014>
40. McCormack M. L., Dickie I. A., Eissenstat D. M., Fahey T. J., Fernandez C. W., Guo D., Helmisaari H., Hobbie E. A., Iversen C. M., Jackson R. B., Leppälammil-Kujansuu J., Norby R. J., Phillips R. P., Pregitzer K. S., Pritchard S. G., Rewald B., Zadworny M. 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. — *New Phytol.* 207(3): 505–518.
<https://doi.org/10.1111/nph.13363>
41. Pregitzer K. S. 2002. Fine roots of trees – a new perspective. — *New Phytol.* 154(2): 267–270.
https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00413_1.x
42. Ford E. D., Deans J. D. 1977. Growth of a Sitka spruce plantation: Spatial distribution and seasonal fluctuations of lengths, weights and carbohydrate concentrations of fine roots. — *Plant Soil.* 47(2): 463–485.
<https://doi.org/10.1007/BF00011504>
43. Clemensson-Lindell A. 1994. Triphenyltetrazolium chloride as an indicator of fine-root vitality and environmental stress in coniferous forest stands: Applications and limitations. — *Plant Soil.* 159(2): 297–300.
<https://doi.org/10.1007/BF00009293>
44. Löhmus K., Oja T., Lasn R. 1989. Specific root area: A soil characteristic. — *Plant Soil.* 119(2): 245–249.
<https://doi.org/10.1007/BF02370415>
45. Niinemets U., Kull O. 1995. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. — *Tree Physiol.* 15(5): 307–315.
<https://doi.org/10.1093/treephys/15.5.307>
46. Johansson K., Langvall O., Bergh J. 2012. Optimization of environmental factors affecting initial growth of Norway spruce seedlings. — *Silva Fenn.* 46(1): 64.
<https://doi.org/10.14214/sf.64>
47. Macek M., Wild J., Kopecký M., Červenka J., Svoboda M., Zenáhlíková J., Brůna J., Mosandl R., Fischer A. 2017. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. — *Ecol. Appl.* 27(1): 156–167.
<https://doi.org/10.1002/eap.1429>
48. Thorsen Å. A., Mattsson S., Weslien J. 2001. Influence of stem diameter on the survival and growth of containerized Norway spruce seedlings attacked by pine weevils (*Hylobius* spp.). — *Scand. J. For. Res.* 16(1): 54–66.
<https://doi.org/10.1080/028275801300004415>
49. Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K. 2021. Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest. — *For. Ecol. Manag.* 491: 119143.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119143>
50. Boddy L., Watkinson S.C. 1995. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. — *Can. J. Bot.* 73(S1): 1377–1383.
<https://doi.org/10.1139/b95-400>
51. Vodde F., Jögiste K., Gruson L., Ilisson T., Köster K., Stanturf J.A. 2010. Regeneration in windthrow areas in hemiboreal forests: the influence of microsite on the height growths of different tree species. — *J. For. Res.* 15(1): 55–64.
<https://doi.org/10.1007/s10310-009-0156-2>
52. Kathke S., Bruelheide H. 2010. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. — *For. Ecol. Manag.* 259(8): 1597–1605.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.036>
53. Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z. 2008. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. — *New Phytol.* 180(3): 673–683.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x>

54. Celma S., Blate K., Lazdiņa D., Dūmiņš K., Neimane S., Štāls T. A., Štikāne K. 2019. Effect of soil preparation method on root development of *P. sylvestris* and *P. abies* saplings in commercial forest stands. — New Forest. 50(2): 283–290.
<https://doi.org/10.1007/s11056-018-9654-4>
55. Novichonok E. V., Galibina N. A., Kharitonov V. A., Kikeeva A. V., Nikerova K. M., Sofronova I. N., Rumyantsev A. S. 2020. Effect of site preparation under shelterwood on Norway spruce seedlings. — Scand. J. For. Res. 35(8): 523–531.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2020.1825789>
56. Lõhmus K., Truu M., Truu J., Ostonen I., Kaar E., Vares A., Uri V., Alama S., Kanal A. 2006. Functional diversity of culturable bacterial communities in the rhizosphere in relation to fine-root and soil parameters in alder stands on forest, abandoned agricultural, and oil-shale mining areas. — Plant Soil. 283(1–2): 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s11104-005-2509-8>
57. Ostonen I., Püttsepp Ü., Biel C., Alberton O., Bakker M. R., Lõhmus K., Majdi H., Metcalfe D., Olsthoorn A.F.M., Pronk A., Vanguelova E., Weih M., Brunner I. 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. — Plant Biosyst. 141(3): 426–442.
<https://doi.org/10.1080/11263500701626069>
58. Ryser P. 2006. The mysterious root length. — Plant Soil. 286(1–2): 1–6.
<https://doi.org/10.1007/s11104-006-9096-1>
59. White P. J., George T. S., Gregory P. J., Bengough A. G., Hallett P. D., McKenzie B. M. 2013. Matching roots to their environment. — Ann. Bot. 112(2): 207–222.
<https://doi.org/10.1093/aob/mct123>
60. Wen Z., White P.J., Shen J., Lambers H. 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. — New Phytol. 233(4): 1620–1635.
<https://doi.org/10.1111/nph.17854>
61. Hanssen K. H. 2003. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. — For. Ecol. Manag. 180(1–3): 199–213.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00610-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00610-2)
62. Craine J. M. 2006. Competition for nutrients and optimal root allocation. — Plant Soil. 285(1–2): 171–185.
<https://doi.org/10.1007/s11104-006-9002-x>
63. Craine J. M., Dybzinski R. 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. — Funct. Ecol. 27(4): 833–840.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
64. Madsen C., Potvin C., Hall J., Sinacore K., Turner B. L., Schnabel F. 2020. Coarse root architecture: Neighbourhood and abiotic environmental effects on five tropical tree species growing in mixtures and monocultures. — For. Ecol. Manag. 460: 117851.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117851>
65. Ostonen I., Lõhmus K., Lasn R. 1999. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). — Plant Soil. 208(2): 283–292.
<https://doi.org/10.1023/A:1004552907597>
66. Eissenstat D. M. 1991. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. — New Phytol. 118(1): 63–68.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00565.x>
67. Fitter A. 1991. Characteristics and functions of root systems. — In: Plant roots: the hidden half. New York. P. 3–24.
68. Pennanen T., Heiskanen J., Korkama T. 2005. Dynamics of ectomycorrhizal fungi and growth of Norway spruce seedlings after planting on a mounded forest clearcut. — For. Ecol. Manag. 213(1–3): 243–252.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.044>
69. Ingestad T. 1979. Mineral nutrient requirements of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. — Physiol. Plant. 45(4): 373–380.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1979.tb02599.x>
70. Cape J. N., Freer-Smith P. H., Paterson I. S., Parkinson J. A., Wolfenden J. 1990. The nutritional status of *Picea abies* (L.) Karst. across Europe, and implications for 'forest decline'. — Trees. 4(4): 211–224.
<https://doi.org/10.1007/BF00225318>
71. Ingestad T. 1959. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. II Mineral nutrition of spruce. — Physiol. Plant. 12(3): 568–593.

<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1959.tb07979.x>

72. Comerford N. B., Fisher R. F. 1984. Using foliar analysis to classify nitrogen-deficient sites. — Soil Sci. Soc. Am. J. 48(4): 910–913. <https://doi.org/10.2136/sssaj1984.03615995004800040042x>
73. Peng Y., Niklas K. J., Sun S. 2011. The relationship between relative growth rate and whole-plant C : N : P stoichiometry in plant seedlings grown under nutrient-enriched conditions. — J. Pl. Ecol. 4(3): 147–156. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq026>

Natural Regeneration of *Picea Abies* (Pinaceae) in Mid-Boreal Bilberry-Type Spruce Forest: Growth, Root System Development and Nutrient Uptake in Different Microsites

© 2024. A. V. Kireeva^{1, *}, E. V. Novichonok¹, I. N. Sofronova¹, N. V. Genikova¹, N. V. Afoshin¹

¹Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: avkikeeva@mail.ru

Abstract. The study investigated the effects of the microsites (intact forest floor, logs, tree-fall holes with ruined forest floor) on growth, root system development, and nutrient uptake in naturally regenerating Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst) plants in a mid-boreal bilberry-type spruce stand. We detected no significant effect of the microsites on the plants' relative height increment. Relative trunk diameter increment rates were the highest in plants developing on logs and the lowest in tree-fall holes. There are functional and morphological distinctions in the organization of root systems in microsites of different types. In log microsites (nutrient-rich substrate, no root competition from the keystone species), root systems are able to utilize the substrate's resources through the extensive (increase in specific length of conducting roots) as well as the intensive (increase in the average absorbing root length and surface area of ectomycorrhiza (EM) and ectendomycorrhiza (EEM)) pathways. The plants "invest" more efficiently in the growth of conducting roots — spending less organic matter to form longer conducting roots. The removal of the forest floor (top organic layer of soil) in tree-fall holes causes a reduction in nutrient content in the substrate. In this situation, root systems are modified to augment the uptake of soil resources (increase in the specific area of fine roots and surface area of EM), providing the plants with sufficient amount of nutrients to maintain a growth rate comparable to that of the plants in undisturbed-soil microsites.

Keywords: natural regeneration, advance regeneration, *Picea abies*, microsite, relative increment, nutrients, root system, absorbing roots, ectomycorrhiza, ectendomycorrhiza

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by the Russian Science Foundation grant № 23-24-00371.

REFERENCES

1. Voronov A. G. 1973. [Geobotanika]. Moscow. 384 p. (In Russian)
2. McCarthy J. 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. — Environ. Rev. 9(1): 1–59. <https://doi.org/10.1139/er-9-1-1>
3. von Oheimb G., Friedel A., Bertsch A., Härdtle W. 2007. The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. — Plant Ecol. 191(1): 47–65. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9213-5>
4. Smirnova O. V., Alejnikov A. A., Semikolennykh A. A., Bovkunov A. D., Zaprudina M. V., Smirnov N. S. 2013. [Typological and structural diversity of the middle taiga Ural forests]. — In: [Diversity and dynamics of the forest ecosystems]. Moscow. Vol. 2. P. 42–66. (In Russian)
5. Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K. Jr., Cummins K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. — Adv. Ecol. Res. 15: 133–302. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60121-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60121-X)
6. Kuuluvainen T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. — Silva Fenn. 36(1): 552. <https://doi.org/10.14214/sf.552>

7. Kuuluvainen T., Laiho R. 2004. Long-term forest utilization can decrease forest floor microhabitat diversity: evidence from boreal Fennoscandia. — Can. J. For. Res. 34(2): 303–309.
<https://doi.org/10.1139/x03-159>
8. Kupferschmid A. D., Bugmann H. 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. — Forest Ecol. Manag. 205(1–3): 251–265.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.008>
9. Kreutz A., Aakala T., Grenfell R., Kuuluvainen T. 2015. Spatial tree community structure in three stands across a forest succession gradient in northern boreal Fennoscandia. — Silva Fenn. 49(2): 1279.
<https://doi.org/10.14214/sf.1279>
10. Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. — Forest Ecol. Manag. 135(1–3): 155–167.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00307-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00307-8)
11. Fraver S., Milo A. M., Bradford J. B., D'Amato A. W., Kenefic L., Palik B. J., Woodall C. W., Brissette J. 2013. Woody debris volume depletion through decay: implications for biomass and carbon accounting. — Ecosyst. 16(7): 1262–1272.
<https://doi.org/10.1007/s10021-013-9682-z>
12. Bobkova K. S., Bessonov I. M. 2009. Natural regeneration in southern taiga spruce forests of the European North-East. — Rus. J. For. Sci. 5: 10–16. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13500448> (In Russian)
13. Storozhenko V. G. 2022. Features of the horizontal structure of the forests of spruce formations in the European taiga of Russia. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 2(386): 39–49.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-2-39-49> (In Russian)
14. Szewczyk J., Szwagrzyk J. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. — Vegetatio. 122(1): 37–46.
<https://doi.org/10.1007/BF00052814>
15. Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O. 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. — Can. J. For. Res. 27(7): 1015–1023.
<https://doi.org/10.1139/x97-045>
16. Kuuluvainen T., Kalmari R. 2004. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. — Ann. Bot. Fenn. 40(6): 401–413. <https://www.sekj.org/PDF/anbf40/anbf40-401.pdf>
17. Lilja S., Wallenius T., Kuuluvainen T. 2006. Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. — Écoscience. 13(2): 181–192.
<https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-181.1>
18. Voronova V. S. 1959. [Natural regeneration under spruce forest canopy]. — Trudy Karelskogo filiala AN SSSR. XVI: 30–37. (In Russian)
19. Kuuluvainen T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. — Ann. Zool. Fenn. 31(1): 35–51.
20. Nilsson U., Gemmel P., Hallgren J.E. 1996. Competing vegetation effects on initial growth of planted *Picea abies*. New Zealand. — J. For. Sci. 26(1–2): 84–98.
21. Ilisson T., Köster K., Vodde F., Jögiste K. 2007. Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. — Forest Ecology and Management. 250(1–2): 17–24.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.022>
22. Holeksa J., Żywiec M., Bogdziewicz M., Kurek P., Milne-Rostkowska F., Piechnik Ł., Seget B. 2021. Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings. — Forest Ecol. Manag. 498: 119572.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119572>
23. Vitousek P. M., Howarth R. W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? — Biogeochemistry. 13(2): 87–115. <https://doi.org/10.1007/BF00002772>
24. Fedorecz N. G., Morozova R. M., Sin'kevich S. M., Zagural'skaya L. M. 2000. [Evaluation of the forest soils productivity in Karelia]. Petrozavodsk. 193 p. (In Russian)
25. Giesler R., Petersson T., Högborg P. 2002. Phosphorus limitation in boreal forests: effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer. — Ecosyst. 5(3): 300–314.
<https://doi.org/10.1007/s10021-001-0073-5>
26. Marschner H., Dell B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. — Plant Soil. 159(1): 89–102.
<https://doi.org/10.1007/BF00000098>
27. Brunner I., Brodbeck S. 2001. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. — Environ. Pollut. 114(2): 223–233.

- [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00219-0](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00219-0)
28. *Bogeat-Triboulot M.-B., Bartoli F., Garbaye J., Marmeisse R., Tagu D.* 2004. Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings. — *Plant Soil*. 267(1–2): 213–223.
<https://doi.org/10.1007/s11104-005-5349-7>
 29. *Shubin V. I.* 1973. [Micotrophy of woody species]. Leningrad. 264 p. (In Russian)
 30. *Kalliokoski T., Nygren P., Sievänen R.* 2008. Coarse root architecture of three boreal tree species growing in mixed stands. — *Silva Fenn.* 42(2): 252.
<https://doi.org/10.14214/sf.252>
 31. *Borja I., De Wit H. A., Steffenrem A., Majdi H.* 2008. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway. — *Tree Physiol.* 28(5): 773–784.
<https://doi.org/10.1093/treephys/28.5.773>
 32. *Ellenberg H.* 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe* (4th ed.). Cambridge University Press. 753 p.
 33. *Niinemets Ü., Valladares F.* 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. — *Ecol. Monogr.* 76(4): 521–547.
[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
 34. *Adams T. S., McCormack M. L., Eissenstat D. M.* 2013. Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan. — *Tree Physiol.* 33(9): 940–948.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt067>
 35. *Helmisaari H. S., Ostonen I., Lõhmus K., Derome J., Lindroos A. J., Merilä P., Nöjd P.* 2009. Ectomycorrhizal root tips in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands in boreal forests. — *Tree Physiol.* 29(3): 445–456.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpn042>
 36. *Ostonen I., Helmisaari H., Borken W., Tedersoo L., Kukumägi M., Bahram M., Lindroos A., Nöjd P., Uri V., Merilä P., Asi E., Lõhmus K.* 2011. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. — *Glob. Change Biol.* 17(12): 3620–3632.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02501.x>
 37. *Ostonen I., Rosenvald K., Helmisaari H.-S., Godbold D., Parts K., Uri V., Lõhmus K.* 2013. Morphological plasticity of ectomycorrhizal short roots in *Betula* sp. and *Picea abies* forests across climate and forest succession gradients: its role in changing environments. — *Front. Plant Sci.* 4.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00335>
 38. *Eissenstat D. M., Kucharski J. M., Zadworny M., Adams T. S., Koide R. T.* 2015. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. — *New Phytol.* 208(1): 114–124.
<https://doi.org/10.1111/nph.13451>
 39. *Baier R., Ettl R., Hahn C., Göttlein A.* 2006. Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps — a bioassay. — *Ann. For. Sci.* 63(4): 339–348.
<https://doi.org/10.1051/forest:2006014>
 40. *McCormack M. L., Dickie I. A., Eissenstat D. M., Fahey T. J., Fernandez C. W., Guo D., Helmisaari H., Hobbie E. A., Iversen C. M., Jackson R. B., Leppälammi-Kujansuu J., Norby R. J., Phillips R. P., Pregitzer K. S., Pritchard S. G., Rewald B., Zadworny M.* 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. — *New Phytol.* 207(3): 505–518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
 41. *Pregitzer K. S.* 2002. Fine roots of trees — a new perspective. — *New Phytol.* 154(2): 267–270.
https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00413_1.x
 42. *Ford E. D., Deans J. D.* 1977. Growth of a Sitka spruce plantation: Spatial distribution and seasonal fluctuations of lengths, weights and carbohydrate concentrations of fine roots. — *Plant Soil*. 47(2): 463–485.
<https://doi.org/10.1007/BF00011504>
 43. *Clemensson-Lindell A.* 1994. Triphenyltetrazolium chloride as an indicator of fine-root vitality and environmental stress in coniferous forest stands: Applications and limitations. — *Plant Soil*. 159(2): 297–300.
<https://doi.org/10.1007/BF00009293>
 44. *Lõhmus K., Oja T., Lasn R.* 1989. Specific root area: A soil characteristic. — *Plant Soil*. 119(2): 245–249.
<https://doi.org/10.1007/BF02370415>
 45. *Niinemets U., Kull O.* 1995. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. — *Tree Physiol.* 15(5): 307–315.
<https://doi.org/10.1093/treephys/15.5.307>

46. Johansson K., Langvall O., Bergh J. 2012. Optimization of environmental factors affecting initial growth of Norway spruce seedlings. — *Silva Fenn.* 46(1): 64.
<https://doi.org/10.14214/sf.64>
47. Macek M., Wild J., Kopecký M., Červenka J., Svoboda M., Zenáhlíková J., Brůna J., Mosandl R., Fischer A. 2017. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. — *Ecol. Appl.* 27(1): 156–167.
<https://doi.org/10.1002/eap.1429>
48. Thorsen Å. A., Mattsson S., Weslien J. 2001. Influence of stem diameter on the survival and growth of containerized Norway spruce seedlings attacked by pine weevils (*Hylobius* spp.). — *Scand. J. For. Res.* 16(1): 54–66.
<https://doi.org/10.1080/028275801300004415>
49. Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K. 2021. Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest. — *For. Ecol. Manag.* 491: 119143.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119143>
50. Boddy L., Watkinson S. C. 1995. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. — *Can. J. Bot.* 73(S1): 1377–1383.
<https://doi.org/10.1139/b95-400>
51. Vodde F., Jögiste K., Gruson L., Ilisson T., Köster K., Stanturf J. A. 2010. Regeneration in windthrow areas in hemiboreal forests: the influence of microsite on the height growths of different tree species. — *J. For. Res.* 15(1): 55–64.
<https://doi.org/10.1007/s10310-009-0156-2>
52. Kathke S., Bruelheide H. 2010. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. — *For. Ecol. Manag.* 259(8): 1597–1605.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.036>
53. Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z. 2008. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. — *New Phytol.* 180(3): 673–683.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x>
54. Celma S., Blate K., Lazdiņa D., Dūmiņš K., Neimane S., Štāls T. A., Štikāne K. 2019. Effect of soil preparation method on root development of *P. sylvestris* and *P. abies* saplings in commercial forest stands. — *New Forest.* 50(2): 283–290.
<https://doi.org/10.1007/s11056-018-9654-4>
55. Novichonok E. V., Galibina N. A., Kharitonov V. A., Kikeeva A. V., Nikerova K. M., Sofronova I. N., Rumyantsev A. S. 2020. Effect of site preparation under shelterwood on Norway spruce seedlings. — *Scand. J. For. Res.* 35(8): 523–531.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2020.1825789>
56. Lõhmus K., Truu M., Truu J., Ostonen I., Kaar E., Vares A., Uri V., Alama S., Kanal A. 2006. Functional diversity of culturable bacterial communities in the rhizosphere in relation to fine-root and soil parameters in alder stands on forest, abandoned agricultural, and oil-shale mining areas. — *Plant Soil.* 283(1–2): 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s11104-005-2509-8>
57. Ostonen I., Püttsepp Ü., Biel C., Alberton O., Bakker M. R., Lõhmus K., Majdi H., Metcalfe D., Olsthoorn A. F. M., Pronk A., Vanguelova E., Weih M., Brunner I. 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. — *Plant Biosyst.* 141(3): 426–442. <https://doi.org/10.1080/11263500701626069>
58. Ryser P. 2006. The mysterious root length. — *Plant Soil.* 286(1–2): 1–6.
<https://doi.org/10.1007/s11104-006-9096-1>
59. White P. J., George T. S., Gregory P. J., Bengough A. G., Hallett P. D., McKenzie B. M. 2013. Matching roots to their environment. — *Ann. Bot.* 112(2): 207–222. <https://doi.org/10.1093/aob/mct123>
60. Wen Z., White P. J., Shen J., Lambers H. 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. — *New Phytol.* 233(4): 1620–1635.
<https://doi.org/10.1111/nph.17854>
61. Hanssen K. H. 2003. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. — *For. Ecol. Manag.* 180(1–3): 199–213.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00610-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00610-2)
62. Craine J. M. 2006. Competition for nutrients and optimal root allocation. — *Plant Soil.* 285(1–2): 171–185.
<https://doi.org/10.1007/s11104-006-9002-x>
63. Craine J. M., Dybzinski R. 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. — *Funct. Ecol.* 27(4): 833–840.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>

64. Madsen C., Potvin C., Hall J., Sinacore K., Turner B. L., Schnabel F. 2020. Coarse root architecture: Neighbourhood and abiotic environmental effects on five tropical tree species growing in mixtures and monocultures. — For. Ecol. Manag. 460: 117851.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117851>
65. Ostonen I., Lohmus K., Lasn R. 1999. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). — Plant Soil. 208(2): 283–292.
<https://doi.org/10.1023/A:1004552907597>
66. Eissenstat D. M. 1991. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. — New Phytol. 118(1): 63–68.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00565.x>
67. Fitter A. 1991. Characteristics and functions of root systems. — In: Plant roots: the hidden half. New York. P. 3–24.
68. Pennanen T., Heiskanen J., Korkama T. 2005. Dynamics of ectomycorrhizal fungi and growth of Norway spruce seedlings after planting on a mounded forest clearcut. — For. Ecol. Manag. 213(1–3): 243–252.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.044>
69. Ingestad T. 1979. Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings. — Physiol. Plant. 45(4): 373–380.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1979.tb02599.x>
70. Cape J. N., Freer-Smith P. H., Paterson I. S., Parkinson J. A., Wolfenden J. 1990. The nutritional status of *Picea abies* (L.) Karst. across Europe, and implications for ?forest decline? — Trees. 4(4): 211–224.
<https://doi.org/10.1007/BF00225318>
71. Ingestad T. 1959. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. II Mineral nutrition of spruce. — Physiol. Plant. 12(3): 568–593. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1959.tb07979.x>
72. Comerford N. B., Fisher R. F. 1984. Using foliar analysis to classify nitrogen-deficient sites. — Soil Sci. Soc. Am. J. 48(4): 910–913.
<https://doi.org/10.2136/sssaj1984.03615995004800040042x>
73. Peng Y., Niklas K. J., Sun S. 2011. The relationship between relative growth rate and whole-plant C : N : P stoichiometry in plant seedlings grown under nutrient-enriched conditions. — J. Pl. Ecol. 4(3): 147–156.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtq026>

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 574.24:581.19:581.11

**ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СОДЕРЖАНИЕ
АЗОТА, ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС И ПАРАМЕТРЫ
ВОДНОГО ОБМЕНА ХВОИ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE)
НА ПОСТТЕХНОГЕННЫХ ЗЕМЛЯХ**© 2024 г. В. Б. Придача^{1, *}, Н. В. Туманик¹, Д. Е. Семин¹¹Институт леса ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук”, г. Петрозаводск, Россия

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

Поступила в редакцию 25.12.2023 г.

После доработки 19.04.2024 г.

Принята к публикации 22.04.2024 г.

Приведены результаты исследования содержания азота, показателей пигментного комплекса хвои 1-го и 2-го года жизни и параметров водного обмена в 30-летних культурах *Pinus sylvestris* L. на посттехногенных землях песчано-гравийного карьера и в естественных условиях среднетаежного сосняка брусничного (Республика Карелия). При рекультивации территории проводилась посадка однолетних сеянцев *P. sylvestris* в песчаный техногенный грунт (пробные площади ПП 1 и ПП 2) и улучшенный торфом субстрат (ПП 3). Наблюдения проводили в течение двух контрастных вегетационных сезонов 2021 г. (жаркий засушливый) и 2022 г. (теплый дождливый). Выявлено влияние фитоценологических условий и климатических факторов на исследуемые показатели. В ряду рекультивируемых участков более высокое содержание хлорофиллов и каротиноидов отмечено в хвое деревьев на улучшенном торфом техногенном субстрате (ПП 3). Низкое плодородие посттехногенных участков ПП 1 и ПП 2 относительно естественных условий произрастания в сосняке брусничном (ПП 4) определяет более низкое содержание азота, зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое, и, напротив, более высокую долю Хл *a* для отношения Хл *a*/Хл *b*. Более высокое отношение Хл *a*/Хл *b* в хвое деревьев низкоплотных насаждений на ПП 1 и ПП 2 по сравнению с высокоплотными насаждениями на ПП 3 и ПП 4 отражает адаптивную перестройку пигментной системы к локальным условиям освещения. Показано негативное влияние высокого водного дефицита хвои на формирование пигментного комплекса в жарких засушливых условиях вегетационного периода 2021 г. Полученные данные свидетельствуют о схожих адаптивных механизмах пигментной системы молодой и зрелой хвои *P. sylvestris* при изменении условий внешней среды и могут быть использованы для мониторинга состояния и прогноза продуктивности экосистем на нарушенных землях.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, хлорофиллы, каротиноиды, содержание азота, водный потенциал, засуха, лесная рекультивация, Южная Карелия

DOI: 10.31857/S0033994624030042, **EDN:** PTYMRD

Леса, как важнейший компонент наземных экосистем, играют ключевую роль в сохранении биоразнообразия, защите почвы и водных ресурсов, а также в смягчении климатических изменений [1] посредством активного поглощения растениями CO₂ из атмосферы в процессе фотосинтеза, аккумуляции углерода в надземной и подземной фитомассе и почве, поступления H₂O в атмосферу в результате эвапотранспирации, влияния на радиационный, тепловой и водный режим земной

поверхности и приземного слоя воздуха. В связи с усиливающимся техногенным давлением на природные экосистемы особое значение придается восстановлению антропогенно преобразованных биогеоценозов [2, 3]. В условиях Европейского Севера, в частности на территории Республики Карелия, карьеры по добыче песка и гравия являются одной из часто встречаемых форм техногенного ландшафта [4], поэтому рекультивация земель является важным направлением экономической

деятельности в регионе [5]. Формирование растительного покрова с помощью искусственного лесовосстановления является одним из вариантов решения проблемы сокращения лесов и ускоренной рекультивации нарушенных земель [6, 7]. Исследование различных аспектов жизнедеятельности растений в ходе посттехногенной сукцессии представляет особый интерес для оценки эффективности методов восстановления лесов на нарушенных землях и разработки мер экологически ориентированного природопользования.

Пигментная система является информативным показателем функционального состояния растений при их адаптации к различным природным факторам [8, 9]. К числу наиболее важных экологических факторов, влияющих на формирование пигментной системы растений, относят освещенность, температуру воздуха, обеспеченность почвы влагой и питательными веществами [8–11]. Отмечают высокую изменчивость содержания зеленых и желтых пигментов и их соотношений, которая позволяет растениям адаптироваться к условиям как высокой, так и низкой освещенности [12–14]. Снижение содержания фотосинтетических пигментов в жарких засушливых условиях связывают с водным дефицитом у растения, который оказывает депрессивное воздействие на биосинтез пигментов [15–17]. Для древесных растений, в частности хвойных — сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), показано, что хвоя деревьев, произрастающих в лесных фитоценозах на бедных почвах, отличается более низким накоплением зеленых пигментов, чем на более плодородных почвах [18, 19]. Снижение содержания фотосинтетических пигментов в хвое *P. sylvestris* и *P. obovata* в фитоценозах, сформированных на переувлажненных болотно-подзолистых почвах [18, 19], связывают с влиянием анаэробного стресса, в частности корневой гипоксией [20]. У хвойных деревьев в сосняках и ельниках, произрастающих на автоморфных и полугидроморфных типах почв, отмечают прямую зависимость содержания хлорофиллов в хвое от температуры корнеобитаемого слоя почвы и воздуха [19–21]. Также показана изменчивость ультраструктуры клеток мезофилла, содержания и соотношения зеленых и желтых пигментов в хвое *P. sylvestris* в сезонной динамике [21–23]. Вместе с тем, у хвойных видов древесных растений с многолетней хвоей, в частности *P. sylvestris*,

отмечают тесную взаимосвязь этапов онтогенеза хвои и содержания в ней биогенных элементов и пигментов [24–29].

Несмотря на относительно большую изученность структурно-функциональных характеристик *Pinus sylvestris* среди хвойных растений в естественных условиях произрастания [20–22, 30–35], исследования фотосинтетических пигментов у представителей рода *Pinus* в условиях рекультивации пока немногочисленны [36, 37]. Вместе с тем широкий ареал *P. sylvestris* на территории Евразии в областях, контрастных по климатическим и лесорастительным условиям, свидетельствует о невысокой требовательности ее к почвенному плодородию и низкой чувствительности к засухам [38–40], что делает этот вид хорошим объектом для рекультивации нарушенных земель и лесовосстановления [41, 42].

Цель работы — оценка влияния абиотических факторов на содержание азота, пигментный комплекс и параметры водного обмена культур *P. sylvestris* на территории песчано-гравийного карьера в условиях Южной Карелии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в европейской части средней тайги (Южная Карелия, 62.101917° N, 33.969944° E) в июле 2021 и 2022 г. Климат региона субарктического типа [43], среднегодовая температура воздуха за 30-летний период (1991–2020 гг.) составляет +3.6°C [44], с минимальными значениями в январе (–8.4°C) и максимальными — в июле (+17.1°C). Средняя температура воздуха за вегетационный период (май–сентябрь) составляет +13°C. Количество осадков в течение года значительно — 550–750 мм, с максимумом в период с мая по октябрь (350–400 мм) [44]. Согласно данным метеонаблюдений станции Кондопога (<https://gr5.ru>), расположенной в 20 км от экспериментальных участков, летние месяцы (июнь, июль) 2021 г. (рис. 1) характеризовались аномальной жарой ($3.2^{\circ}\text{C} < \Delta T_{\text{мес.}} < 5.1^{\circ}\text{C}$) и сухой (31–39% нормы осадков). Теплый в целом сезон 2022 г. ($0.7^{\circ}\text{C} < \Delta T_{\text{сез.}} < 0.8^{\circ}\text{C}$) отличался избытком осадков (128% нормы) относительно предыдущего года (82% нормы). Полуденные значения интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) на открытом месте в июле 2021 и 2022 гг. варьировали от 1700 до 1900 мкмоль м^{–2} · с^{–1}. Влажность почвы (слой 0–5 см) в районе иссле-

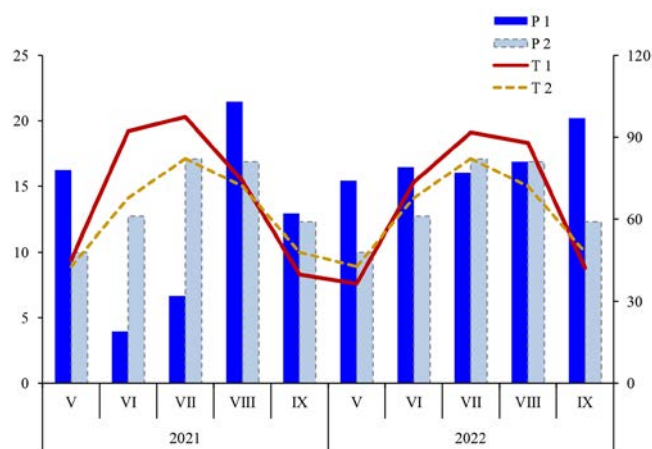


Рис. 1. Изменчивость температуры воздуха (Т) и количества атмосферных осадков (Р) в период с мая (V) по сентябрь (IX) 2021 и 2022 гг. по фактическим среднемесячным (1) и среднедолгосрочным среднемесячным данным за период 1991–2020 гг. (2) для Карелии. По горизонтали — месяц и год исследования; по вертикали — температура воздуха, °C (основная ось), атмосферные осадки, мм (вспомогательная ось).

Fig. 1. Variability of air temperature (T) and precipitation (P) from May (V) to September (IX) 2021 and 2022 based on true monthly mean (1) and monthly average long-term values over the 1991–2020 period (2) for Karelia. X-axis — month and year of the study; y-axis — air temperature, °C (main axis), precipitation, mm (auxiliary axis).

дования в июле 2022 г. отличалась более высокими значениями (3.6 об.%) по сравнению с 2021 г. (2.9 об.%).

Работа выполнена на территории отработанного песчано-гравийного карьера (ПГК) и в естественной среде 110-летнего сосняка брусничного. Объектом исследования послужили 30-летние культуры *Pinus sylvestris*, созданные в ходе лесной рекультивации ПГК, которую провели в мае 1991 г. на предварительно выровненном участке (2 га) посредством посадки однолетних семян *P. sylvestris* в техногенный грунт [45]. Тогда же на участке площадью 0.5 га однолетние сеянцы *P. sylvestris* высаживали в песчаный техногенный грунт, на поверхность которого предварительно вносили торфяной субстрат.

Наблюдения проводили спустя 30 лет на трех пробных площадях (ПП), размером 25 × 40 м, с разными вариантами рекультивации: 1) посадка сосны в песчано-гравийный минеральный грунт — ПП 1 и ПП 2; 2) в улучшенный торфом субстрат — ПП 3. Почвенный покров ПП 1 и ПП 2 представлен псаммоземом серогумусовым (Skeletal Leptosol), ПП 3 — реплантоземом серогумусовым (Umbric Leptosol) [46]. Почвы всех трех

ПП находятся на начальных стадиях почвообразования и имеют укороченный маломощный профиль (30–35 см), для которого отмечена слабая дифференциация на генетические горизонты. Почвы ПП 1 и ПП 2 характеризуются высокой кислотностью (pH_{KCl} — 4.5–5.2), низким содержанием азота и углерода, максимальное количество которых отмечено в верхних подстилочном и подподстилочном горизонтах (N — 0.01–0.04%, C — 0.4–0.7%). Верхние горизонты почв ПП 3 отличаются более высокой кислотностью (pH_{KCl} — 4) и большим содержанием биогенных элементов (N — 0.04–0.34%, C — 0.8–8.3%). Восстановление напочвенного покрова на ПП 1 и ПП 2 реализуется по типу сосняка лишайникового, на ПП 3 — сосняка черничного. Продуктивность искусственных насаждений на ПП 1, ПП 2 и ПП 3 составила V.9, V.2 и II.5 класс бонитета, запас древесины — 12, 20 и 144 м³ га⁻¹ соответственно [45]. Средние значения высоты и диаметра ствола модельных деревьев на ПП 1, ПП 2 и ПП 3 составляли 3.1, 4.2 и 10.5 м, 3.8, 4.5 и 10.1 см, соответственно.

Измерения в естественных условиях произрастания проводили на ПП 4 (30 × 40 м) в 110-летнем сосняке брусничном, существовавшем на данной территории до начала разработки карьера. В составе спелого древостоя доминирует *P. sylvestris* с участием *Betula pendula* Roth и *Picea abies* L. (9C1B+E). Древостой IV класса бонитета, имеет относительную полноту 1.0 и запас древесины 346 м³ га⁻¹. Сформирован на подбуре оподзоленном (Entic Podzol) [46]. Почвы ненарушенного лесного участка характеризуются типичным для альфегумусовых почв профилем, сильной кислотностью (pH_{KCl} — 3.7–4.2), невысоким содержанием азота и углерода, распределение которых по профилю носит регрессивно-аккумулятивный характер — максимальные значения приходятся на подстилку (N — 0.78%, C — 38.3%), с глубиной их содержание резко падает (N — 0.03–0.16%, C — 0.9–8%). Деревья *P. sylvestris* первого яруса имеют средние значения высоты и диаметра ствола — 19.8 м и 18.8 см соответственно. Для измерений использовали модельные деревья *P. sylvestris* более молодого поколения (70 лет), произрастающие во втором ярусе древостоя, средняя высота и диаметр которых не превышали 10.5 м и 10.3 см соответственно. Более детально характеристики растительного и почвенного покрова всех ПП были представлены ранее [45, 46].

Для определения содержания азота и фотосинтетических пигментов отбор молодой (1-го года жизни) и зрелой однолетней (2-го года жизни) хвои сосны проводили в утренние часы из средней части кроны в 3-кратной повторности для каждого дерева и в 5-кратной повторности на каждой ПП. Определение содержания азота (N, %) выполняли с помощью элементного анализатора PE-2400 (Perkin Elmer, США). Аналитическая повторность трехкратная. Для количественного определения фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод, основанный на регистрации спектров поглощения пигментов в вытяжке [47, 48]. Экстракцию пигментов проводили 80%-ным ацетоном. Определение оптической плотности растворов выполняли на спектрофотометре СФ-2000 (ОКБ Спектр, Россия) при длинах волн 663, 646 (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды). Расчет содержания хлорофиллов (Хл *a*, Хл *b*, мг/г сырой массы) и каротиноидов (Кар, мг/г сырой массы) проводили согласно известным методикам [47]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК, % от общего содержания хлорофиллов) рассчитывали, приняв, что практически весь Хл *b* находится в ССК фотосистемы 2 (ФС II) и соотношение Хл *a*/Хл *b* в нем равно 1.2 [47].

Измерения предрастветного ($\Psi_{\max}$, МПа) и полуденного ($\Psi_{\min}$, МПа) водного потенциала проводили в утренние (3:00–5:00) и дневные часы (13:00–15:00) в июле 2021 и 2022 гг. на отделенном охвоенном побеге с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., United Kingdom). Интенсивность ФАР определяли с помощью измерительной системы LI-6400XT (LI-COR Inc., США). Влажность почвы регистрировали с помощью датчика объемной влажности почвы ECH2O EC-5 (Decagon Devices, Inc., США).

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США). Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Для оценки существенных различий между средними величинами использовали критерий Тьюки. Оценку влияния фитоценологических условий и года исследования на физиологические показатели растений проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. На диаграммах и в таблицах приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сравнительный анализ влияния контрастных погодных условий летних месяцев за двухлетний период (рис. 1) и фитоценологических условий разных экспериментальных участков на показатели пигментного комплекса и содержания N в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* выявил значимое влияние обоих факторов на исследуемые параметры (табл. 1). Исключение составило отношение Хл (*a+b*)/Кар в молодой и зрелой хвое, которое не зависело от внешних условий. Содержание Хл *b* и Кар в молодой хвое, а также содержание N в зрелой хвое отличались стабильностью в оба года исследований. При этом заметное влияние на величину предрастветного ($\Psi_{\max}$) и полуденного ($\Psi_{\min}$) водного потенциала охвоенного побега оказали погодные условия разных лет исследования.

Важно отметить, что в оба года исследований наиболее высокое содержание N в молодой и зрелой хвое культур *P. sylvestris* отмечено в условиях рекультивации на удобренном торфяным субстратом участке ПП 3 (рис. 2). Оно в 1.1–1.3 раза превышало соответствующие величины в хвое деревьев на бедных посттехногенных участках ПП 1 и ПП 2 и в природных условиях на ПП 4. При этом на всех экспериментальных участках более высокие значения содержания макроэлемента отмечены для молодой хвои и относительно зрелой, как в 2021 г. (1.1–1.3 раза), так и в 2022 г. (1.4–1.5 раз).

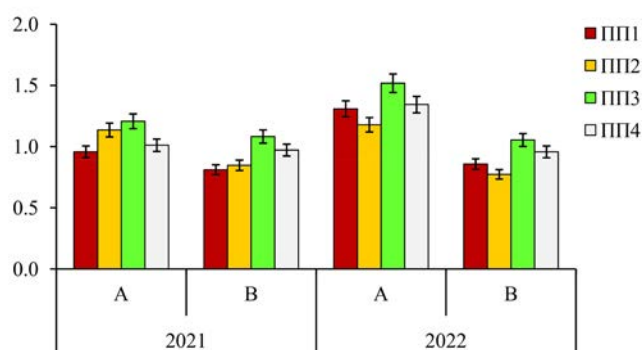


Рис. 2. Содержание азота в хвое 1-го (А) и 2-го года жизни (В) у *Pinus sylvestris* на посттехногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 гг. По горизонтали — год исследования; по вертикали — содержание элемента, % сухой массы.

Fig. 2. Nitrogen content in current-year (A) and 1-year-old (B) needles of *Pinus sylvestris* on post-technogenic lands (SP 1, SP 2, SP 3) and in natural lingonberry pine forest (SP 4) in July 2021 and 2022. X-axis — year of the study; y-axis — element content, % dry weight.

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния условий фитоценоза (ПП 1, ПП 2, ПП 3, ПП 4) и года исследований (2021 и 2022 гг.) на пигментный комплекс и показатели водного обмена хвои 1-го (над чертой) и 2-го года жизни (под чертой) *Pinus sylvestris*

Table 1. Results of two-way ANOVA for the effect of phytocenosis conditions (SP 1, SP 2, SP 3, SP 4) and the year of study (2021, 2022) on pigment complex and water metabolism indicators of current-year (above the line) and 1-year-old (below the line) needles in *Pinus sylvestris*

Показатель Parameter	Фактор Factors		Взаимодействие факторов Interaction of factors
	фитоценоз phytocenosis	год исследования year of study	фитоценоз год исследования phytocenosis year of study
Хл <i>a</i> Chl <i>a</i>	$\frac{8^{1**}}{14^{***}}$	$\frac{33^{***}}{42^{***}}$	$\frac{1^{ns}}{1^{ns}}$
Хл <i>b</i> Chl <i>b</i>	$\frac{14^{***}}{35^{***}}$	$\frac{2^{ns}}{5^{**}}$	$\frac{1^{ns}}{1^{ns}}$
Хл (<i>a+b</i>) Chl (<i>a+b</i>)	$\frac{10^{***}}{18^{***}}$	$\frac{26^{***}}{34^{***}}$	$\frac{1^{ns}}{1^{ns}}$
Хл <i>a</i> /Хл <i>b</i> Chl <i>a</i> /Chl <i>b</i>	$\frac{8^{**}}{22^{***}}$	$\frac{23^{***}}{16^{***}}$	$\frac{4^{ns}}{1^{ns}}$
ССК LHC	$\frac{6^{*}}{23^{***}}$	$\frac{16^{***}}{17^{***}}$	$\frac{4^{ns}}{4^{*}}$
Кар Car	$\frac{9^{*}}{12^{***}}$	$\frac{1^{ns}}{5^{**}}$	$\frac{1^{ns}}{2^{ns}}$
Хл (<i>a+b</i>)/Кар Chl (<i>a+b</i>)/Car	$\frac{4^{ns}}{2^{ns}}$	$\frac{6^{*}}{2^{ns}}$	$\frac{1^{ns}}{3^{ns}}$
N	$\frac{15^{*}}{45^{***}}$	$\frac{31^{***}}{0.4^{ns}}$	$\frac{7^{ns}}{2^{ns}}$
<i>max</i>	8^{ns}	19^{***}	2^{ns}
<i>min</i>	3^{ns}	19^{***}	1^{ns}

Примечание. ¹Доля объясненной дисперсии ($SS_x/SS_{\text{общ}} \times 100, \%$) и уровень значимости (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns — не достоверно, $p > 0.05$). Хл *a* — содержание хлорофилла *a*; Хл *b* — содержание хлорофилла *b*; Хл (*a+b*) — сумма зеленых пигментов; Хл *a*/Хл *b* — отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*; ССК — светособирающий комплекс; Кар — каротиноиды; Хл (*a+b*)/Кар — отношение суммы зеленых пигментов к каротиноидам; N — содержание азота; Ψ_{max} — преддawnный водный потенциал охвоенного побега; Ψ_{min} — полуденный водный потенциал охвоенного побега.

Note. ¹Proportion of explained variance ($SS_x/SS_{\text{total}} \times 100, \%$) and significance level (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns — not significant, $p > 0.05$). Chl *a* — chlorophyll *a* content; Chl *b* — chlorophyll *b* content; Chl (*a+b*) — sum of green pigments; Chl *a*/Chl *b* — ratio of chlorophyll *a* to chlorophyll *b*; LHC — light-harvesting complex; Car — carotenoids; Chl (*a+b*)/Car — ratio of the sum of green pigments to carotenoids; N — nitrogen content; Ψ_{max} — predawn water potential of shoot; Ψ_{min} — midday water potential of shoot.

*Сопоставление содержания хлорофиллов и каротиноидов в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в разных фитоценоотических условиях (рис. 3) выявило в большинстве случаев большее накопление фотосинтетических пигментов на более плодородных почвах ПП 3 и ПП 4 по сравнению с бедными почвами рекультивированных участков ПП 1 и ПП 2. На первых двух участках содержание Хл *a*, Хл *b*,

Хл (*a+b*) и Кар было соответственно в 1.2–1.5, 1.3–2, 1.3–1.6 и 1.2–1.7 раза выше. При этом в жаркий засушливый период 2021 г. отмечено практически одинаковое накопление зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое. Исключение составил удобренный участок ПП 3, где содержание Хл *a*, Хл *b*, Хл (*a+b*) и Кар в зрелой хвое превышало в 1.3–1.5 раза соответствующие величины в молодой хвое. В теплый дождливый

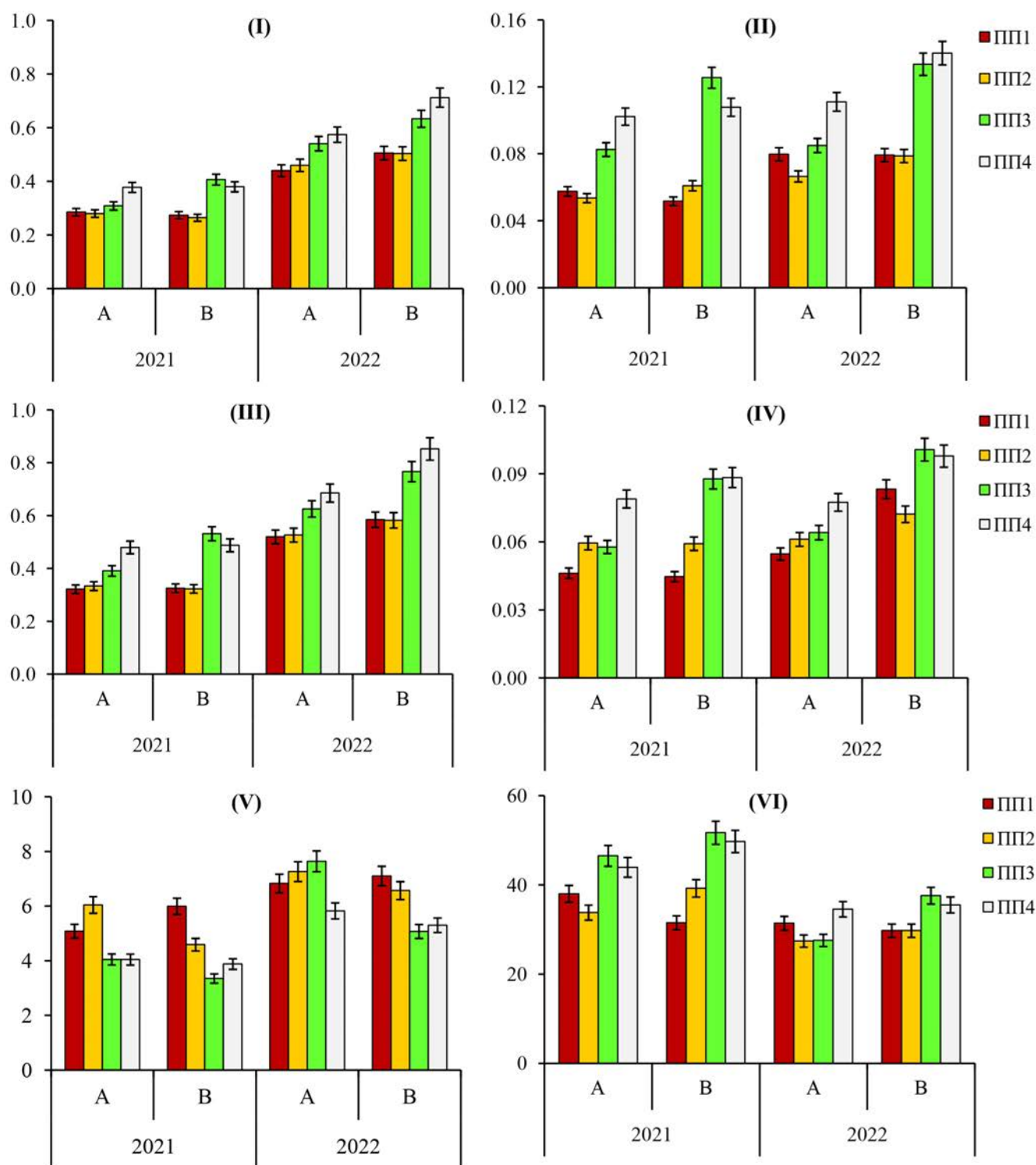


Рис. 3. Содержание Хл *a* (I), Хл *b* (II), Хл (*a+b*) (III), Кар (IV), отношение Хл *a*/Хл *b* (V) и ССК (VI) в хвое 1-го (А) и 2-го года жизни (В) у *Pinus sylvestris* на посттехногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 г. По горизонтали – год исследования; по вертикали – содержание пигмента, мг/г сырой массы, ССК, %.

Fig. 3. The content of Chl *a* (I), Chl *b* (II), Chl (*a+b*) (III), Car (IV), Chl *a*/Chl *b* ratio (V) and LHC (VI) in current-year (A) and 1-year-old (B) needles of *Pinus sylvestris* on post-technogenic lands (SP 1, SP 2, SP 3) and in natural lingonberry pine forest (SP 4) in July 2021 and 2022. X-axis – year of the study; y-axis – pigment content, mg/g wet weight, LHC, %.

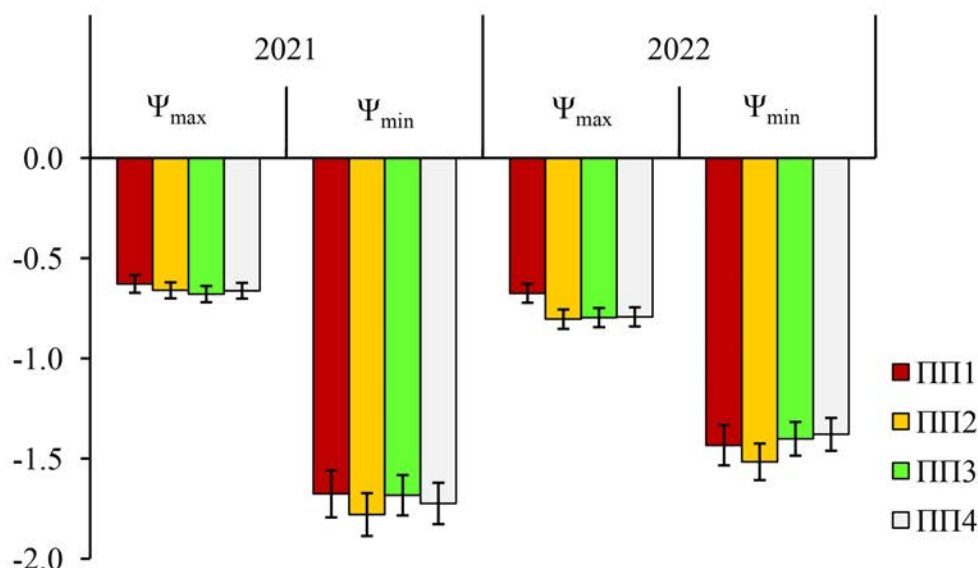


Рис. 4. Величины предрассветного (Ψ_{max}) и полуденного (Ψ_{min}) водного потенциала охвоенного побега *Pinus sylvestris* на посттехногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 г. По горизонтали – год исследования; по вертикали – водный потенциал, МПа.

Fig. 4. Predawn (Ψ_{max}) and midday (Ψ_{min}) water potential of shoot in *Pinus sylvestris* on post-technogenic lands (SP 1, SP 2, SP 3) and in natural lingonberry pine forest (SP 4) in July 2021 and 2022. X-axis – year of the study; y-axis – water potential, MPa.

период 2022 г. на всех экспериментальных участках отмечены достоверно более высокие значения содержания Хл *a*, Хл *b*, Хл (*a+b*) и Кар в зрелой хвое (1.1–1.6 раз) относительно молодой хвои. Важно отметить значительное увеличение накопления Хл *a* (1.5–1.9 раз) и Хл (*a+b*) (1.4–1.8 раз) в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в июле 2022 г. относительно предыдущего периода на всех экспериментальных участках.

Сравнительный анализ отношения Хл *a*/Хл *b* в зрелой хвое за двухлетний период выявил его более высокие значения (в 1.4–1.6 раза) на удобренных субстратах (ПП 1 и ПП 2) по сравнению с таковыми на удобренном участке ПП 3 и сосняком брусничным на ПП 4. Для молодой хвои схожая закономерность отмечена только для засушливого периода 2021 г., тогда как в дождливый период 2022 г. исследуемый показатель на экспериментальных участках достоверно не различался. При этом как в условиях рекультивации, так и в естественных условиях произрастания отмечено заметное увеличение величины Хл *a*/Хл *b* в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в 2022 г. относительно 2021 г. (соответственно в 1.3–1.9 и 1.4–1.5 раза).

Значения показателя ССК в зрелой хвое деревьев *P. sylvestris* на удобренном участке карьера (ПП 3) и

в естественных условиях произрастания на ПП 4 оба года исследования были в 1.3–1.6 раза выше по сравнению с таковыми на бедных посттехногенных участках ПП 1 и ПП 2. Для молодой хвои схожая закономерность отмечена только для июля 2021 г. (34–38% на ПП 1 и ПП 2 относительно 44–47% на ПП 3 и ПП 4), в 2022 г. заметных различий выявлено не было. При этом, в отличие от других показателей пигментного комплекса, величина ССК в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в июле 2022 г. уменьшилась в 1.3–1.4 раза относительно предыдущего вегетационного периода 2021 г., и составил для всех экспериментальных площадей 27–35 и 30–38% соответственно. В целом, для молодой и зрелой хвои за двухлетний период на разных экспериментальных участках получен схожий диапазон ССК.

Сопоставление предрассветных (Ψ_{max}) и полуденных (Ψ_{min}) величин водных потенциалов охвоенных побегов *P. sylvestris* за двухлетний период выявило их сходство на разных экспериментальных участках (рис. 4) и существенные межгодовые различия. Так, в засушливый вегетационный период 2021 г. отмечены в 1.2 раза более высокие (менее отрицательные) значения Ψ_{max} на фоне более низких (в 1.2 раза) значений Ψ_{min} охвоенных побегов *P. sylvestris* на всех ПП относительно более дождливого вегетационного периода 2022 г.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Содержание азота в хвое *P. sylvestris* на пост-техногенных землях (рис. 2) находится в соответствии с обеспеченностью этим макроэлементом почв разных экспериментальных участков. Этот факт согласуется с данными о влиянии условий произрастания, в частности плодородия почв, на потребление биогенных веществ древесными растениями [21, 30, 34]. Отмеченное нами [46] более высокое накопление общего азота в корнеобитаемом слое реплантоземов на ПП 3 по сравнению с псаммоземами (ПП 1 и ПП 2) обусловлено положительным действием внесенного при рекультивации торфяного субстрата, а также доминированием сосудистых растений в составе почвенного покрова [45], поскольку последние более активно стимулируют накопление гумуса и азота в почве в отличие от мхов и лишайников [49]. Вместе с тем низкое плодородие псаммоземов ПП 1 и ПП 2 является причиной меньшего содержания азота, зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое деревьев *P. sylvestris* по сравнению с содержанием этих элементов на более плодородных участках ПП 3 и ПП 4.

Наличие более высокого содержания азота (% сухой массы) на фоне меньшего содержания хлорофиллов и каротиноидов (мг/г сырой массы) в молодой хвое в сравнении с более зрелой можно объяснить более высоким содержанием воды в хвое текущего года на всех экспериментальных участках. Так, в оба года исследований содержание воды в молодой хвое было в 1.3–1.5 раза выше (1.36–1.61 г воды г⁻¹ сухой массы), чем в зрелой хвое (0.97–1.18 г воды г⁻¹ сухой массы), что посредством «эффекта разбавления» приводит к уменьшению содержания пигментов на единицу произведенной сырой массы хвои текущего года относительно такового в зрелой хвое 2-го года жизни.

Сходная в большинстве случаев направленность межгодовой динамики показателей пигментной системы молодой и зрелой хвои *P. sylvestris* на разных экспериментальных участках (рис. 3) свидетельствует о генетической детерминированности биосинтеза фотосинтетических пигментов [50–52], а также объясняет отмеченную нами стабилизацию отношения $\text{Хл } (a+b)/\text{Кар}$ (8–10) в контрастных условиях внешней среды. Сходство накопления зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое в 2021 г., в отличие от 2022 г., может быть обусловлено оттоком пластических веществ, необходимых для биосинтеза пигментов в период активного роста молодой хвои,

из хвои 2-го года жизни в хвою 1-го года жизни в засушливых условиях вегетационного периода 2021 г. по сравнению с вегетационным периодом 2022 г., отличавшегося более благоприятными гидротермическими условиями. Более низкие в целом значения параметров пигментной системы молодой и зрелой хвои в 2021 г. по сравнению с 2022 г. хорошо согласуются с известными данными о депрессивном влиянии аридных условий на биосинтез пигментов [8–10].

Вместе с тем отмеченные за двухлетний период более высокие значения показателя $\text{Хл } a/\text{Хл } b$ в хвое деревьев, произрастающих на бедных техногенных грунтах (ПП 1 и ПП 2) по сравнению с более плодородными грунтами (ПП 3 и ПП 4), могут свидетельствовать об адаптивных реакциях пигментного комплекса растений на неблагоприятные условия среды, в частности низкую обеспеченность почв азотом [8]. Компенсация лимитирующего биогенного элемента реализуется, вероятно, посредством увеличения доли $\text{Хл } a$ в общем количестве зеленых пигментов (рис. 3) и, напротив, снижения доли дополнительного пигмента $\text{Хл } b$ в условиях недостатка азота. Так, в засушливый период 2021 г. на более обеспеченных азотом экспериментальных участках (ПП 3 и ПП 4) соотношение $\text{Хл } a/\text{Хл } b$ для молодой и зрелой хвои в среднем составило 78:22, тогда как на бедных пост-техногенных участках (ПП 1 и ПП 2) – 83:17. Схожая динамика соотношения $\text{Хл } a/\text{Хл } b$ в хвое *P. sylvestris* в разных фитоценотических условиях отмечена и для вегетационного периода 2022 г.: 83:17 (ПП 3 и ПП 4) и 86:14 (ПП 1 и ПП 2).

С другой стороны, отмеченная динамика показателя $\text{Хл } a/\text{Хл } b$ может отражать различия в условиях освещенности крон деревьев [13, 14, 31], обусловленные разной полнотой и, соответственно, сомкнутостью полога древостоев на разных экспериментальных участках. Так, несмотря на то, что все экспериментальные участки находятся в одном климатическом районе с одинаковым уровнем солнечной радиации, поступающей к земной поверхности при малооблачной погоде в полуденные часы, древостои на ПП 1 и ПП 2 с низкой сомкнутостью крон (0.3–0.4) имеют большее световое довольствие по сравнению с ПП 3 и ПП 4 с сомкнутостью 1.0–1.1. В этом случае высокие значения отношения $\text{Хл } a/\text{Хл } b$ в хвое *P. sylvestris* на ПП 1 и ПП 2, очевидно, отражают адаптивные изменения пигментного комплекса к условиям более высокой освещенности, способствующие увеличению эффективности использования световой энергии и фотосинтетического потенциала [53, 54].

Более высокие значения ССК и содержания Хл *b* в хвое *P. sylvestris* на удобренном посттехногенном участке ПП 3 и в естественных условиях ПП 4 относительно рекультивируемых участков ПП 1 и ПП 2 также могут свидетельствовать об адаптации фотосинтетического аппарата исследуемых растений к разным световым условиям. В отличие от Хл *a*, входящего в состав коровых комплексов фотосистем (ФС I и ФС II), Хл *b* локализован в ССК фотосистем (ССК I и ССК II) и в малой антенне ФС II, и в первую очередь необходим в условиях недостатка света [10, 54, 55] или в условиях высокого варьирования освещенности под пологом леса. При этом снижение в целом невысокой доли хлорофиллов в ССК в более благоприятный по гидротермическим условиям вегетационный период 2022 г. по сравнению с 2021 г. можно объяснить тем, что содержание Хл *b* было невысоким в оба года исследования, и его рост в 2022 г. был менее заметным, в то время как содержание Хл *a* увеличилось в 1.5–1.9 раза на всех экспериментальных участках. Напротив, отмеченное увеличение доли хлорофиллов в ССК молодой и зрелой хвои в жарких засушливых условиях вегетационного периода 2021 г. относительно 2022 г. может быть обусловлено адаптивным механизмом компенсации снижения общего количества зеленых пигментов, направленным на поддержку работы ФС II в стрессовых условиях [8, 53, 54].

Важно отметить, что содержание пигментов зависит от оводненности тканей растения. При недостаточной влагообеспеченности происходит ингибирование биосинтеза хлорофилла и его распад [8, 15–17]. Критический порог потери влаги связывают с величиной Ψ , индуцирующей потерю гидравлической проводимости ксилемы ствола хвойных [56] и лиственных видов древесных растений [57] на 50 и 80% соответственно. Ранее при изучении физиологической нормы реакции фотосинтетического аппарата хвои сеянцев *P. sylvestris* в условиях индуцированного водного дефицита показано снижение на 10–15% содержания зеленых пигментов и, напротив, увеличение содержания каротиноидов на 25–40%, по сравнению с контролем [58]. Рост содержания каротиноидов связывают с их фотозащитной функцией рассеивания избыточной энергии [11, 53] для поддержания нормальной фотохимической активности хлоропластов в условиях сильного водного дефицита. Напротив, избыточное накопление не связанного с белковыми комплексами хлорофилла и его предшественников, обладающих высокой фотосенсибилизирующей активностью, может привести

к фотоокислительному повреждению клеток [54, 59]. Очевидно, что уменьшение содержания зеленых пигментов в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* на всех экспериментальных участках в условиях вегетационного периода 2021 г. относительно 2022 г. обусловлено аномальной жарой и засухой. Среди возможных причин снижения количества хлорофиллов при засухе отмечают дезорганизацию пигмент-белковых комплексов тилакоидных мембран и повреждения хлоропластов избытком активных форм кислорода [8, 60–62]. Согласно нашим данным о влиянии влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена *P. sylvestris* [63, 64], отмеченный за двухлетний период диапазон величин Ψ_{max} (–0.66...–0.77 МПа) и Ψ_{min} (–1.72...–1.43 МПа) свидетельствует о высоком водном дефиците растений в условиях невысокой обеспеченности песчаной почвы влагой на всех экспериментальных участках (рис. 4). При этом уровень дневного водного дефицита был наибольшим (Ψ_{min} –1.72 МПа) в засушливый период 2021 г. по сравнению с 2022 г. (Ψ_{min} –1.43 МПа), что и вызвало более низкое содержание фотосинтетических пигментов в молодой и зрелой хвое в июле 2021 г. Следует также отметить, что ранее при нарастании дефицита воды в хвое *P. sylvestris* в периоды «атмосферных засух» до уровня –1.3...–1.5 МПа (Ψ_{min}) было отмечено снижение интенсивности фотосинтеза в дневное время в 1.5 раза по сравнению с его максимальной продуктивностью при хорошей влагообеспеченности растений [65].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование содержания азота, показателей пигментного комплекса хвои 1-го и 2-го года жизни и параметров водного обмена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в ходе посттехногенной сукцессии в условиях Южной Карелии в течение двух вегетационных сезонов позволило выявить ряд закономерностей.

Наиболее высокое содержание хлорофиллов и каротиноидов в ряду рекультивируемых экспериментальных участков отмечено в молодой и зрелой хвое деревьев на удобренном торфяным субстратом участке ПП 3. Низкое плодородие посттехногенных участков ПП 1 и ПП 2 коррелировало с минимальным содержанием азота, зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое и, напротив, максимальной долей Хл *a* в комплексе зеленых пигментов. При этом отмечено влияние локальных условий освещения, обусловленных разной полнотой иссле-

дуемых насаждений, на относительное содержание зеленых пигментов. Выявлено негативное влияние высокого водного дефицита хвои на формирование пигментного комплекса. В целом, полученные данные свидетельствуют о схожих адаптивных механизмах пигментной системы молодой и зрелой хвои *Pinus sylvestris* к изменению фитоценологических и погодных условий, и могут быть использованы для мониторинга состояния и прогноза продуктивности экосистем на нарушенных землях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН). Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Авторы выражают благодарность А. Н. Пеккоеву за помощь в проведении таксационных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge. 1535 p. <https://www.globalchange.gov/reports/ipcc-climate-change-2013-physical-science-basis>
2. Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы. 2008. М. 453 с.
3. Сумина О. И. 2013. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера России. СПб. 340 с.
4. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2021 г. 2022. Петрозаводск. 263 с. <http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/presentations/gosdoklad-rk-2021.pdf>
5. Федорец Н. Г., Соколов А. И., Крышень А. М., Медведева М. В., Костина Е. Э. 2011. Формирование лесных сообществ на техногенных землях северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск. 130 с.
6. Соколов А. И. 2016. Повышение ресурсного потенциала таежных лесов лесокультурным методом. Петрозаводск. 178 с. http://elibrary.krc.karelia.ru/303/1/povyshenie_il_2016.pdf
7. Лиханова И. А., Кузнецова Е. Г., Новаковский А. Б. 2020. Формирование растительного покрова на карьерах после проведения лесной рекультивации в средней тайге Республики Коми. — Лесоведение. 5: 424–432. <https://doi.org/10.31857/S0024114820050095>
8. Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology. 2014. Syktyvkar. 448 p. <https://ib.komisc.ru/rus/book-2014/1395-photosynthetic-pigments-chemical-structure-biological-function-and-ecology>
9. Lambers H., Oliveira R.S. 2019. Plant physiological ecology. Cham. 736 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>
10. Слемнев Н. Н., Шереметьев С. Н., Маслова Т. Г., Цоож Ш., Алтанцоож А. 2012. Разнообразие фотосинтетического аппарата растений Монголии: анализ биологических, экологических и эволюционных рядов. — Бот. журн. 97(11): 1377–1396. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18041535>
11. Маслова Т. Г., Марковская Е. Ф., Слемнев Н. Н. 2020. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор). — Журнал общей биологии. 81(4): 297–310. <https://doi.org/10.31857/S0044459620040065>
12. Valladares F., Niinemets Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. — Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 39: 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
13. Gratani L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. — Advances in botany. 2014: 208747. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
14. Poorter H., Niinemets Ü., Ntagkas N., Siebenkäs A., Mäenpää M., Matsubara S., Pons T. 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. — New Phytol. 223(3): 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>

15. Суворова Г. Г., Оскорбина М. В., Копытова Л. Д., Янькова Л. С., Попова Е. В. 2011. Сезонные изменения фотосинтетической активности и зеленых пигментов у сосны обыкновенной и ели сибирской в оптимуме и экстремальных условиях увлажнения. — Сибирский экологический журнал. 18(6): 851–859. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17110126>
16. Major J. E., Mosseler A. 2021. Chlorophyll pigment and needle macronutrient responses and interactions to soil moisture and atmospheric CO₂ treatments of eight pine and spruce species. — Trees. 35(6): 2069–2085. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02173-0>
17. Ghazghazi H., Riahi L., Yangui I., Messaoud C., Rzigui T., Nasr Z. 2022. Effect of drought stress on physio-biochemical traits and secondary metabolites production in the woody species *Pinus halepensis* Mill. at a juvenile development stage. — J. Sustain. For. 41(9): 878–894. <https://doi.org/10.1080/10549811.2022.2048263>
18. Тужилкина В. В. 2012. Пигментный комплекс хвой сосны в лесах Европейского Северо-Востока. — Лесоведение. 4: 16–23. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17929380>
19. Тужилкина В. В. 2017. Фотосинтетические пигменты хвой ели сибирской в среднетаежных лесах европейского Северо-Востока России. — Сиб. лесн. журн. 1: 65–73. <https://doi.org/10.15372/SJFS20170107>
20. Судаchkova Н. Е., Милютинa И. Л., Романова Л. И. 2012. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск. 178 с.
21. Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф., Софронова Г. И., Габукова В. В., Макаревский М. Ф. 1985. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л. 156 с.
22. Загирова С. В. 1999. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург. 108 с.
23. Плюснина С. Н., Тужилкина В. В. 2021. Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подростa *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. — Бот. журн. 106(11): 1072–1084. <https://doi.org/10.31857/S0006813621110077>
24. Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф. 1980. Азотный обмен у сосны на Севере. Л. 166 с.
25. Судаchkova Н. Е., Гирс Г. И., Прокушкин С. Г. 1990. Физиология сосны обыкновенной. Новосибирск. 248 с.
26. Helmisaari H. S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentrations of *Pinus sylvestris* needles. — Silva Fennica. 26(3): 145–153. <https://doi.org/10.14214/sf.a15643>
27. Бобкова К. С., Загирова С. В. 1999. Некоторые аспекты структурно-функциональной организации сосновой хвой разного возраста. — Лесоведение. 4: 58–63.
28. Придача В. Б., Сазонова Т. А. 2004. Возрастные изменения содержания и соотношения азота, фосфора и калия в органах *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (Pinaceae). — Бот. журн. 89(9): 1486–1496. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17076074>
29. Придача В. Б., Сазонова Т. А. 2013. Макроэлементный состав *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в зависимости от этапа онтогенеза дерева и жизненного состояния ветвей. — Раст. ресурсы. 3: 319–330. <https://elibrary.ru/item.asp?id=19139456>
30. Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. 1977. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л. 304 с.
31. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. 1993. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М. 256 с.
32. Чернoбровкина Н. П. 2001. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб. 175 с.
33. Суворова Г. Г. 2009. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск. 194 с.

34. Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. 2011. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск. 210 с.
35. Kattge J., Bönnisch G., Díaz S., et al. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. — Glob Change Biol. 26(1): 119–188.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
36. Цандекова О. Л., Неворова О. А. 2015. Анализ содержания эфирных масел и пигментов в хвое *Pinus sylvestris* L. в условиях породного отвала угольного разреза. — Изв. Самарского НЦ РАН. 17(4): 226–231. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_4_226_231.pdf
37. Лукина Н. В., Чукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А., Учаев А. П., Борисова Г. Г. 2022. Морфофизиологические особенности *Pinus sylvestris* L. в искусственных насаждениях на дражном отвале после золотодобычи. — Лесохозяйственная информация. 3: 145–157.
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2022.3.13>
38. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. 1986. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л. 192 с.
39. Farjon A., Filer D. 2013. An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. Brill. 512 p.
<https://doi.org/10.1163/9789004211810>
40. Рысин Л. П. 2015. Биогеоценология лесов сосны обыкновенной. М. 303 с.
41. Kuznetsova T., Mandre M., Klõseiko J., Pärn H. 2010. A comparison of the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in a reclaimed oil shale post-mining area and in a Calluna site in Estonia. — Environ. Monit. Assess. 166: 257–65.
<https://doi.org/10.1007/s10661-009-0999-1>
42. Beś A., Warmiński K., Adomas B. 2019. Long-term responses of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to the contamination of light soils with diesel oil. — Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 26(11): 10587–10608.
<https://doi.org/10.1007/s11356-019-04328-6>
43. Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. 2007. Updated world map of Köppen-Geiger climate classification. — Hydrol. Earth Syst. Sci. 11(5): 1633–1644.
<https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
44. Назарова Л. Е. 2021. Климатические условия на территории Карелии. — В кн.: Современные исследования водоемов Севера. Петрозаводск. С. 7–16. https://www.cnsnb.ru/Vexhib/vex_news/2022/vex_220305/04059743.pdf
45. Костина Е. Э., Ахметова Г. В., Пеккоев А. Н., Харитонов В. А., Крышень А. М. 2022. Формирование растительного покрова при лесной рекультивации песчано-гравийного карьера в Республике Карелия. — Раст. ресурсы. 3: 290–310. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49420236>
46. Pridacha V. B., Akhmetova G. V., Semin D. E. 2024. Effect of forest reclamation on carbon stocks and respiration of soils of natural and technogenic ecosystems of southern Karelia. — Eurasian Soil Sci. 57(2): 301–312.
<https://doi.org/10.1134/S106422932360286X>
47. Lichtenthaler H. 1987. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. — Methods in Enzymol. 148: 350–382.
48. Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. 2003. Большой практикум по фотосинтезу. М. 256 с.
49. Махонина Г. И. 2003. Экологические аспекты почвообразования техногенных экосистем Урала. Екатеринбург. 356 с.
50. Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К. 2013. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале. — Физиология растений. 60(6): 856–864.
<https://doi.org/10.7868/S0015330313050072>
51. Дымова О. В., Головки Т. К. 2018. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России. — Физиология растений. 65(3): 294–300.

<https://doi.org/10.1134/S0015330319030035>

52. Бендер О. Г., Горошкевич С. Н. 2020. Газообмен и содержание фотосинтетических пигментов у широтных экотипов кедра сибирского в опыте *ex situ*. — Сиб. лес. журн. 5: 28–36.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20200503>
53. Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernández-Marín B., Hernández A., García-Plazaola J. I. 2015. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach. — *New Phytol.* 206(1): 268–280.
<https://doi.org/10.1111/nph.13186>
54. Simkin A. J., Kapoor L., Doss C. G. P., Hofmann T. A., Lawson T., Ramamoorthy S. 2022. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. — *Photosynth. Res.* 152(1): 23–42.
<https://doi.org/10.1007/s11120-021-00892-6>
55. Тютерева Е. В., Дмитриева В. А., Войцеховская О. В. 2017. Хлорофилл *b* как источник сигналов, регулирующих развитие и продуктивность растений (обзор). — *Сельскохозяйственная биология.* 52(5): 843–855.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.843rus>
56. Brodribb T. J., Cochard H. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. — *Plant Physiol.* 149(1): 575–584.
<https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
57. Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. — *Tree Physiol.* 33(7): 672–683.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030>
58. Воронин П. Ю., Рахманкулова З. Ф., Тарнопольская Е. Е., Кузнецов В. В. 2018. Закрывание устьиц хвои сосны в условиях водного дефицита определяется снижением водного потенциала апопласта мезофилла подустьичной полости. — *Физиология растений.* 65(4): 294–300.
<https://doi.org/10.7868/S001533031804005X>
59. Дымова О. В., Головки Т. К. 2018. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность. — *Изв. Уфимского НЦ РАН.* 3(4): 5–16.
<https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16>
60. Khorobrykh S., Havurinne V., Mattila H., Tyystjärvi E. 2020. Oxygen and ROS in photosynthesis. — *Plants.* 9(1): 91.
<https://doi.org/10.3390/plants9010091>
61. Song Y., Feng L., Alyafei M. A. M., Jaleel A., Ren M. 2021. Function of chloroplasts in plant stress responses. — *Int. J. Mol. Sci.* 22(24): 13464.
<https://doi.org/10.3390/ijms222413464>
62. Li M., Kim C. 2022. Chloroplast ROS and stress signaling. — *Plant Commun.* 3(1): 100264.
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100264>
63. Сазонова Т. А., Придача В. Б. 2015. Влияние влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена сосны обыкновенной в Южной Карелии. — *Лесоведение.* 6: 470–477. <https://elibrary.ru/item.asp?id=25067432>
64. Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. 2019. Соппротивление движению влаги в проводящей системе сосны обыкновенной. — *Лесоведение.* 6: 556–566.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060081>
65. Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. 2017. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения. — *Лесоведение.* 4: 311–318.
<https://doi.org/10.7868/S0024114817040076>

Abiotic Impacts on Nitrogen Content, Pigment Complex and Water Exchange Parameters of *Pinus Sylvestris* (Pinaceae) Needles on Post-Industrial Lands

© 2024. V. B. Pridacha¹, *, N. V. Tumanik¹, D. E. Semin¹

¹Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: pridacha@krc.karelia

Abstract. The paper presents the results of studies on the traits of the pigment complex and nitrogen content in current-year and 1-year-old needles and parameters of water metabolism in 30-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees planted on post-industrial land in a sand-gravel quarry and growing naturally in a mid-boreal lingonberry pine forest (Republic of Karelia). The post-industrial site was remediated by planting 1-year-old *P. sylvestris* seedlings in plots with: 1) sandy–gravelly mineral soil (sample plots SP 1 and SP 2) and 2) peat-enriched soil (SP 3). Surveys were carried out during two growing seasons with contrasting conditions: 2021 (hot and dry) and 2022 (warm and rainy). The influence of phytocenotic conditions and climatic factors on the studied traits was revealed. Among the remediated plots, the content of chlorophylls and carotenoids in needles was the highest in the fertilized plot SP 3. The low fertility of the post-industrial plots SP 1 and SP 2 compared to the natural lingonberry pine forest conditions (SP 4) predetermines the lowest content of nitrogen, green and yellow pigments in young and mature needles, and, on the contrary, the highest proportion of Chl *a* for the Chl *a*/Chl *b* ratio. The higher Chl *a*/Chl *b* ratio in the needles of trees in low-density stands in SP 1 and SP 2 compared to high-density stands of SP 3 and SP 4 reflects the rearrangement of the pigment complex in response to the local light conditions. The negative effect of high water deficit in needles on pigment complex formation under the hot and dry conditions of the growing season 2021 is shown. The results indicate the pigment system of young and mature needles of *P. sylvestris* employ similar adaptive mechanisms under changing environmental conditions, which can be used to monitor the state and predict the productivity of ecosystems on disturbed lands.

Keywords: *Pinus sylvestris*, chlorophylls, carotenoids, nitrogen, water potential, drought, forest reclamation, southern Karelia

ACKNOWLEDGMENTS

This work was funded within a framework of state assignment of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS). This study was carried out using equipment of the Core Facility of the Karelian Research Centre RAS. The authors are grateful to A.N. Pekkoiev for assistance in assessing the taxation characteristics of the pine stands.

REFERENCES

1. IPCC Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working group I to the Fifth assessment report of the Intergovernmental panel on climate change. 2013. Cambridge. 1535 p. <https://www.globalchange.gov/reports/ipcc-climate-change-2013-physical-science-basis>
2. [Monitoring of Russian forests biodiversity: methodology and methods]. 2008. Moscow. 453 p. (In Russian)
3. Sumina O.I. 2013. [Formation of vegetation in technogenic habitats of the Russian Far North]. St. Petersburg. 340 p. (In Russian)
4. [State report on the state of the environment of the Republic of Karelia in 2021]. 2022. Petrozavodsk. 263 p. <http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/presentations/gosdoklad-rk-2021.pdf> (In Russian)
5. Fedorets N.G., Sokolov A.I., Kryshen' A.M., Medvedeva M.V., Kostina E.E. 2011. [Formation of forest communities on technogenic lands in the north-west of the taiga zone of Russia]. Petrozavodsk. 130 p. (In Russian)
6. Sokolov A.I. 2016. [Increasing the resource potential of taiga forests by silvicultural method]. Petrozavodsk. 178 p. http://elibrary.krc.karelia.ru/303/1/povyshenie_il_2016.pdf (In Russian)
7. Likhanova I.A., Kuznetsova Ye.G., Novakovskiy A.B. 2020. Vegetative cover forming in quarries after forest recultivation being performed in middle taiga subzone of the north-east of the European Russia. — Russ. J. Forest Sci. 5: 424–432. <https://doi.org/10.31857/S0024114820050095> (In Russian)
8. Photosynthetic pigments — chemical structure, biological function and ecology. 2014. Syktyvkar. 448 p. <https://ib.komisc.ru/rus/book-2014/1395-photosynthetic-pigments-chemical-structure-biological-function-and-ecology>

9. Lambers H., Oliveira R.S. 2019. Plant physiological ecology. Cham. 736 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>
10. Slemnev N.N., Sheremetyev S.N., Maslova T.G., Tsoozh Sh., Altantsoozh A. 2012. Diversity of photosynthetic apparatus in plants of Mongolia: analysis of biological, ecological and evolutionary series. — *Botanicheskii Zhurnal*. 97(11): 1377–1396. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18041535> (In Russian)
11. Maslova T.G., Markovskaya E.F., Slemnev N.N. 2021. Functions of carotenoids in leaves of higher plants (review). — *Biol. Bull. Rev.* 11(5): 476–487.
<https://doi.org/10.1134/S2079086421050078>
12. Valladares F., Niinemets Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. — *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 237–257.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
13. Gratani L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. — *Advances in botany*. 2014: 208747.
<https://doi.org/10.1155/2014/208747>
14. Poorter H., Niinemets Ü., Ntagkas N., Siebenkäs A., Mäenpää M., Matsubara S., Pons T. 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. — *New Phytol.* 223(3): 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>
15. Suvorova G.G., Oskorbina M.V., Kopytova L.D., Yan'kova L.S., Popova E.V. 2011. Seasonal changes in photosynthetic activity and chlorophylls in the Scots pine and Siberian spruce with optimal or insufficient moistening. — *Contemp. Probl. Ecol.* 4(6): 626–633. <https://doi.org/10.1134/S1995425511060105>
16. Major J.E., Mosseler A. 2021. Chlorophyll pigment and needle macronutrient responses and interactions to soil moisture and atmospheric CO₂ treatments of eight pine and spruce species. — *Trees*. 35(6): 2069–2085.
<https://doi.org/10.1007/s00468-021-02173-0>
17. Ghazghazi H., Riahi L., Yangui I., Messaoud C., Rzigui T., Nasr Z. 2022. Effect of drought stress on physio-biochemical traits and secondary metabolites production in the woody species *Pinus halepensis* Mill. at a juvenile development stage. — *J. Sustain. For.* 41(9): 878–894.
<https://doi.org/10.1080/10549811.2022.2048263>
18. Tuzhilkina V.V. 2012. Pigment complex of pine in phytocenoses of the European North-East. — *Russ. J. Forest Sci.* 4: 16–23. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17929380> (In Russian)
19. Tuzhilkina V.V. 2017. Photosynthetic pigments of the Siberian spruce needles in the middle taiga forests of the European North-East Russia. — *Sib. J. Forest Sci.* 1: 65–73.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20170107> (In Russian)
20. Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I. 2012. Biochemical adaptation of conifers to stressful conditions of Siberia. Novosibirsk. 178 p. (In Russian)
21. Novitskaya Yu.E., Chikina P.F., Sofronova G.I., Gabukova V.V., Makarevsky M.F. 1985. [Physiological and biochemical bases of growth and adaptation of pine in the North]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
22. Zagirova S.V. 1999. [Structure of assimilation apparatus and CO₂-gas exchange in conifers]. Ekaterinburg. 108 p. (In Russian)
23. Plyusnina S.N., Tuzhilkina V.V. 2021. Structural and functional characteristics of the photosynthetic apparatus of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) regrowth in the middle taiga subzone of the European North-East. — *Botanicheskii Zhurnal*. 106(11): 1072–1084.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110077> (In Russian)
24. Novitskaya Yu.E., Chikina P.F. 1980. [Nitrogen metabolism in pine in the North]. Leningrad. 166 p. (In Russian)
25. Sudachkova N.E., Girs G.I., Prokushkin S.G. 1990. [Physiology of Scots pine]. Novosibirsk. 248 p. (In Russian)
26. Helmisaari H.S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentrations of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica*. 26(3): 145–153.
<https://doi.org/10.14214/sf.a15643>
27. Bobkova K.S., Zagirova S.V. 1999. [Some aspects of structural and functional organization in pine needles of different ages]. — *Rus. J. For. Sci.* 4: 58–63. (In Russian)
28. Pridacha V.B., Sazonova T.A. 2004. Age changes and ratio of nitrogen, phosphorus and potassium contents in the organs of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (Pinaceae). — *Botanicheskii Zhurnal*. 89(9): 1486–1496. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17076074> (In Russian)

29. Pridacha V.B., Sazonova T.A. 2013. Macroelement composition in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in relation to ontogenesis stage and vitality of branches. — Rastitelnye resursy. 49(3): 319–330. <https://elibrary.ru/item.asp?id=19139456> (In Russian)
30. Kazimirov N.I., Volkov A.D., Zyabchenko S.S., Ivanchikov A.A., Morozova R.M. 1977. [Metabolism and energy exchange in the pine forests of the European North]. Leningrad. 304 p. (In Russian)
31. Tselniker Yu.L., Malkina I.S., Kovalev A.G., Chmora S.N., Mamaev V.V., Molchanov A.G. 1993. [The growth and CO₂ exchange in forest trees]. Moscow. 256 p. (In Russian)
32. Chernobrovkina N.P. 2001. [Ecophysiological characteristics of nitrogen utilization by Scots pine]. St. Petersburg. 175 p. (In Russian)
33. Suvorova G.G. 2009. [Photosynthesis of coniferous trees in Siberia]. Novosibirsk. 194 p. (In Russian)
34. Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B. 2011. [Eco-physiological characteristics of Scots pine]. Petrozavodsk. 207 p. (In Russian)
35. Kattge J., Bönnisch G., Díaz S., et al. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. — Glob Change Biol. 26(1): 119–188.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
36. Tsandekova O.L., Neverova O.A. 2015. Analysis of the content of essential oils and pigments in the needles of *Pinus sylvestris* L. in the conditions of a coal dump. — Izvestia RAS SamSC. 17(4): 226–231. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_4_226_231.pdf (In Russian)
37. Lukina N., Chukina N., Filimonova E., Glazyrina M., Uchaev A., Borisova G. 2022. Morphophysiological features of *Pinus sylvestris* L. in artificial plants on dredge dump after gold mining. — Forestry information. 3: 145–157.
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2022.3.13> (In Russian)
38. Kozubov G.M., Muratova E.N. 1986. [Modern gymnosperms (morphological-systematic review and karyology)]. Leningrad. 192 p. (In Russian)
39. Farjon A., Filer D. 2013. An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. Brill. 512 p.
<https://doi.org/10.1163/9789004211810>
40. Rysin L.P. 2015. [Scots pine forest biogeocenology]. Moscow. 303 p. (In Russian)
41. Kuznetsova T., Mandre M., Klöseiko J., Pärn H. 2010. A comparison of the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in a reclaimed oil shale post-mining area and in a *Calluna* site in Estonia. — Environ. Monit. Assess. 166: 257–65.
<https://doi.org/10.1007/s10661-009-0999-1>
42. Beś A., Warmański K., Adomas B. 2019. Long-term responses of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to the contamination of light soils with diesel oil. — Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 26(11): 10587–10608.
<https://doi.org/10.1007/s11356-019-04328-6>
43. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. — Hydrol. Earth Syst. Sci. 11(5): 1633–1644.
<https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
44. Nazarova L.E. 2021. Climatic conditions in the Republic of Karelia. — Modern research of northern water bodies. Petrozavodsk. P. 7–16. https://www.cnsnb.ru/Vexhib/vex_news/2022/vex_220305/04059743.pdf (In Russian)
45. Kostina E.E., Akhmetova G.V., Pekkoiev A.N., Kharitonov V.A., Kryshen A.M. 2022. Development of vegetation cover of the forest restoration sites (case study of a sand and gravel pit in Karelia). — Rastitelnye resursy. 3: 290–310. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49420236> (In Russian)
46. Pridacha V.B., Akhmetova G.V., Semin D.E. 2024. Effect of forest reclamation on carbon stocks and respiration of soils of natural and technogenic ecosystems of southern Karelia. — Eurasian Soil Sci. 57(2): 301–312.
<https://doi.org/10.1134/S106422932360286X>
47. Lichtenthaler H. 1987. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. — Methods in Enzymol. 148: 350–382.
48. Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. 2003. [Extended practical course on photosynthesis]. Moscow. 256 p. (In Russian)
49. Makhonina G.I. 2003. [Ecological aspects of soil formation in technogenic ecosystems of the Urals]. Ekaterinburg. 356 p. (In Russian)
50. Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K. 2013. Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South Ural. — Russ. J. Plant Physiol. 60(6): 812–820.

- <https://doi.org/10.1134/S1021443713050075>
51. *Dymova O.V., Golovko T.K.* 2019. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia. — *Russ. J. Plant Physiol.* 66(3): 384–392.
<https://doi.org/10.1134/S1021443719030038>
52. *Bender O.G., Goroshkevich S.N.* 2020. Gas exchange and photosynthetic pigment content in latitudinal ecotypes of the Siberian stone pine *ex situ*. — *Sib. J. Forest Sci.* 5: 28–36.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20200503> (In Russian)
53. *Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernández-Marín B., Hernández A., García-Plazaola J.I.* 2015. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach. — *New Phytol.* 206(1): 268–280.
<https://doi.org/10.1111/nph.13186>
54. *Simkin A.J., Kapoor L., Doss C.G.P., Hofmann T.A., Lawson T., Ramamoorthy S.* 2022. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. — *Photosynth. Res.* 152(1): 23–42.
<https://doi.org/10.1007/s11120-021-00892-6>
55. *Tyutereva E.V., Dmitrieva V.A., Voitsekhovskaja O.V.* 2017. Chlorophyll *b* as a source of signals steering plant development (review). — *Agricultural Biology.* 52(5): 843–855.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.843eng>
56. *Brodrigg T.J., Cochard H.* 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. — *Plant Physiol.* 149(1): 575–584.
<https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
57. *Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S.* 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. — *Tree Physiol.* 33(7): 672–683.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030>
58. *Voronin P.Y., Rakhmankulova Z.F., Tarnopolskaya E.E., Kuznetsov V.I.* 2018. Closure of stomata in water-stressed pine needles results from the decreased water potential of the mesophyll apoplast in the substomatal cavity. — *Russ. J. Plant Physiol.* 65(4): 518–523.
<https://doi.org/10.1134/S1021443718030081>
59. *Dymova O.V., Golovko T.K.* 2018. Photosynthetic pigments: functioning, ecology, biological activity. — *Izvestia RAS Ufa SC.* 3(4): 5–16.
<https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16> (In Russian)
60. *Khorobrykh S., Havurinne V., Mattila H., Tyystjärvi E.* 2020. Oxygen and ROS in photosynthesis. — *Plants.* 9(1): 91.
<https://doi.org/10.3390/plants9010091>
61. *Song Y., Feng L., Alyafei M.A.M., Jaleel A., Ren M.* 2021. Function of chloroplasts in plant stress responses. — *Int. J. Mol. Sci.* 22(24): 13464.
<https://doi.org/10.3390/ijms222413464>
62. *Li M., Kim C.* 2022. Chloroplast ROS and stress signaling. — *Plant Commun.* 3(1): 100264.
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100264>
63. *Sazonova T.A., Pridacha V.B.* 2015. The effect of moisture availability of sandy soils on water exchange of Scots pine in Southern Karelia. — *Russ. J. Forest Sci.* 6: 470–477. <https://elibrary.ru/item.asp?id=25067432> (In Russian)
64. *Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B.* 2019. Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine. — *Russ. J. Forest Sci.* 6: 556–566.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060081> (In Russian)
65. *Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B.* 2017. The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening. — *Russ. J. Forest Sci.* 4: 311–318.
<https://doi.org/10.7868/S0024114817040076> (In Russian)

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 582.632 (470.23)

ВЕКОВЫЕ ДУБЫ (*QUERCUS ROBUR*) НА СЕВЕРНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БЛИЗ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

© 2024 г. Г. А. Фирсов¹ *, В. Т. Ярмишко¹, А. Г. Хмарик¹

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

*e-mail: gennady_firsov@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2024 г.

После доработки 27.04.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

В окрестностях Санкт-Петербурга, на северном побережье Финского залива, еще сохраняются очень старые и крупные деревья дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Здесь они произрастают у северных границ своего естественного ареала среди других древесных видов. Среди многих обследованных дубов один, расположенный возле поселка Лисий Нос, выделялся своей мощью и красотой. Высота этого экземпляра составляла 25.0 м, диаметр ствола — 166 см, а могучая раскидистая крона достигала в диаметре 25 м. Визуальная оценка надземных органов этого дуба (ствол, крона, корневые лапы) позволила предположить, что он находится в естественном состоянии, его возраст оценивается примерно в 450 лет. Можно предположить, что при основании Санкт-Петербурга это было уже довольно крупное дерево в возрасте более ста лет. Исследования нами дендрохронологических рядов за 1827–2023 гг. выявили достаточно высокую вариабельность ширины годовичных колец с нарушением цикличности и с общей тенденцией постепенного снижения интенсивности радиального прироста. Прямо или косвенно на состояние деревьев в прибрежной зоне влияют наводнения, близость грунтовых вод и другие экологические факторы. Очень важно сохранить для следующих поколений людей такие старейшие, исторические и памятные деревья, как дуб черешчатый.

Ключевые слова: пригородные леса, дуб черешчатый, дендроиндикация, прирост, Санкт-Петербург

DOI: 10.31857/S0033994624030057, **EDN:** PTWCGB

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) — символ могущества и долголетия древесных растений на Северо-Западе России. Он с древнейших времен внушал людям уважение и восхищение своим мощным стволом, величественной кроной и крепкими корнями. Существует несколько любопытных фактов о дубе. Так, на парижской выставке в 1900 году демонстрировался дубовый кряж, выпиленный из 485-летнего дуба высотой 31 м и диаметром 169 см. Этот дуб был срублен на территории современного Шумерлинского лесхоза в Чувашии. А в 1861 г. в Ядринском уезде Казанской губернии был срублен дуб «в 50 футов длины» (т.е. 15 м в высоту) и «48 вершков в верхнем отрубе» (диаметром 213 см). Возраст этого дерева оценивали в 500 лет, и оно было

совершенно свежим, здоровым и все еще продолжало рост по диаметру.

Лесоустроительные материалы и проведенные полевые геоботанические исследования пригородных лесов Санкт-Петербурга позволили установить, что наиболее старыми и могучими деревьями в указанном районе являются деревья дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Дуб произрастает здесь у северной границы своего естественного ареала, преимущественно в местах выхода известняков, а также интенсивно культивируется в Санкт-Петербурге и его пригородах [1]. Парк Дубки Сестрорецкие обязан своим появлением императору Петру I, который 20 сентября 1714 г., возвращаясь по Финскому заливу после Гангутской победы,

остановился на отдых в дубовой роще на глубоко уходящем в море мысу, вблизи устья тогда судоходной реки Сестры. Он был впечатлен могучими дубами, которые произрастали здесь среди других древесных пород в естественных условиях. И вскоре, после переноса столицы в Санкт-Петербург, с 1719 г. на северном побережье Финского залива появились царская усадьба Петра Первого — Дубки [2, 3]. После смерти Петра Первого в 1725 г. усадьба «Дубки» перестала существовать как царская резиденция и пришла в упадок. Основная часть деревьев дуба черешчатого, естественного происхождения и посаженных человеком, в этой усадьбе погибла. Лишь небольшое их число сохранилось до настоящего времени. По годичным кольцам одного из спиленных дубов в парке «Дубки» было установлено, что его возраст датируется, начиная с 1669 г. и составляет около 450 лет [3]. А отдельные деревья, судя по визуально наблюдаемым внешним признакам, явно старше.

Дубовые рощи и отдельные деревья дуба встречаются во многих местах на северном побережье Финского залива, и большинство из них не могли быть искусственного происхождения. Не случайно в местной топонимике часто встречаются названия, производные от слова дуб (реки, мысы, гряды и т.д.). К настоящему времени в парке «Дубки», который с 1975 г. является государственным памятником культуры, сохранилось несколько десятков вековых дубов. Многие из них являются почти ровесниками Санкт-Петербурга. Однако на северном побережье Финского залива встречаются в настоящее время отдельные деревья этого вида, которые гораздо старше. Многие дубы не доживают до возможного предельного возраста.

В прибрежном лесу на участке от поселка Ольгино до Сестрорецка можно найти упавшие, в разной степени разложившиеся стволы исполинских дубов и отдельные пни. В парке «Дубки» усыхание дубов началось еще в XIX веке. В настоящее время дереворазрушающие и фитопатогенные грибы получили массовое распространение. Особенно страдают старые деревья в местах с повышенной антропогенной нагрузкой, а также в более сырых местах. Прямо или косвенно на деревья в прибрежной зоне влияют наводнения, близость грунтовых вод и глобальные изменения окружающей среды. В последние десятилетия ко многим факторам, воздействующим на вековые деревья, добавились изменения климата. В условиях клима-

тических изменений и усиления антропогенного воздействия старовозрастные деревья становятся гораздо более уязвимыми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования были подобраны старовозрастные деревья дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), произрастающие в лесных сообществах на северном побережье Финского залива. Дуб — одна из важнейших лесообразующих пород в Европейской части России, в Восточной и Западной Европе. В северной части ареала растет по долинам рек, южнее выходит на водоразделы и образует смешанные леса с сосной. Кора дуба вначале гладкая, оливково-бурая, позже серая, с возрастом растрескивающаяся, глубоко трещиноватая. Почка овальные или полушаровидные, верхушечная почка превышает по размеру боковые. Листья до 15 см длиной, обратнойцевидные, на конце с тупой конечной лопастью, по бокам с 6—8 тупыми лопастями, наиболее крупными в середине листа. Цветет одновременно с распусканием листьев. Желуди до 3.5 см длиной, с шипиком на вершине, по 1—3 шт. на плодоножке. Плюска блюдцевидная или неглубоко чашевидная, с почти плоскими чешуйками. Весьма долговечен даже в городе, доживает до 300—500 лет и более. Иногда страдает от поздних весенних заморозков. В суровые зимы дает морозобоины — продольные разрывы коры и древесины ствола [4].

Дуб — символ могущества и долголетия. Растет медленно примерно до 80 лет, причем интенсивнее в высоту, а позднее — по диаметру. Обычно образует глубокую стержневую корневую систему. Дает обильную поросль от пня. Светолюбив. Плодоносить начинает с 15—60 лет, на открытых местах раньше, чем в лесу. Размножается желудями. Существует около 600 видов дуба в умеренном, субтропическом и тропическом поясах Северного полушария. В России — 20 (по другим данным — 11) дикорастущих видов в Европейской части, на Дальнем Востоке и на Кавказе; в культуре выращивается 43 вида дуба.

Полевые научно-исследовательские работы по выявлению старейших деревьев дуба в пригородных лесах Санкт-Петербурга проводились, начиная с 2005 г. традиционным маршрутным методом. Морфометрические параметры обнаруженных старовозрастных деревьев дуба (по внешним характеристикам стволов, крон и наличия встре-

чающихся сухих ветвей в кроне и др.) устанавливались с использованием лазерного высотомера Nikon Forestry Pro и высотомера Suunto PM-5. Диаметр ствола определялся мерной вилкой, окружность ствола — мерной лентой. При этом проводилась фотофиксация деревьев с помощью цифровой камеры Casio EX-ZR100. Оценка обмерзания побегов проводилась по шкале П. И. Лапина [5]. Для определения возраста деревьев и оценки радиального прироста ствола, как интегрального показателя состояния модельных особей, использовались керны, отобранные буровом Пресслера с диаметром 5.15 мм. После обработки данные измерений кернов снимались при помощи универсального цифрового измерителя (модель NSXW) с точностью до 0.01 мм, фотоаппарата Canon 650D с выводом изображения на монитор в режиме реального времени.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 1995 г. группой экспертов под руководством В. В. Украинцевой [6] были проведены исследования растительности усадьбы Петра Первого «Ближние Дубки». По фрагменту древесины старого усыхающего дуба, достигшего 440 см в окружности ствола или 140 см в диаметре, получена радиоуглеродная датировка 570 ± 54 календарных лет. Согласно расчетам, выполненным с использованием специальной компьютерной программы, достоверные годы рождения этого дуба 1326–1434 гг. Следовательно, когда в 1723–1725 гг. в Ближних Дубках планировали создание усадьбы, это было уже могучее дерево- патриарх диких лесов этих мест.

Спустя десять лет, в октябре 2005 г., была проведена очередная инвентаризация лесов в указанном районе с целью обнаружения этого дуба. Однако наши работы не принесли ожидаемого результата. Дерево к тому времени, видимо, уже погибло, не были обнаружены и следы его произрастания. Тем не менее, позже наши поиски увенчались успехом. С помощью местной жительницы Ирины Медалинской было найдено другое дерево дуба черешчатого, еще более крупное, и по внешним признакам более старое. Оно произрастало в таких же условиях, как и не найденное дерево, в естественном прибрежном лесу, на поляне недалеко от берега Финского залива, на небольшом возвышении. Дерево по измерениям 2005 г. достигало 22.5 м в высоту и 158 см в диаметре ствола на высоте

груды, имело могучую крону, проекция которой составляла 22 x 25 м. Дуб был в хорошем состоянии, плодоносил, и под его кроной находились сеянцы разного возраста.

Семь лет спустя, 22 октября 2012 г., были приняты повторные обследования и измерения параметров этого дуба. В результате были получены следующие данные: высота дерева достигала 23.0 м, диаметр ствола на высоте 1.3 м — 160 см, максимальная проекция кроны 26.5 м². Дерево по-прежнему было в хорошем состоянии, без заметных повреждений и усохших крупных ветвей, плодоносило, и под его кроной имелись сеянцы дуба разного возраста (несколько из них были пересажены в питомник Ботанического сада Петра Великого). При этом было отмечено, что условия произрастания дуба заметно ухудшились из-за некоторого переувлажнения почвы (почти вся нижняя часть ствола была замшелой).

В ноябре 2023 г. (начало фенологической зимы 2023/2024 года) была проведена очередная инвентаризация лесной растительности и сохранившиеся дубов. Результаты обмеров уже известного дерева следующие: высота — 25.0 м, окружность ствола — 521 см, что соответствует диаметру 166 см. Были отобраны керны для оценки и уточнения возраста и интенсивности радиального прироста древесины дуба. Результаты измерения радиального прироста древесины модельного дерева дуба за период 1827 г. по 2023 г. приводятся в таблице 1.

Анализ дендрохронологического ряда модельного дуба за 1827–2023 гг. (197 лет) позволил установить (см. табл.), что ширина годовичных колец колеблется в пределах от 0.75 мм (1970 г.) до 3.96 мм (2013 г.) с сохранением цикличности и общей тенденцией постепенного снижения интенсивности радиального прироста. Верхние экстремумы радиального прироста соответствовали 1832, 1850, 1867, 1877, 1886, 1897, 1910, 1926, 1994 и 2013 гг., а нижние — 1833, 1845, 1854, 1875, 1915, 1921, 1952, 1970, 2000, 2020 гг. Радиальный прирост древесины является одним из наиболее информативных показателей, способных продемонстрировать влияние различных факторов на рост древесного растения на протяжении всей его жизни [7]. В большинстве исследований [8, 9] с увеличением уровня загрязнения отмечается достоверное снижение радиального прироста, которое сопровождается увеличением амплитуды его колебаний, а также нарушением цикличности.

Таблица 1. Ширина годичных колец (мм) модельного дерева дуба черешчатого (*Quercus robur*), произрастающего на северном побережье Финского залива

Table 1. Width of annual rings (mm) of the model English oak tree (*Quercus robur*), growing on the northern coast of the Gulf of Finland

Десятилетия/ годы Decades/ years	2023– 2014	2013– 2004	2003– 1994	1993– 1984	1983– 1974	1973– 1964	1963– 1954	1953– 1944	1943– 1934	1933– 1924
1	1.08	3.96	1.95	2.67	1.80	1.33	0.91	1.32	1.84	2.27
2	1.39	1.10	1.64	1.57	2.05	1.44	1.11	0.86	1.91	1.95
3	1.00	3.00	1.27	1.91	1.59	1.27	1.72	1.3	2.02	2.88
4	1.04	1.84	0.91	2.11	2.15	0.75	1.08	0.96	1.81	2.46
5	1.01	1.57	1.63	1.83	1.30	0.92	1.51	0.96	1.47	2.10
6	0.88	1.68	1.84	2.07	1.91	1.25	1.30	1.68	1.61	2.63
7	2.25	1.57	2.19	1.83	1.22	1.28	1.49	2.05	1.80	3.24
8	1.46	1.23	1.85	2.28	1.50	1.13	1.34	1.35	1.89	3.32
9	1.15	1.71	1.80	1.94	1.61	0.79	0.88	1.82	2.45	2.23
10	1.61	2.35	2.89	1.86	1.77	1.15	1.24	2.11	2.31	2.53
Десятилетия/ годы Decades/ years	1923– 1914	1913– 1904	1903– 1894	1893– 1884	1883– 1874	1873– 1864	1863– 1854	1853– 1844	1843– 1834	1833– 1827
1	1.77	1.85	2.17	2.19	2.06	1.42	2.06	2.87	1.62	1.18
2	1.49	2.41	2.91	1.96	1.72	1.32	1.55	2.96	1.25	2.93
3	1.39	2.29	2.89	2.44	1.90	1.97	1.65	1.70	2.39	1.34
4	2.33	2.92	2.16	1.88	2.20	1.91	2.16	3.63	2.28	2.42
5	2.24	1.99	1.64	1.96	1.74	2.08	2.24	гниль rot	1.32	1.30
6	2.07	2.24	1.93	2.05	1.66	2.22	2.42		1.47	1.85
7	1.66	1.62	2.82	2.44	2.43	3.21	2.76	1.32	2.42	2.45
8	1.52	1.98	1.98	2.33	1.83	2.21	1.68	1.56	1.93	—
9	1.22	2.39	1.96	2.30	1.16	2.10	1.67	1.03	1.85	—
10	2.05	2.39	2.33	2.50	1.18	2.09	1.44	1.60	1.63	—

Подобные результаты были получены не только на локальном уровне, но и на всем Евразийском пространстве [8]. Анализ радиального прироста исследуемого дуба (см. табл. 1) свидетельствует о том, что в последние годы увеличиваются амплитуды его колебаний и нарушается их цикличность. Связываем мы эти изменения с ухудшением состояния окружающей среды и условий произрастания.

При анализе роста дуба по диаметру использовался лучший керн, взятый с южной стороны дерева, на 30° к западу от линии север–юг. Количество определенных годичных колец насчитывало 197 шт., длина керна — 362.94 мм, что составляло 46% радиуса ствола. Средняя ширина годичного кольца на этом отрезке достигала 1.85 мм. Таким образом, примерный возраст дуба по этим данным достигал 430–450 лет.

Поскольку в нашем образце отсутствует серия колец, составляющая 54% радиуса ствола, и достижения высокой точности датировки не требовалось, было принято решение воспользоваться

одной из простейших формул Пресслера [10], где вычисления отсутствующей серии годичных колец опираются на среднюю ширину годичного кольца:

$$Ax = (R - L) / Mx + A_2,$$

где R — радиус ствола за вычетом ширины коры; L — длина полученного образца керна; Mx — средняя ширина годичного прироста на полученном образце керна; A_2 — возраст, необходимый для достижения деревом высоты отбора керна (находится в прямой зависимости от видовой принадлежности и географического пункта, где произрастает исследуемое дерево). Эту величину мы приняли равной 5-ти годам, ориентируясь на высоту особей самосева данного экземпляра дуба.

$$R = (1660 - 40 \cdot 2) / 2 = 427.06 \text{ мм}$$

$$L = 362.94 \text{ мм}$$

$$Mx = 362.94 / 197 = 1.85 \text{ мм}$$

$$Ax = 427.06 / 1.85 + 5 = 236$$

Таким образом, суммарный возраст исследуемого дерева дуба может достигать 438 ± 10 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) относится к наиболее долгоживущим видам деревьев в дендрофлоре Санкт-Петербурга. С ним соперничает по продолжительности жизни только сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). По толщине ствола дуб несомненный чемпион среди всех деревьев местной флоры и интродуцентов. На северном побережье Финского залива в пределах городской черты Санкт-Петербурга произрастают отдельные деревья дуба черешчатого, которые гораздо старше самого города и искусственных посадок этого вида на его территории.

Дуб черешчатый, который недавно был признан памятником природы, достигает в высоту 25.0 м, по диаметру ствола — 166 см. Обследование лесов в окрестностях поселка Лисий Нос позволяет предположить, что этот дуб, как и многие другие, имеет естественное происхождение. Его возраст, оцененный на основе анализа кернов древесины, составил около 450 лет, а начало его жизни относится, соответственно, к 1565–1570 гг. При основании Санкт-Петербурга это было уже крупное дерево в возрасте более ста лет. Исследование дендрохронологического ряда за 1827–2023 гг. (197 лет) показало, что ширина годовичных колец колеблется в пределах от 0.75 мм (1970 г.) до 3.96 мм (2013 г.) с общей тенденцией постепенного снижения радиального прироста.

В последние десятилетия состояние деревьев дуба черешчатого в Санкт-Петербурге ухудшается, что стало особенно заметно с начала 2000-х гг. [11]. Назывались различные причины ухудшения их состояния, в основном абиотического характера — обморожение, вымокание, воздействие неблагоприятных высоких или низких температур, загрязнение воздуха, возрастание антропогенной нагрузки и т.д. [12]. Так, например, отмечалось, что в Ботаническом саду Петра Великого «В последние десятилетия XX в. дубы в парке начали усиленно выпадать, возможно, из-за изменения гидрологического режима почвы. В середине 60-х гг. XX в. в коллекции был представлен 191 экземпляр преимущественно крупных старых деревьев. Только за период с 1980 по 1994 г. было убрано засохших, погибших после наводнений, а также ставших деревьями угрозы 25 экземпляров старых деревьев» [13, с. 182]. С потеплением климата Санкт-Петербурга и его пригородных лесов [14] листья этого вида стали заметно повреждаться мучнистой росой [3]. Место произрастания дерева дуба черешчатого в Лисьем Носу за период от наших первых наблюдений в 2005 г. до настоящего времени стало более влажным. Возможно, это

произошло из-за увеличения количества осадков в Санкт-Петербурге в последние годы [15], а также из-за перекрытия Финского залива дамбой.

Исследователи состояния древесной растительности в Санкт-Петербурге и его пригородных лесах часто задаются вопросом: стоит ли так детально обследовать и охранять деревья, особенно вековые и даже многовековые? С нашей точки зрения, оснований для защиты и охраны таких деревьев существует несколько:

- вековые деревья являются памятниками истории, культуры, живыми свидетелями прошлого;
- вековые деревья — это своеобразные научные лаборатории под открытым небом, где ученые могут исследовать такие вопросы, как долговечность древесных пород, реакции на изменение экологических условий, изменение структуры древесины в зависимости от возраста и многие другие фундаментальные вопросы;
- вековые деревья являются уникальными объектами комплексных научных исследований как аборигенных, так и интродуцированных видов, их адаптационной способности и устойчивости в современных условиях;
- вековые деревья являются отличными банками элитных семян;
- вековые деревья — это уникальные «многоэтажные дома» для различных видов растений, мхов, лишайников, грибов, птиц и насекомых;
- вековые деревья имеют большую эстетическую и символическую ценность, вызывают у людей чувство вдохновения, восхищения и радости.

Проблема сохранения вековых насаждений в нашем городе не нова и сейчас особенно актуальна. Вековые деревья исторических садов, парков и пригородных лесов подходят к естественной границе продолжительности жизни. На их жизнеспособность влияют неблагоприятные изменения окружающей среды, в том числе антропогенная нагрузка, резко возросшая в последние 50 лет, а также то, что многие виды древесных растений произрастают здесь на границе естественного ареала, не говоря уже об интродуцентах.

В Санкт-Петербурге, где накоплены самые длительные в России ряды непрерывных метеорологических и фенологических наблюдений, климатические изменения достоверно проявляются в участвовавших аномально теплых зимах и зимах с продолжительными оттепелями, в изменении соотношения между длительностью сезонов года, в увеличении временного интервала между аномально суровыми зимами, в повышении средней минимальной температуры

воздуха зимой и возрастании среднегодовой температуры [14]. С конца 1990-х гг. здесь появилась голландская болезнь вязов, а в начале XXI века — новые виды фитофторы на дубах [11, 16]. Необходимость постоянного и тщательного мониторинга состояния деревьев и распространения болезней и вредителей, возрастает. Все более важной становится разработка мер борьбы и профилактики распространения возможных источников инфекции. Необходимо уделять больше внимания старым и историческим деревьям, составляющим культурное, историческое и научное наследие России. В условиях из-

менений климата и усиления антропогенного воздействия они становятся более уязвимыми.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме «История создания, состояние, потенциал развития живых коллекций растений Ботанического сада Петра Великого БИН РАН». Регистрационный номер 124020100075-2.

Авторы приносят благодарность местной жительнице Ирине Медалинской за помощь в поиске старовозрастных деревьев дуба черешчатого в пригородных лесах Санкт-Петербурга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Цвелёв Н. Н. 2000. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 781 с.
2. Малышева Н. В., Николаев П. М., Рейман А. Л., Нешиатаев В. Ю. 1995. История создания и современное состояние сестрорецкого парка «Дубки» (на основе лихеноиндикации, фитопатологического и фитоценотического анализа). — Вестник СПбГУ, Сер. 3. Вып. 2 (№ 10): 46–51.
3. Фирсов Г. А., Бялт В. В., Хмарик А. Г. 2020. Деревья и кустарники парка «Дубки» (Санкт-Петербург, Россия). Москва. 96 с. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Trees_and_shrubs_of_Dubki_Park_2020.pdf
4. Фирсов Г. А., Ярмишко В. Т. 2023. Деревья и кустарники Ботанического сада Петра Великого. Том 1. Голосеменные растения. СПб. 206 с. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Trees_and_shrubs_of_Peter_the_Great_Botanical_Garden_1.pdf
5. Лапин П. И. 1967. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции. — Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР. 65: 13–18. https://www.gbsad.ru/doc/biulleten_gbs_1967_065.pdf
6. Украинцева В. В., Рейман А. Л., Арсланов Х. А., Культин Н. Б., Левина И. Д. 2001. Геоботаническое изучение усадьбы Петра I «Ближние Дубки» (1723–1737 гг.). — Известия АН. Серия Географическая, № 2: 96–102.
7. Румянцев Д. Е. 2010. История и методология лесоводственной дендрохронологии. М. 109 с.
8. Усольцев Д. В., Воробейчик Е. Л., Бергман И. Е., Уразова А. Ф. 2012. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: Исследования системы связей и закономерностей. Екатеринбург. 366 с. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/458>
9. Аминева К. З., Уразгильдин Р. В., Кулагин А. Ю. 2014. Прирост стволовой древесины дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения. — Биосфера. 6(4): 388–399. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v6i4.184>
10. Дервиен А. Ф. 1875. Двадцать пять формул Пресслера для вычисления древесного прироста и лесной приростный бурав. СПб. 92 с.
11. Веденяпина Е. Г., Волчанская А. В., Лаврентьев Н. В., Фирсов Г. А. 2015. Состояние дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Ботаническом саду БИН РАН. — Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 25(2): 43–50. <https://journals.udsu.ru/biology/article/view/2883>
12. Фирсов Г. А., Ярмишко В. Т., Хмарик А. Г. 2022. Вековые деревья Ботанического сада Петра Великого. Москва. 216 с. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Centuries-old_trees_of_Botanical_Garden_of_Peter_the_Great_2022.pdf
13. Связева О. А. 2005. Деревья, кустарники и лианы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова (К истории введения в культуру). СПб. 384 с.

14. Фирсов Г. А., Волчанская А. В. 2021. Древесные растения в условиях климатических изменений в Санкт-Петербурге. М. 128 с. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Woody_plants_in_climate_change_conditions_in_SpB.pdf
15. Фирсов Г. А., Волчанская А. В. 2012. Метеорологические условия 2009-2011 годов и древесные экзоты Санкт-Петербурга. — Научное обозрение. 3: 41–48.
16. Веденяпина Е. Г., Фирсов Г. А., Волчанская А. В., Воробьев Н. И. 2014. Почвообитающие виды рода *Phytophthora* в Ботаническом саду БИН РАН. II. Результаты двухлетнего мониторинга. — Микология и фитопатология. 48(5): 322–332. <https://elibrary.ru/item.asp?id=22307866>
17. Фирсов Г. А., Веденяпина Е. Г., Волчанская А. В. 2014. Почвообитающие фитопторы и древесные растения в Санкт-Петербурге: новые угрозы третьего тысячелетия. — *Hortus Botanicus*. 9: 18–35. <https://doi.org/10.15393/j4.art.2014.2101>

Old-Growth Oaks (*Quercus Robur*) on the Northern Coast of the Gulf of Finland Near St. Petersburg

© 2024. G. A. Firsov*, V. T. Yarmishko, A. G. Khmarik

V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*e-mail: gennady_firsov@mail.ru

Abstract. Near St. Petersburg, on the northern coast of the Gulf of Finland, very old and large oak trees (*Quercus robur* L.) are still growing in the forest at the northern limit of their natural range. Among the many oaks surveyed, one that grows near the town of Lisy Nos, stands out for its might and beauty. It is 25.0 m high, with a trunk of 166 cm in diameter, and mighty spreading crown reaching a diameter of 25 m. A visual assessment of the aboveground organs of a woody plant (trunk, crown, buttresses) suggested that this oak is in its natural state. Its age was estimated to be about 450 years. It can be assumed that when St. Petersburg was founded, it was already a fairly large tree over a hundred years old. Studies of dendrochronological series for 1827–2023 revealed a fairly high variability in the annual rings width with a disruption of cyclicity and a general tendency to gradual decrease in the intensity of radial growth. Floods, the proximity of groundwater and other environmental factors directly or indirectly affect the condition of trees in the coastal zone. It is very important to preserve for future generations such ancient, veteran and historical trees as English oak.

Keywords: suburban forests, petiolate oak, dendroindication, growth, St. Petersburg

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out as part of the research topic "The history of creation, condition, and development potential of the living plant collections of the Peter the Great Botanical Garden of the BIN RAS". Registration number 124020100075-2.

The authors are grateful to Irina Medalinskaya for her assistance in finding old large oak trees in the suburban forests of St. Petersburg.

REFERENCES

1. Tsvelev N. N. 2000. [Determinant of vascular plants of the Northwestern Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod Regions)]. St. Petersburg. 781 p. (In Russian)
2. Malysheva N. V., Nikolaev P. M., Reyman A. L., Neshataev V. Yu. 1995. [The history of foundation and the current state of the Sestroretsk Park "Dubki" (based on lichenoidication, phytopathological and phytocenotic analyses)]. — Bulletin of St. Petersburg State University. Ser. 3. 2(10): 46–51. (In Russian)
3. Firsov G. A., Byalt V. V., Khmarik A. G. 2020. [Trees and shrubs of Park Dubki (St. Petersburg, Russia)]. Moscow. 96 p. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Trees_and_shrubs_of_Dubki_Park_2020.pdf (In Russian)
4. Firsov G. A., Yarmishko V. T. 2023. Trees and shrubs of Peter the Great Botanical Garden. Volume 1. Gymnosperm plants. St. Petersburg. 206 p. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Trees_and_shrubs_of_Peter_the_Great_Botanical_Garden_1.pdf (In Russian)
5. Lapin P. I. 1967. [Seasonal rhythm of woody plants development and its importance for introduction]. — Bulletin of the Main Botanical Garden of the USSR Academy of Sciences. 65: 13–18. https://www.gbsad.ru/doc/biulleten_gbs_1967_065.pdf (In Russian)

6. *Ukrainitseva V. V., Reiman A. L., Arslanov H. A., Kultin N. B., Levina I. D.* 2001. [Geobotanical study of estate of Peter I's "Blizhniye Dubki" (1723–1737)]. — *Izvestiya RAN. Geographical Series*. 2: 96–102. (In Russian)
7. *Rumyantsev D. E.* 2010. [History and methodology of silvicultural dendrochronology]. M. 109 p. (In Russian)
8. *Usoltsev D. V., Vorobeychik E. L., Bergman I. E., Urazova A. F.* 2012. Biological productivity of Ural forests under conditions of air pollutions: an investigation of a system and regularities. Yekaterinburg. 366 p. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/458> (In Russian)
9. *Amineva K. Z., Urazgildin R. V., Kulagin A. Yu.* 2014. Radial increment of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under anthropogenic pollution. *Biosfera*. 6(4): 388–399. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v6i4.184> (In Russian)
10. *Dervien A. F.* 1875. [Twenty-five Pressler formulas for calculating tree growth and forest growth drill]. St. Petersburg. 92 p. (In Russian)
11. *Vedenyapina E. G., Volchanskaya A. V., Lavrentiev N. V., Firsov G. A.* 2015. [English oak (*Quercus robur* L.) in the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of sciences]. — *Bulletin of Udmurt University. Ser. Biology. Earth Sciences*. 25(2): 43–50. <https://journals.udsu.ru/biology/article/view/2883> (In Russian)
12. *Firsov G. A., Yarmishko V. T., Khmarik A. G.* 2022. [Century-old trees of Peter the Great Botanical Garden]. Moscow. 216 p. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Centuries-old_trees_of_Botanical_Garden_of_Peter_the_Great_2022.pdf (In Russian)
13. *Svyazeva O. A.* 2005. [Trees, shrubs and lianas of the Park of the Botanical Garden of the V.L. Komarov Botanical Institute (on the history of introduction to culture)]. St. Petersburg. 384 p. (In Russian)
14. *Firsov G. A., Volchanskaya A. V.* 2021. [Woody plants in conditions of climatic changes at St. Petersburg]. Moscow. 128 p. https://www.binran.ru/files/publications/monographs/Woody_plants_in_climate_change_conditions_in_SPb.pdf (In Russian)
15. *Firsov G. A., Volchanskaya A. V.* 2012. Meteorological conditions in 2009–2011 and arborous aliens of St. Petersburg. — *Science review: Theory and Practice*. 3: 41–48. (In Russian)
16. *Vedenyapina E. G., Firsov G. A., Volchanskaya A. V., Vorobyov N. I.* 2014. [Soil-borne Phytophthora species in the Botanical Garden of RAS. II. The results of 2-years monitoring]. — *Mycologiya i Fitopatologiya*. 48(5): 322–332. <https://elibrary.ru/item.asp?id=22307866> (In Russian)
17. *Firsov G. A., Vedenyapina E. G., Volchanskaya A. V.* 2014. [Soil-borne phytophthoras and woody plants in St. Petersburg: new threats of the third millennium]. — *Hortus Botanicus*. 9: 18–35. <https://doi.org/10.15393/j4.art.2014.2101> (In Russian).

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

УДК 581.52:582.736/739

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ *MEDICAGO FALCATA* (FABACEAE) В ЮЖНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. Н. А. Карнаухова^{1,*}, О. В. Дорогина^{1,**}

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

*e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

**e-mail: olga-dorogina@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.01.2024 г.

После доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 22.03.2024 г.

Дана оценка состояния 12 ценопопуляций ценного кормового и лекарственного растения *Medicago falcata* L. в различных местообитаниях Новосибирской области, Республики Алтай и Хакасии по комплексу организменных и популяционных признаков. В луговых местообитаниях отмечены высокие суммы баллов организменных и популяционных показателей. Пессимальное состояние, характеризующееся минимальными значениями большинства параметров вида, установлено в антропогенных местообитаниях, где вид может длительно существовать на территории за счет снижения жизнеспособности особей и толерантной стратегии.

Ключевые слова: *Medicago falcata*, ценопопуляция, популяционные параметры, организменные параметры, толерантная стратегия, Южная Сибирь

DOI: 10.31857/S0033994624030063, EDN: PTUCQS

Люцерна серповидная, л. желтая (*Medicago falcata* L.) — многолетнее поликарпическое растение из семейства Бобовые (Fabaceae) с безрозеточными моноциклическими вегетативными и генеративными побегами и развитой корневой системой. Встречаются стержнекорневые, корневищные и корнеотпрысковые формы в зависимости от условий обитания вида [1]. Этот евразийский вид растет на самых разнообразных лугах, в луговых степях, на полянах, опушках, придорожных полосах. Широко распространен во многих регионах мира с различными климатическими и почвенными условиями и повсеместно известен как долголетний, устойчивый к болезням и вредителям зимостойкий, холодоустойчивый, устойчивый к затоплению и вытаптыванию скотом вид [2]. Выживанию люцерны на участках с различными почвенно-грунтовыми условиями способствует сильно развитая корневая система с общей глубиной проникновения корней около 5 м. Люцерна способна фиксировать азот в почве, так как на ее корнях формируется до 8.76 млн шт./га клубеньков с азотфиксирующими микроорганизмами, которые

за два года накапливают до 800 кг азота на 1 га [3]. Люцерна заметно улучшает структуру и плодородие почвы и является ценным предшественником многих культур. Она используется для залужения лугов и пастбищ, склоновых земель, подверженных водной и ветровой эрозии.

Люцерна — хорошее кормовое растение, часто встречается на пастбищах, характеризуется богатым биохимическим составом и хорошо поедается домашними животными [4], антропогенная нагрузка ведет к увеличению доли угнетенных особей в ценопопуляциях [5]. Кроме того, это хороший медонос и лекарственное растение [6]. Люцерна перспективна как лекарственное растительное сырьё, имеющее антиоксидантную активность [7]. Прием препарата ингибитора трипсина, полученного из люцерны, используется в комплексной терапии ряда заболеваний [8]. Поэтому разработка методов получения линий люцерны с высокой активностью ингибиторов (в частности, ингибитора трипсина), антиоксидантной активностью и другими полезными свойствами, является актуальной [9].

M. falcata вовлекается в селекционный процесс как многолетний объект (на одном месте произрастает более 10 лет) с различными способами возобновления, наличием корневых отпрысков, высокой облиственности, мягкостебельности, белковости и высокой экологической пластичности [10]. Для расширения зоны возделывания люцерны требуется выявление и сбор образцов на северной границе ареала в европейской части и на восточной границе ареала в Сибири, где условия обитания являются экстремальными и виды адаптированы к суровым условиям существования [11].

Характеристики жизненных форм (стержнекорневой и корневищно-стержнекорневой) и онтогенетических состояний *M. falcata* приведены в работах М. С. Снаговской [12] и Н. М. Григорьевой [13]. В основу характеристик онтогенетических состояний, помимо других морфологических признаков, положено состояние каудекса. На каудексе развиваются придаточные корни разной мощности. Они, а также придаточные корни у почек в основании развивающегося побега *M. falcata* способствуют тому, что базальная часть молодого побега приобретает плагиотропный характер, полегает или углубляется в почву [14, 15]. В естественных условиях при ежегодном вегетативном возобновлении у вида может возникать несколько парциальных кустов, связанных друг с другом гипогенными корневищами. Особи, возникшие вегетативным путем, продолжают развиваться, стареть и в процессе развития последовательно проходят с определенного момента все те этапы онтогенеза, которые характерны для семенных особей [13].

Чтобы оценить состояние популяций и динамику развития особей *M. falcata*, необходимо дать характеристику основных популяционных единиц у растений и провести их анализ [16]. Поскольку максимальные оценки для организма и популяции часто не совпадают, а иногда находятся в обратной зависимости, по мнению ряда исследователей, следует различать понятия индивидуального и популяционного оптимума [17]. На сегодняшний день различные методики позволяют выявить оптимальное, критическое и пессимальное состояние ценопопуляций растений, как в естественных, так и в культурных популяциях. Мы использовали метод Л. Б. Заугольновой [18], основанный на балловой оценке организменных и популяционных параметров *M. falcata*.

Цель работы — комплексная оценка *M. falcata* по организменным и популяционным показателям и выявление особенностей адаптации сибирских природных экотипов этого вида к различным природно-климатическим факторам и к антропогенной нагрузке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение *M. falcata* проводили с 1983 по 2022 год в различных условиях произрастания в Новосибирской области, Республиках Алтай и Хакасия (табл. 1). В Горном Алтае исследовались сообщества естественных пастбищ среднегорий с различной стадией дигрессии в интервале высот от 900 до 2500 м над уровнем моря. В Новосибирской области и Республике Хакасия исследования проводили в местообитаниях *M. falcata*, расположенных на равнинных степных участках или склонах небольших сопок, на лугах и залежах.

Для оценки адаптивных свойств *M. falcata* и определения реального оптимума организма и популяций вида мы использовали метод Л. Б. Заугольновой [18], основанный на определении 5 популяционных и 5 организменных параметров в ценопопуляциях вида в широком диапазоне условий, охватывающем экологическую амплитуду вида. Организменные характеристики включают оценку роста растений, для которой использовались следующие показатели: длина листа, число побегов в кусте, их высота и фитомасса. Для оценки репродуктивной функции выбрана потенциальная семенная продуктивность (ПСП), учитывающая число генеративных побегов на особь, число соцветий, число цветков в соцветии и число семязачатков. Размерную поливариантность *M. falcata* в различных условиях произрастания изучали по средним показателям особей средневозрастного генеративного состояния, которое продолжается у этого вида примерно с 5 до 9 лет [19]. Среди популяционных параметров оценивались доли прегенеративных и генеративных растений (% от общего состава), экологическую плотность и индекс восстановления. Экологическую плотность (экз./м²) рассчитывали, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства [20]. Индекс восстановления вида, отражает интенсивность самоподдержания популяций и рассчитывается по формуле:

$$I_g = (M_j + M_{im} + M_v) / (M_g),$$

где M — численность каждой онтогенетической группы [21].

Таблица 1. Краткая характеристика местообитаний *Medicago falcata*
Table 1. Brief characteristics of the studied *Medicago falcata* habitats

№ ЦП СР No	Местонахождение, сообщество / Habitat, community	Почва, высота (Н) над уровнем моря, стадия ПД ¹ . Soil, altitude (H), stage of pasture degradation (PD ¹).	ОПП ² ТРС ² , %	ППЛ ³ РСА ² , %
1	НСО ⁴ , Чулымский р-н. Окрестности д. Зырянка, злаково-разнотравный луг. Люцерна в микропонижениях. NR ⁴ , Chulymsky district. Neighborhood of Zyryanka village, cereal and forb meadow. Alfalfa in microdepressions.	Лугово-черноземная типичная среднесуглинистая. Н = 175 м. II стадия ПД. Typical meadow-chnozem, medium-thick, medium-loamy. Н = 175 m. Stage II of PD.	90	3–5
2	НСО, Чулымский р-н., д. Базовое-Зырянка, вострещово-лабазниковая луговая степь. Пастбище. NR, Chulymsky district. Neighborhood of Bazovoe-Zyryanka village, meadow steppe. Pasture.	Лугово-черноземная типичная среднесуглинистая. Н = 175 м. II-III стадия ПД. Typical meadow-chnozem, medium-thick, medium-loamy. Н = 175 m. Stage II-III of PD.	70	3–5
3	НСО, Тогучинский р-н. Окрестности п. Семеновский. Сопка Лысая. Юго-восточный склон. Остепненный разнотравно-злаковый луг. NR, Toguchinsky district. Neighborhood of Semenovskiy village. Lysaya Hill. South-eastern slope. Steppe forb-grass meadow.	Выходы щебнистых пород. Н = 352 м. Около проселочной дороги. Outcrops of rubble. Н = 352 m. Near a country road.	60–80	3–25
4	НСО, Тогучинский р-н. Окрестности п. Семеновский. Ковыльная степь с люцерной. NR, Toguchinsky district. Neighborhood of Semenovskiy village. Feather grass steppe with alfalfa.	Лугово-черноземная среднесуглинистая. Н = 350 м. После пожара. Typical meadow-chnozem, medium-thick, medium-loamy. Н = 350 m. Steppe after the fire.	70	6–15
5	НСО, Тогучинский р-н. Окрестности п. Семеновский. Подножие склона. Луговая разнотравно-злаковая степь с доминированием люцерны в микропонижениях. NR, Toguchinsky district. Neighborhood of Semenovskiy village At the foot of the slope. Meadow forb-grass steppe with dominance of alfalfa in microdepressions.	Лугово-черноземная среднесуглинистая. Н = 350 м. Typical meadow-chnozem, medium-thick, medium-loamy. Н = 350 m.	70	15–25
6	НСО, Краснозерский р-н. Окрестности д. Мохнаты Лог (долина р. Карасук). Дерновинно-злаковая степь. NR, Krasnozersky district. Neighborhood of Mokhnaty Log village (valley of the Karasuk river). Turf-grass steppe.	Чернозем обыкновенный солонцеватый с хлоридно-сульфатным засолением. Н = 148 м. Ordinary solonchetic chernozem (chloride-sulfate salinity). Н = 148 m.	70–85	5–25

Таблица 1. Окончание

№ ЦП СР No	Местонахождение, сообщество / Habitat, community	Почва, высота (Н) над уровнем моря, стадия ПД ¹ . Soil, altitude (H), stage of pasture degradation (PD ¹).	ОПП ² TPC ² , %	ППЛ ³ PCA ² , %
7	РА ⁵ . Улаганский р-н. Урочище Мёны. Гетеропаптусово-ковыльно-бобовая луговая степь. AR ⁵ . Ulagansky district. Myona tract. Altai astra-feather-grass-legumes meadow steppe.	Горная лугово-степная черноземовидная. Н = 2200 м. II стадия ПД. Mountain chernozem-like meadow-steppe. H = 2200 m. Stage II of PD.	40–85	3–7
8	РА. Усть-Канский район. Окрестности с. Кырлык. Осоково-злаково-термо- псисовое сообщество настоящей степи. AR. Ust-Kansky district. Surroundings of Kyrlyk village. Sedge-cereals-thermopsis real steppe.	Горная сухостепная каштановидная. Н = 1095 м. III–IV стадия ПД. Mountain dry chestnut steppe. H = 1095 m. Stage III– IV of PD.	30–60	0.1–3
9	РА. Онгудайский р-н. Окрестности нефтебазы. Тысячелистниково- люцерново-злаковое сообщество настоящей степи. AR. Ongudai district. The vicinity of the oil depot. Yarrow-alfalfa-grass community of the real steppe.	Горно-лесная черноземовидная выщелоченная, карбонатная. Н = 901 м. III стадия ПД. Mountain-forest chernozem-like leached, carbonate. H = 901 m. Stage III of PD.	75	15–20
10	РА. Онгудайский р-н. Окрестности с. Каракол-1. Копеечниково-лапча- тково-ковыльное сообщество. AR. Ongudai district. Surroundings of Karakol-1 village. Tick trefoil- quincefoil-feather-grass of the real steppe.	Горно-лесная черноземовидная выщелоченная, карбонатная. Н = 911 м. III–IV стадия ПД. Mountain-forest chernozem-like leached, carbonate. H = 911 m. Stage III– IV of PD.	40–50	0.1–3
11	РА. Онгудайский р-н. Каракол-2. Копеечниково-ковыльное сообщество настоящей степи. AR. Ongudai district. Karakol-2. Tick trefoil-feather grass community of the real steppe.	Горно-лесная черноземовидная выщелоченная, карбонатная. Н = 907 м. III стадия ПД. Mountain-forest chernozem-like leached, carbonate. H = 907 m. Stage III of PD.	40–70	5–8
12	Республика Хакасия. Ширинский р-н. Окрестности д. Малый Спирин. Долина р. Карыш. Залежь. Republic of Khakassia. Shirinsky district. The outskirts of Maly Spirin village. River valley Karysh. Abandoned field.	Дерново-подзолистая. Н = 1200 м. II–III стадия ПД. Soddy-podzolic. H = 1200 m. Stage II–III of PD.	90	3

Примечание: ¹ ПД – пастбищная дигрессия; ² ОПП – общее проективное покрытие; ³ ППЛ – проективное покрытие люцерны; ⁴ НСО – Новосибирская область; ⁵ РА – Республика Алтай.

Note: ¹PD – Pasture degradation; ²TPC – total projective cover; ³PCA – projective cover of alfalfa; ⁴NR – Novosibirsk Region, ⁵RA – Republic of Altai.

В дальнейшем каждый признак оценивали с помощью балловой шкалы. Для оценки состояния диапазон каждого признака разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивали балл: минимальный балл соответствовал минимальным показателям. Положение каждой исследованной ЦП оценивали в баллах соответственно величине каждого признака.

Онтогенез и онтогенетическую структуру ЦП изучали с применением принятых в популяционной биологии растений методов и подходов, разработанных Т. А. Работновым [22], А. А. Урановым [23] и его учениками [24, 25] с учетом описания жизненных форм люцерны М. С. Снаговской [12] и Н. М. Григорьевой [19]. За счетную единицу в течение онтогенеза у стержнекорневых растений *M. falcata* принималась особь, у длиннокорневищно-стержнекорневых — парциальное образование или первичный куст. Определение онтогенетической структуры и плотности ценопопуляций проводили на 10–25 площадках размером 1.0 м², на трансектах, заложенных регулярным способом в пределах одного участка ассоциации.

Изучение морфологических особенностей *M. falcata* проводили в каждой ценопопуляции на 15–25 генеративных побегах средневозрастных особей. Показатели семенной продуктивности определены по методике И. В. Вайнагий [26, 27].

Количественные данные обработаны статистическими методами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ненарушенных местообитаниях на территории Сибири *Medicago falcata* во взрослом состоянии формирует стержнекорневую жизненную форму. Во время выпаса скота и при регулярном сенокосении наблюдается и вегетативное размножение люцерны. В антропогенных фитоценозах Республики Алтай при высокой пастбищной нагрузке повсеместно встречались выделенные Н. М. Григорьевой [19] угнетенные, своеобразные особи со слабо развитой системой придаточных корней, расположенной параллельно поверхности почвы, образование которых связано, в основном, с механическими повреждениями. Указанный автор отмечает, что антропогенные факторы также влияют на численность, фитомассу, характер семенного возобновления и возрастную структуру ЦП *M. falcata*. В различных природно-климатических условиях эти изменения могут различаться (табл. 2).

Первый показатель — фитомасса особи, характеризует средний вес надземной части средневозрастных генеративных особей или парциальных образований в каждой изученной ЦП (табл. 2). Самые высокие значения этого показателя зафиксированы в луговых и лугово-степных местообитаниях Тогучинского р-на Новосибирской обл.: в ЦП 5 (197.2 г/5 баллов) и в ЦП 3 (143.5 г/4 балла). Более низкая фитомасса особей отмечена в степной ЦП 6 с хлоридно-сульфатным засолением, после пожара (ЦП 4) и в ЦП 12 (залежь). При выпасе показатели надземной массы осо-

Таблица 2. Оценка величины организменных признаков *Medicago falcata* (показатель/балл)
Table 2. Assessment of the organismal trait values of *Medicago falcata* (indicator/score)

№ ЦП CP No	Фитомасса особи, г Phytomass, g	Высота побега, см Shoot height, cm	Длина листа, см Leaf length, cm	Число побегов Number of shoots	¹ ПСП PSP	Сумма баллов Score
1	33.5 ± 6/1	45 ± 3/3	2.7 ± 0.2/3	15 ± 2/1	133 ± 12/1	9
2	3.2 ± 0.3/1	30 ± 9/2	2.2 ± 0.3/2	7 ± 1/1	0.6 ± 0.1/1	7
3	143 ± 21/4	56 ± 2/4	2.1 ± 0.1/3	36 ± 2/3	193 ± 17/1	15
4	14.5 ± 2/1	39 ± 2/3	2.7 ± 0.1/3	28 ± 2/2	75 ± 3/1	10
5	197 ± 30/5	77 ± 3/5	3.0 ± 0.2/3	70 ± 5/5	3360 ± 114/5	23
6	17 ± 1/1	47 ± 3/3	1.9 ± 0.2/2	11 ± 1/1	49 ± 1/1	8
7	43 ± 7/2	59 ± 3/4	4.5 ± 0.4/5	19 ± 3/2	37 ± 11/1	14
8	2.0 ± 0.4/1	11 ± 1/1	1.5 ± 0.1/1	6 ± 1/1	0.3 ± 0.1/1	5
9	7 ± 1/1	36 ± 4/2	1.6 ± 0.1/1	11 ± 1/1	5.8 ± 0.7/1	6
10	1.2 ± 0.2/1	11.1 ± 0.9/1	1.3 ± 0.1/1	3.8 ± 0.4/1	0.12 ± 0.02/1	5
11	1.7 ± 0.3/1	21 ± 2/1	1.3 ± 0.1/1	3.6 ± 0.6/1	0.4 ± 0.1/1	5
12	12 ± 2/1	42.8 ± 4/3	2.8 ± 0.3/3	12.9 ± 2.5/1	89.8 ± 17.8/1	9

Примечание: ¹ПСП — потенциальная семенная продуктивность (тыс. шт. на особь).
Note: ¹PSP — potential seed production (thousand seeds per individual).

бей значительно уменьшаются: при II-ой стадии пастбищной дигрессии они еще довольно высокие — в лугово-степной ЦП 7 в урочище Мёны Республики Алтай — 42.7 г и в луговой ЦП 1 в Чулымском районе Новосибирской области — 33.5 г. Но на фоне усиления пастбищной нагрузки (III-я стадия пастбищной дигрессии) в ЦП 2 это уже 3.2 г на особь; минимальные показатели отмечены в алтайских степных ЦП 10, 11, 8 с III–IV-ой стадиями пастбищной дигрессии (от 1.2 до 2.0 г).

По высоте растений самые высокие показатели выявлены в ЦП 5, затем по убыванию — в ЦП 3, 7, 1, 12, 6. Таким образом, как и в случае с фитомассой, самые высокие показатели наблюдаются в ненарушенных местообитаниях. С увеличением антропогенного воздействия на растения высота растений уменьшалась. Минимальные показатели по высоте растений отмечались в ценопопуляциях с III–IV-ой стадией пастбищной дигрессии.

Самый большой размер листа у люцерны отмечен в наименее нарушенной алтайской ЦП 7, но в остальных местообитаниях с более сильной пастбищной нагрузкой, длина листа минимальная. Число побегов в целом больше у этого вида в Новосибирской области, особенно в ЦП 5.

Потенциальная семенная продуктивность характеризует генеративную сферу особей и зависит от числа генеративных побегов, соцветий, цветков, семян. Максимум по этому показателю отмечен в ЦП 5, он на порядок отличается от высоких показателей в ЦП 3 и 1. Это связано с тем, что в микропонижениях в луговой степи произрастают самые мощные особи с огромным числом соцветий (949 ± 130) на каждом из генеративных побегов, число которых составляло 46 ± 4 . Из-за выпаса (II стадия пастбищной дигрессии) в похожем местообитании с микропонижениями в ЦП 1 все показатели ПСП у люцерны значительно ниже, а минимальные величины наблюдаются при высокой пастбищной нагрузке в алтайских ЦП. Эта тенденция сохраняется в целом по всем организменным показателям.

Таким образом, самые высокие показатели (23 балла) по исследованным организменным признакам выявлены у *M. falcata* в ненарушенной ЦП 5, значительно более низкие — в местообитаниях с антропогенным влиянием — в ЦП 3 около дороги (15 баллов), в алтайской ЦП 7 с небольшой пастбищной нагрузкой (14 баллов), в ЦП 4 после пожара (11 баллов). Еще ниже они в сообще-

ствах, подвергающихся выпасу — ЦП 1 и ЦП 2 (9 и 7 баллов, соответственно). Высокая пастбищная нагрузка (III–IV-ая стадии ПД) в горных степях Республики Алтай приводит к резкому снижению всех организменных показателей вплоть до минимальных: 5 баллов в ЦП 8, 10, 11; 6 баллов в ЦП 9. В Новосибирской области в засолённой степи в ЦП 6 общая оценка составляет 8 баллов, в хакасской ЦП 12 на залежи — 9 баллов.

Популяционные показатели *M. falcata* в изученных местообитаниях представлены в таблице 3.

Общее проективное покрытие *M. falcata* имеет самые большие значения в Новосибирской области в ЦП 1, 3, 5 и в хакасской ЦП 12. В условиях пастбищной дигрессии в степях горного Алтая этот показатель заметно ниже и колеблется от 75 до 45%. Чего нельзя сказать о втором показателе — физической плотности: его максимальные величины отмечены в алтайских ЦП 8–11 (от 14.8 до 53.6 особей на 1 м²). В таких местообитаниях во время выпаса скота при вегетативном размножении люцерны появляется много ослабленных особей, которые имеют корневища, надземные вегетативные или генеративные побеги со слабо развитой системой придаточных корней, расположенных параллельно поверхности почвы. По мнению Н. М. Григорьевой [19], фитоценотическая роль этой группы особей состоит в том, что они некоторое время удерживают занятую видом территорию. При увеличении пастбищной нагрузки возникает большая вероятность выпадения таких особей из травостоя, при уменьшении — не исключена возможность образования вторично-стержневых корней и закрепления их в ценозе. В ненарушенных местообитаниях особи в основном стержнекорневые, но при периодическом сенокосении (ЦП 5, ЦП 7), после пожара (ЦП 4) и при небольшом выпасе (ЦП 2) отмечено появление корневищ. Участие подроста в составе ЦП при этом может быть достаточно высоким — 28% (5 баллов) в ЦП 2, но он может отсутствовать при регулярном отчуждении генеративной сферы при сенокосении и небольшом выпасе, как в ЦП 7. Вегетативное размножение при нестабильной диссеминации помогает *M. falcata* удерживаться в фитоценозе и иметь по организменным показателям, в частности, в ЦП 7, неплохие результаты, несмотря на минимальные популяционные показатели. Минимальная общая

Таблица 3. Величины популяционных показателей и индекса восстановления *Medicago falcata* (показатель/балл)
Table 3. Population indicators and recovery index of *Medicago falcata* (indicator/score)

№ ЦП No. CP	¹ ОПП, % ¹ TPC, %	Экологическая плотность, экз./м ² Ecological density, ind./m ²	Доля $j-v$ особей, % Fraction of $j-v$ individuals, %	Доля g_1-g_3 особей, % Fraction of g_1-g_3 individuals, %	2I_g	Сумма баллов Score	Всего баллов Total score
1	90/5	1.1 ± 0.2/1	14.3/2	66.7/3	0.21/1	12	21
2	70/3	6 ± 1/1	27.8/5	60.0/3	0.46/3	15	22
3	95/5	6 ± 1/1	7.5/1	72.5/4	0.10/1	12	27
4	70/3	8 ± 1/1	9.5/1	71.4/4	0.13/1	10	20
5	99/5	8 ± 2/1	21.7/4	73.9/4	0.29/2	16	39
6	73/3	2.8 ± 0.6/1	8.0/1	88.0/5	0.90/5	15	23
7	63/2	1.3 ± 0.2/1	0.0/0	100.0/5	0.00/0	8	22
8	45/1	51 ± 7/5	17.6/3	41.2/2	0.43/3	14	19
9	75/3	19.5 ± 3/2	14.1/2	53.8/3	0.26/2	12	18
10	45/1	15 ± 1.5/2	10.8/1	64.9/3	0.17/1	8	13
11	55/1	54 ± 6/5	12.7/2	20.6/1	0.62/4	13	18
12	90/5	1.6 ± 0.3/1	13.3/2	80.7/4	0.17/1	13	22

Примечание. ¹ОПП – общее проективное покрытие; 2I_g – отношение числа особей прегенеративных онтогенетических состояний ($j-v$) к числу особей генеративных онтогенетических состояний (g_1-g_3) [29].

Note. ¹TPC – total projective cover; 2I_g – the ratio of the number of individuals of pregenerative ($j-v$) to generative (g_1-g_3) ontogenetic states [29].

сумма баллов характерна также для ЦП 10 (8 баллов) в условиях высокой пастбищной нагрузки. Максимальную оценку популяционных показателей *M. falcata* получила в ЦП 5 (16 баллов), на 1 балл меньше – в ЦП 2 и ЦП 6.

Общая сумма баллов по всем параметрам достигла максимума (39 баллов) в ЦП 5, расположенной в луговой разнотравно-злаковой степи с доминированием люцерны в микропонижениях в Тогучинском р-не Новосибирской обл. (рис. 1 а). Там же, на выходах щебня в ЦП 3 общая сумма баллов составила 27 (рис. 1 б), а в ЦП 4 (после пожара) лишь 20 баллов (рис. 1 с), в остальных местообитаниях Новосибирской обл. она больше на 1–3 балла. Такая же сумма баллов (22 балла) в алтайской ЦП 7 и в хакасской ЦП 12 (рис. 1 d, e). Оценку менее 20 баллов получили ЦП 8–11 на алтайских горно-степных пастбищах, минимальная величина наблюдается при сбое в Онгудайском районе в окрестностях села Каракол-1 (ЦП 10) – 13 баллов (рис. 1 f).

Таким образом, наиболее благоприятными условиями произрастания для *M. falcata* в Южной Сибири можно считать луговые, лугово-степные местообитания с выраженным гумусовым горизонтом. Оптимум достигается в ненарушенных местообитаниях и заметно снижается при антропогенном воздействии. Значительно ниже все организменные и популяционные показатели у

особей на каменистом субстрате в горных степях, особенно при усилении пастбищной нагрузки. Пессимальное состояние в ЦП *M. falcata*, вплоть до критического, может возникать при постоянном выпасе скота, приводящем к пастбищной дигрессии III–IV-ой стадии, сбою.

Из вышесказанного следует, что внутривидовая регуляция *M. falcata* в неблагоприятных условиях произрастания и при антропогенной нагрузке осуществляется за счет снижения потребления ресурсов среды (уменьшения фитомассы и размерных показателей особей) и поддержания большего уровня численности за счет ослабленных особей вегетативного происхождения. Таким образом, для изученного вида характерна способность длительно существовать на территории за счет изменения жизненной формы на вегетативно-подвижную и максимального снижения энергии жизнедеятельности, т. е. стратегия толерантности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучено 12 ценопопуляций *Medicago falcata* L. (Fabaceae) в различных местообитаниях Новосибирской области, Республики Алтай и Хакасии и дана их оценка по комплексу организменных и популяционных показателей. Максимальная сумма баллов по 10 показателям характеризует наиболее благоприятные условия обитания для этого вида в лугово-степных местообитаниях.

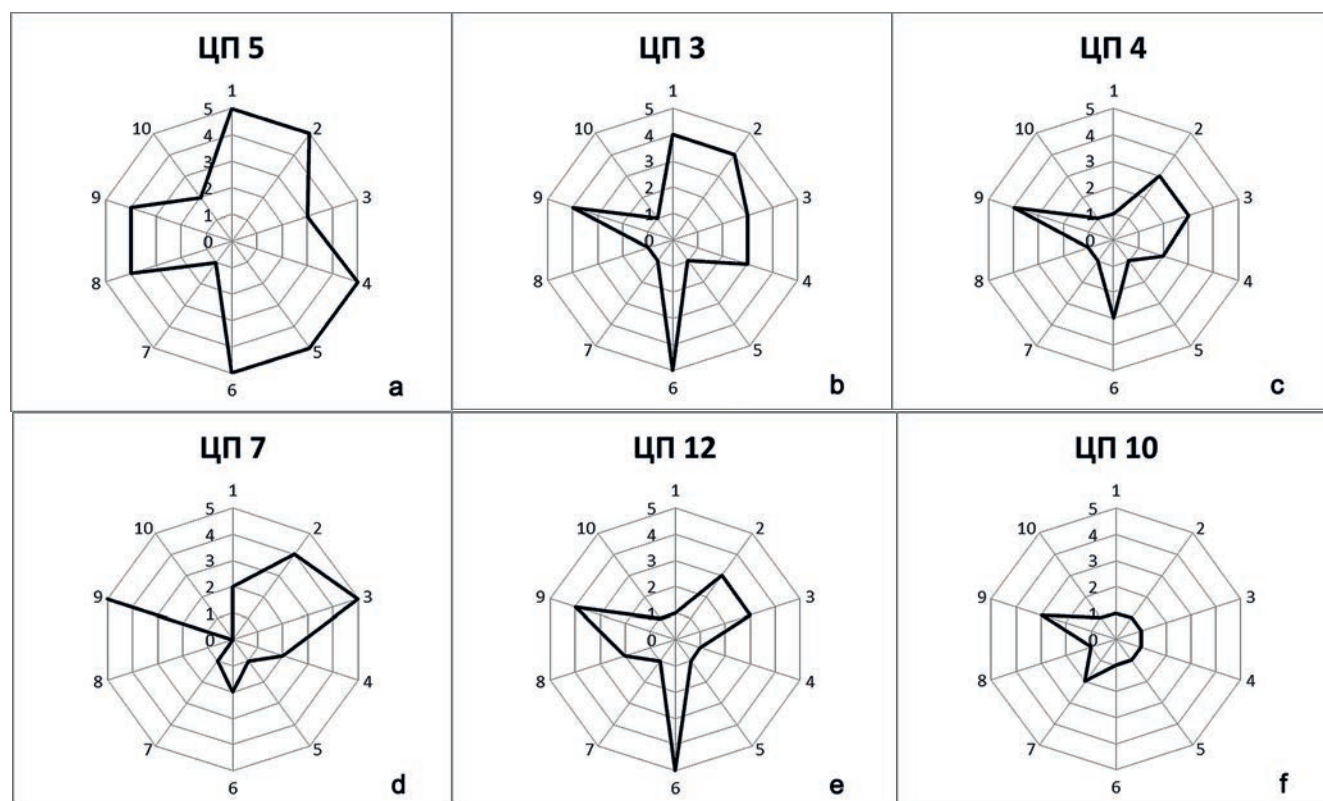


Рис. 1. Диаграммы комплексной балловой оценки ценопопуляций *Medicago falcata* № 3–12:

а – максимум (39 баллов) в лугово-степной ЦП 5; б – второе место (27 баллов) в ЦП 3 на щебнистом грунте около проселочной дороги, с – после пожара в ЦП 4 (20 баллов), д – сенокос, II стадия ПД в ЦП 7 (22 балла), е – залежь (22 балла) в ЦП 12, ф – минимум 13 баллов в ЦП 10 при III–IV стадиях ПД (сбой). Обозначения от 1 до 10 – № показателя по таблицам 2 и 3; от 0 до 5 – количество баллов по каждому показателю.

Fig. 1. Diagrams of the complex score assessment of the cenopopulations of *Medicago falcata* (ЦП) No 3–12: а – maximum (39 points) in meadow-steppe CP 5; б – second place (27 points) in CP 3 on gravelly soil near a country road, с – after a fire in CP 4 (20 points), д – haymaking, Stage II PD in CPU 7 (22 points), е – deposit (22 points) in CPU 12, ф – minimum 13 points in CP 10 at stage III–IV of PD (failure). Notation from 1 to 10 – indicator number according to Tables 2 and 3; from 0 to 5 – the number of points for each indicator.

Минимальные значения большинства параметров вида, отражающие его пессимальное состояние, характерны для степных местообитаний, подверженных выпасу. По важнейшим показателям организменного и популяционного уровня выявлены адаптационные особенности вида, определено оптимальное и пессимальное состояние его цено-

популяций в различных условиях произрастания. Стратегия вида определена как толерантная.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту AAAA-A21-121011290025-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Культисасов И. М., Григорьева Н. М.* 1978. Род Люцерна – *Medicago* L. В кн.: Биологическая флора Московской области. М. Вып. 4. С. 96–112.
2. *Люцерна серповидная.* https://meadow_herbaceous_plants.academic.ru/166/люцерна_серповидная_%28medicago_falcata_L.%29 (дата обращения 24.01.2023)
3. *Атласова Л. Г.* 2011. Состояние ценопопуляций *Medicago falcata* L. в условиях Центральной Якутии. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 13, 1(4): 770–772.
4. *Карнаухова Н. А., Сыева С. Я.* 2023. Кормовая характеристика и состояние ценопопуляций *Medicago falcata* L. в Сибири. Тимирязевский биологический журнал. 2: 6–18. <https://doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-6-18>

5. Атласова Л. Г. 2018. Жизненность и изменчивость морфологических признаков люцерны серповидной (*Medicago falcata* L.) и люцерны изменчивой (*Medicago* × *varia* L.) в условиях долины Средней Лены. — Вестник КрасГАУ. 5: 16–22.
6. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. 1987. Семейства Hydrangeaceae–Haloragaceae. Л. 326 с.
7. Швец Н. Н., Сухомлинов Ю. А., Бубенчиков Р. А. 2023. Изучение антиоксидантной активности травы люцерны серповидной (*Medicago falcata* L.). — Человек и его здоровье. 26(2): 86–92.
<https://doi.org/10.21626/vestnik/2023-2/11>. EDN: ZIZCIE.
8. Редькин П. П. 2005. Получение ингибитора трипсина из люцерны и его влияние на физиологические функции организма собак: Автореф. дис. ... кандидата биол. наук. Курск. 18 с.
9. Amaresh Chandra, Krishna Chandra Pandey. 2011. Assessment of genetic variation in lucerne (*Medicago sativa* L.) using protease inhibitor activities and RAPD markers. — J. Environ. Biol. 32(5): 559–565.
10. Абдушаева Я. М. 2022. Эколого-биологическая оценка люцерны серповидной (*Medicago sativa* L.) в естественных сообществах Новгородской области. — АгроЭкоИнженерия. 4(113): 50–57.
11. Малышева Н. Ю., Малышев Л. Л. 2020. Анализ уровня мобилизации комплекса *Medicago falcata* s.l. на территории СССР. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 181(3): 17–24.
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-17-24>
12. Снаговская М. С. 1965. Основные черты большого цикла развития и состав популяции желтой люцерны на окских лугах: Автореф. дис. ... кандидата биол. наук. М. 19 с.
13. Григорьева Н. М. 1983. Люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.). — В кн.: Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. 2. М. С. 55–61.
14. Жукова Л. А. 1986. Поливариантность онтогенеза луговых растений. — В кн.: Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. С. 104–112.
15. Михайловская И. С. 1972. Возрастные анатомо-морфологические изменения подземных органов желтой люцерны (*Medicago falcata* L.). — Бюлл. МОИП. Отд. биол., секц. бот. 77(1): 88–101.
16. Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина Л. Г. 1993. Мониторинг фитопопуляций. — Успехи современной биологии. 113(4): 410–414.
17. Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. 1993. Принципы и методы оценки состояния популяций. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 98(5): 100–106.
18. Заугольнова Л. Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 70 с.
19. Григорьева Н. М. 1975. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны (*Medicago falcata* L.): Автореф. дис. ... кандидата биол. наук. М. 24 с.
20. Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 209 с.
21. Жукова Л. А. 1987. Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 32 с.
22. Работнов Т. А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Проблемы ботаники. Вып. 1. М.; Л. С. 465–483.
23. Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биологические науки. 2: 7–34.
24. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
25. Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
26. Вайнагий И. В. 1973. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. — Раст. ресурсы. 9(2): 287–296.
27. Вайнагий И. В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59(6): 826–831.
28. Жукова Л. А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.

Assessment and Population Strategy of *Medicago Falcata* (Fabaceae) in Southern Siberia

© 2024. N. A. Karnaukhova^{1, *}, O. V. Dorogina^{1, **}

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

*e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

** e-mail: olga-dorogina@yandex.ru

Abstract. In Siberia (Novosibirsk region, Altai Republic and Khakassia), 12 coenopopulations of *Medicago falcata* L. were studied in different growing conditions. The most important indicators operating at the organismal and population levels were studied, adaptation mechanisms were identified and the strategy of the species was determined. A score is given for 5 organismal and 5 population indicators in each habitat. The maximum sum of points in meadow-steppe habitat conditions characterizes the optimal state of the species. The pessimal state is determined by the minimum values of most parameters of the species. It was found in steppe habitats subject to heavy grazing with stages III–IV of pasture digression. It has been established that in anthropogenic habitats *M. falcata* can exist on the territory for a long time due to a decrease in the vitality of individuals and a tolerant strategy.

Keywords: fodder and medicinal plants, *Medicago falcata*, cenopopulations, population and organismal parameters, scoring, tolerance strategy, Southern Siberia

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (AAAA-A21-121011290025-2) of the Central Siberian Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. Kultiasov I. M., Grigorieva N. M. 1978. [Genus *Medicago* L.]. — In: [Biological flora of the Moscow region]. Moscow. 4: 96–112. (In Russian)
2. https://meadow_herbaceous_plants.academic.ru/166/люцерна_серповидная_%28medicago_falcata_L.%29 (Accessed 24.01.2023)
3. Atlasova L. G. 2011. The state of the cenopopulations of *Medicago falcata* L. in the conditions of Central Yakutia. — News of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 13, 1(4): 770–772. (In Russian)
4. Karnaukhova N. A., Syeva S. Ya. 2023. Feed Characteristics and State of *Medicago falcata* L. Cenopopulations in Siberia. — Timiryazev Biological Journal. 2: 6–18. <https://doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-6-18> (In Russian)
5. Atlasova L. G. 2018. Vitality and variability of morphological parameters of *Medicago falcata* L. and *Medicago × varia* L. under conditions of the Middle Lena River valley. — Bulletin of KSAU. Krasnoyarsk. 5: 16–22. (In Russian)
6. [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Family Hydrangeaceae–Haloragaceae]. 1987. Leningrad. 326 p. (In Russian)
7. Shvets N. N., Sukhomlinov Yu. A., Bubenchikov R. A. 2023. Study of the antioxidant activity of the herb alfalfa sickle (*Medicago falcata* L.). — Humans and their health. 26(2): 86–92. <https://doi.org/10.21626/vestnik/2023-2/11>. EDN: ZIZCIE. (In Russian)
8. Redkin P. P. 2005. [Obtaining a trypsin inhibitor from alfalfa and its effect on the physiological functions of the dog's body. Abstr. ... Dis. Candidate (Biology) Sci.]. Kursk. 18 p. (In Russian)
9. Amaresh Chandra, Krishna Chandra Pandey. 2011. Assessment of genetic variation in lucerne (*Medicago sativa* L.) using protease inhibitor activities and RAPD markers. — J. Environ. Biol. 32(5): 559–65.
10. Abdushaeva Ya. M. 2022. Ecological and biological assessment of sickle alfalfa (*Medicago falcata* L.) in natural communities of the Novgorod Region. — AgroEkoInzheneriya. 4(113): 50–57. <https://doi.org/10.24412/2713-2641-2022-4113-50-57> (In Russian)
11. Malysheva N. Yu., Malyshev L. L. 2020. An analysis of the *Medicago falcata* s.l. alfalfas collected in the ex-USSR territories for the fullness of their coverage. — Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 181(3): 17–24. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-17-24> (In Russian)
12. Snagovskaya M. S. 1965. [Main features of the large development cycle and population composition of yellow alfalfa in Oka meadows. Abstr. ... Dis. Candidate (Biology) Sci.]. Moscow. 19 p. (In Russian)

13. Grigorieva N. M. 1983. [Sickle alfalfa (*Medicago falcata* L.)]. — In: [Diagnoses and keys of age conditions of meadow plants. Part 2.]. Moscow. P. 55–61. (In Russian)
14. Zhukova L. A. 1986. [Polyvariance of meadow plants ontogenesis]. — In: [Life forms in ecology and systematics of plants]. Moscow. P. 104–112. (In Russian)
15. Mikhajlovskaya I. S. 1972. Ontogenetic anatomo–morphological changes in the underground organs of *Medicago falcata* L. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 77(1): 88–101. (In Russian)
16. Zaugolnova L. B., Smirnova O. V., Komarov A. S., Khanina L. G. 1993. Monitoring of phytopopulations. — Advances in Current Biology. 113(4): 410–414. (In Russian)
17. Zaugolnova L. B., Denisova L. V., Nikitina S. V. 1993. Principles and methods for assessing the status of populations. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 98(5): 100–106. (In Russian)
18. Zaugolnova L. B. 1994. [The structure of populations of seed plants and problems of their monitoring: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 70 p. (In Russian)
19. Grigorieva N. M. 1975. [Age and spatial structure of the cenopopulations of yellow alfalfa (*Medicago falcata* L.): Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Moscow. 24 p. (In Russian)
20. Odum Y. 1986. Ecology. Moscow. T. 2. 209 p. (In Russian)
21. Zhukova L. A. 1987. [Dynamics of cenopopulations of meadow plants.: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Novosibirsk. 32 p. (In Russian)
22. Rabotnov T. A. 1950. [Issues of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology]. — In: [Problems of botany: Vol. 1]. Moscow, Leningrad. P. 465–483. (In Russian)
23. Uranov A. A. 1975. Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes. — Biol. Sciences. 2: 7–34. (In Russian)
24. [Cenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 215 p. (In Russian)
25. [Cenopopulations of plants (essays on population biology)]. 1988. Moscow. 184 p. (In Russian)
26. Vainagij I. V. 1973. Methodology for statistical processing of material on seed productivity using the example of *Potentilla aurea* L. — Rastitelnye resursy. 9(2): 287–296. (In Russian)
27. Vainagij I. V. 1974. On the methodology for studying seed productivity of plants. — Botanical Journal. 59(6): 826–831.
28. Zhukova L. A. 1995. [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russian)

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 582.71: 577.132

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА И АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ *SPIRAEA HUMILIS* (ROSACEAE) В УСЛОВИЯХ *IN VITRO*

© 2024 г. В. А. Костикова¹, А. А. Петрук¹, Т. Н. Веклич², Н. В. Петрова^{3,*}¹Центральный сибирский ботанический сад
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия²Амурский филиал Ботанического сада-института
Дальневосточного отделения РАН, Благовещенск, Россия³Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: NPetrova@binran.ru

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 31.05.2024 г.

Принята к публикации 19.06.2024 г.

Исследованы общее содержание фенольных соединений, в том числе катехинов, флавонолов, фенолкарбоновых кислот, и антиоксидантная активность водно-этанольных экстрактов надземных органов спиреи низкой (*Spiraea humilis* Rojark.) в двух дальневосточных популяциях. Установлено, что из всех исследованных соединений максимальным содержанием отличаются фенолкарбоновые кислоты, обнаруженные в экстрактах листьев и соцветий растений из ценопопуляции окр. с. Селихино Хабаровского края (7.3 и 6.6 мг%/г соответственно) и ценопопуляции из окр. г. Комсомольск-на-Амуре Хабаровского края (8.7 и 7.5 мг%/г соответственно). Стебли растений обеих ценопопуляций по содержанию исследуемых соединений уступали листьям и соцветиям. Проведенные исследования показали, что антиоксидантная активность водно-этанольных экстрактов листьев и стеблей *S. humilis* значительно ниже, чем соцветий. По результатам корреляционного анализа было установлено, что антиоксидантная активность достоверно положительно связана с общим содержанием фенольных соединений, главным образом флавонолов и катехинов в органах спиреи. Минимальное влияние на нейтрализацию свободных радикалов 1,1-дифенил-2-пикрилгидразила (DPPH) оказывали фенолкарбоновые кислоты. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии в водно-этанольных экстрактах надземных органов *S. humilis* идентифицировано 15 фенольных соединений с высокой биологической активностью. Установлены различия в профилях фенольных соединений растений их двух дальневосточных ценопопуляций. Из идентифицированных фенольных соединений максимальный вклад в антиоксидантную активность экстрактов вносили флавонолы кверцитрин, рутин и кверцетин. Предварительная оценка растительного сырья показала, что *S. humilis* накапливает достаточное количество биологически активных веществ в надземных вегетативных и генеративных органах и может быть рекомендована как перспективный источник антиоксидантов и других биологически активных веществ.

Ключевые слова: *Spiraea humilis*, фенольные соединения, антиоксиданты, ВЭЖХ, Дальний Восток России

DOI: 10.31857/S0033994624030073, EDN: PTSEIQ

Во всех типах живых организмов постоянно протекают реакции одноэлектронного восстановления, что приводит к образованию промежуточных продуктов восстановления молекулы кислорода. Все они носят название — активные формы кислорода (АФК). Известно, что окислительный стресс может служить причиной развития хронических заболеваний (диабет, ожирение и дисфункция адипоцитов, сердечно-сосудистые

заболевания), нейродегенеративных заболеваний и различных видов рака [1]. Поэтому актуальным является создание лекарственных препаратов, направленных на защиту организма от хронических заболеваний, связанных с активными формами кислорода. Стоит обратить особое внимание на биологически активные вещества, содержащиеся в природных источниках, таких как дикорастущие растения. Они обладают антиоксидантной

и противовоспалительной активностью, бактериостатическим, бактерицидным эффектами, способностью повышать устойчивость организма к генотоксикантам [2, 3].

Создание препаратов на основе лекарственных растений невозможно без исследований компонентного состава и фармакологических свойств биологически активных веществ растений. Так, несколькими независимыми группами исследователей продолжают поиски биологически активных компонентов с выраженным антиоксидантным действием у видов рода спирея (*Spiraea* L., Rosaceae) и осуществляется изучение их химического компонентного состава. Спирею иволистную (*Spiraea salicifolia* L.) применяют в российской, монгольской и тибетской народной медицине [4–7]. Кроме того, благодаря достаточным сырьевым ресурсам и широкой распространенности, *S. salicifolia* привлекла к себе внимание научного сообщества. Так В. М. Минович с коллегами [8] разработан способ получения сухого экстракта побегов *S. salicifolia*, проявляющего выраженную противовоспалительную, диуретическую и антиоксидантную активность. Экстракт сухой спиреи иволистной в дозе 100 мг/кг оказывал противовоспалительное действие, о чем свидетельствовали уменьшение степени альтерации тканей и повышение интенсивности процессов регенерации в очаге воспаления. Площадь повреждения тканей на 9 и 29 день уменьшалась на 15 и 20%, соответственно. Экстракт сухой спиреи иволистной оказывал антиэкссудативное действие, снижая отек лап животных на 36.5% по сравнению с его уровнем в контрольной группе [8]. Родственный *S. salicifolia* вид спирея низкая (*S. humilis* Rojark.) малоизучена. В большинстве статей с ключевым словом *Spiraea* данный вид упоминается, но данные о содержании биологически активных веществ (БАВ) в органах растений этого вида приводятся редко.

S. humilis — кустарник высотой от 0.2 м до 0.5 м. Молодые побеги, оси соцветия и гипантий густо опушены ржавойлочными волосками. Листья эллиптические, реже яйцевидные (длина в 1.5–2 раза больше ширины), сверху нередко белесые от сильно развитого воскового налета, зубчатые только в верхней половине пластинки. Соцветие — компактная яйцевидная или пирамидально-яйцевидная метелка, 2.5–10 см длиной (рис. 1). Встречается в лиственных и березовых лесах, на лесных опушках, по берегам рек и ручьев: предпочитает избыточно увлажненные местообитания.

S. humilis произрастает в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке России [9–12].

Цель работы — исследование содержания биологически активных веществ и антиоксидантной активности экстрактов надземных вегетативных (листья и стебли) и генеративных (соцветия) органов *Spiraea humilis* в двух ценопопуляциях на территории Хабаровского края.



Рис. 1. *Spiraea humilis* (Хабаровский край, Комсомольский р-н, окр. пос. Селихино, фото Веклич Т. Н.)

Fig. 1. *Spiraea humilis* (Khabarovsk kray, Komsomolsky district, environment of Selikhino village, photo by Veklich T. N.)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом для исследования биологически активных веществ послужили вегетативные и генеративные органы *Spiraea humilis*. Материал был собран в 2022 г. в Хабаровском крае в двух природных ценопопуляциях (табл. 1) во время цветения. В каждой ценопопуляции с 10–15 типичных экземпляров собирали по одной ветви из средней или верхней части куста. Образцы делили на органы (листья, стебли и соцветия) и сушили в тени в хорошо проветриваемом помещении.

Таблица 1. Места сбора образцов *Spiraea humilis*
Table 1. Locations of *Spiraea humilis* sample collection

№	Место и дата сбора, растительное сообщество, коллектор Location of the collection point, collection date, plant community, collector
1	Хабаровский край, Комсомольский район, 32 км от г. Комсомольск-на-Амуре в сторону г. Хабаровск по федеральной трассе, в 150 м от обочины дороги, в разреженном лиственнично-березовом лесу. N50°22'56.2", E 137°14'46.4", 52 м над ур. м., 21.07.2022 г., Веклич Т.Н. Khabarovsk Territory, Komsomolsky district, 32 km from Komsomolsk-on-Amur towards Khabarovsk along the federal highway, 150 m from the roadside, in a sparse larch-birch forest. N 50°22'56.2", E 137°14'46.4", 52 m a.s.l., 21.07.2022, Veklich T. N.
2	Хабаровский край, Комсомольский район, окр. с. Селихино, на опушке березового леса. N 50°22'39.5", E 137°30'20.1", 60 м над ур. м., 21.07.2022 г., Веклич Т. Н. Khabarovsk Territory, Komsomolsky district, environs of Selikhino village, on the edge of a birch forest. N 50°22'39.5", E 137°30'20.1", 60 m a.s.l., 21.07.2022, Veklich T. N.

Приготовление экстракта. Около 0.5 г (точная навеска) сырья, проходящего сквозь сито с диаметром отверстий 2–3 мм, помещали в круглодонную колбу с притертой крышкой, объемом 100 мл. Сырье заливали 30 мл 70%-ного этилового спирта, колбу присоединяли к обратному холодильнику и помещали на водяную баню при 70°C на 30 минут. Колбу время от времени взбалтывали, чтобы смыть частицы сырья со стенок. После этого колбу с извлечением охлаждали и первую порцию экстракта фильтровали в коническую колбу с притертой крышкой объемом на 100 мл через бумажный фильтр. Далее сырье на фильтре помещали в круглодонную колбу и опять заливали 30 мл 70%-го спирта и экстрагировали в течение 30 минут. Вторую порцию экстракта охлаждали и фильтровали к первой порции экстракта в колбу на 100 мл. Процедуру повторяли дважды. Три порции экстракта перемешивали и измеряли объем полученного объединенного экстракта.

Определение общего содержания фенольных соединений с использованием реактива Фолина—Чокальтеу. В мерную колбу на 5 мл помещали 4 мл дистиллированной воды, 0.5 мл экстракта, затем добавляли 2.5 мл реагента Фолина—Чокальтеу и через 1 мин — 2.0 мл 20%-ного водного раствора карбоната натрия. Смесь инкубировали в темноте при комнатной температуре в течение 30 минут. Поглощение измеряли при длине волны 760 нм на спектрофотометре СФ-56. В качестве контроля использовали смесь: 0.5 мл дистиллированной воды, 2.5 мл реагента Фолина—Чокальтеу и 2.0 мл

20%-ного водного раствора карбоната натрия. Общее содержание фенольных соединений рассчитывали по калибровочной кривой, построенной с использованием галловой кислоты (концентрация 0.001–0.006 мг/мл) в качестве стандарта [13].

Определение содержания флавонолов с использованием хлорида алюминия. Количественное определение флавонолов проводили спектрофотометрическим методом, в котором использована реакция комплексообразования флавонолов с хлоридом алюминия. По 0.1 мл экстракта помещали в 2 пробирки емкостью 5 мл, прибавляли в одну пробирку 0.2 мл 2%-ного спиртового раствора хлорида алюминия, в другую — 1–2 капли 30%-й уксусной кислоты и доводили объем раствора 96%-ным этиловым спиртом до метки. Растворы перемешивали и через 40 мин измеряли оптическую плотность раствора с хлоридом алюминия на спектрофотометре СФ-56 при длине волны 415 нм в кювете с толщиной слоя 1 см, используя раствор с уксусной кислотой для сравнения. Количественное содержание флавонолов в пробе определяли по калибровочной кривой, построенной по рутину ($\geq 99\%$, «Chemapol») [14].

Определение содержания катехинов. В две пробирки отбирали аликвоту по 0.8 мл экстракта. В одну из них приливали 4 мл 1%-ного раствора ванилина в концентрированной соляной кислоте и доводили объемы до 5 мл в обеих пробирках концентрированной соляной кислотой. Пробирку без ванилина использовали как контроль. Через 5 мин измеряли интенсивность окрашен-

ных растворов на СФ-56 при длине волны 504 нм в кювете с толщиной слоя 1 см. Количественное содержание катехинов в пробе определяли по калибровочной кривой, построенной по ($\pm$) — катехину фирмы «Sigma» [15].

Определение общего содержания фенолкарбоновых кислот с использованием реактива Арнова. К 1 мл экстракта добавляли 5 мл дистиллированной воды, 1 мл соляной кислоты (0.1 М), 1 мл реактива Арнова (10 г молибдата натрия, 10 г нитрита натрия в 100 мл воды), 1 мл гидроксида натрия (1М), доводили до 10 мл дистиллированной водой и измеряли оптическую плотность при длине волны 490 нм на спектрофотометре СФ-56 (вещество сравнения — кофейная кислота) [16].

Исследование состава и содержания индивидуальных компонентов фенольного комплекса в экстрактах из растений методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). 1 мл водно-этанольного экстракта разбавляли бидистиллированной водой до 5 мл и пропускали через концентрирующий патрон Диапак С16 (ЗАО «БиоХимМак»). Вещества смывали с патрона небольшим количеством (3 мл) 40%-ного этанола, а затем 2 мл 96%-ного этанола. Объединенный элюат пропускали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.45 мкм.

Анализ фенольных соединений, содержащихся в элюате, проводили на аналитической ВЭЖХ-системе, состоящей из жидкостного хроматографа «Agilent 1200» (США) с диодно-матричным детектором, автосамплером и системой для сбора и обработки хроматографических данных ChemStation, модифицировав методику Т. А. van Beek [17]. Колонка Zorbax SB-C18, 4.6 × 150 мм, 5 мкм. Разделение проводили в следующих условиях: градиент от 31 до 33%-ного метанола, подкисленного в ортофосфорной кислоте (0.1%) в течение 27 мин., далее в подвижной фазе содержание метанола в водном растворе ортофосфорной кислоты (0.1%) изменяли от 33 до 46% за 11 мин., затем от 46 до 56% за следующие 12 мин. и от 56 до 100% за 4 мин. Скорость потока элюента 1 мл/мин. Температура колонки 26°C. Объем вводимой пробы 10 мкл. Детектирование осуществляли при длинах волн 254, 270, 290, 340, 360 и 370 нм. Количественное определение индивидуальных компонентов в образцах растений проводили по методу внешнего стандарта при длине волны 360 нм. Стандартные растворы готовили в концентрации 10 мкг/мл.

Содержание индивидуальных компонентов (C_x) вычисляли по формуле (мг/г от массы воздушно-сухого сырья):

$$C_x = \frac{(C_{\text{ст}} \times S_1 \times V_1 \times V_2)}{(S_2 \times M \times V_3)} \times 1000$$

где $C_{\text{ст}}$ — концентрация стандартного вещества, мкг/мл; S_1 — площадь пика компонента в анализируемой пробе, е.о.п., S_2 — площадь пика стандартного вещества, е.о.п., V_1 — объем элюата после вымывания фенольных соединений с концентрирующего патрона, мл; V_2 — общий объем экстракта, мл; V_3 — объем экстракта, взятого на анализ, мл; M — масса навески, г; 1000 — пересчетный коэффициент.

Относительное стандартное отклонение повторяемости при определении фенольных компонентов составляет $\sigma_{\text{г,отн}} = 0.011$, относительное стандартное отклонение по времени удерживания у метода ВЭЖХ = 0.0018.

Анализ антиоксидантной активности с использованием 1,1-дифенил-2-пикрилгидразила (DPPH). Способность образцов к улавливанию свободных радикалов определяли с помощью 1,1-дифенил-2-пикрилгидразила (DPPH). Для этого аликвоту экстракта объемом 2 мл (растворенного в 70%-ном этаноле до концентраций в диапазоне 10–200 мкг/мл) смешивали с 3 мл раствора DPPH (62 мкг/мл в этаноле). После 30 мин инкубации в темноте при комнатной температуре, измеряли оптическую плотность (D) при 517 нм против холостого образца. Активность по улавливанию свободных радикалов рассчитывали, как процент ингибирования по следующей формуле:

$$X(\%) = \frac{D_{\text{контроль}} - D_{\text{образец}}}{D_{\text{контроль}}} \times 100$$

где $D_{\text{контроль}}$ — оптическая плотность контрольного раствора, содержащего все реагенты, кроме тестируемого экстракта, $D_{\text{образец}}$ — оптическая плотность образца.

Результаты выражали в IC_{50} , DPPH, определяемом как концентрация антиоксиданта, которая вызывает 50% потерю DPPH в анализе активности по улавливанию радикалов DPPH. В качестве положительного контроля использовали растворы 6-гидрокси-2,5,7,8-тетраметилхроман-2-карбоновой кислоты (тролокс) и аскорбиновой кислоты (концентрация 2.5–50 мкг/мл) [18].

Статистическая обработка полученных данных. Все эксперименты были проведены в двух по-

вторностях. Данные анализировали в программах Microsoft Excel 2010, Statistica 8 и GraphPad Prism v. 5.0. Коэффициенты корреляции Пирсона были рассчитаны для анализа корреляций между концентрациями биологически активных соединений и антирадикальной активностью. Уровень значимости составлял $p \leq 0.05$. Данные представлены как среднее $\pm$ стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЯ

В результате анализа биологически активных соединений в экстракте надземных органов *Spiraea humilis* из двух природных ценопопуляций Хабаровского края, Комсомольского р-на (окр. г. Комсомольск-на-Амуре и окр. с. Селихино) обнаружены фенольные соединения — флавонолы, катехины и фенолкарбоновые кислоты (табл. 2). Выявлены различия в содержании основных групп биологически активных веществ в листьях, соцветиях и стеблях. Листья и соцветия содержали больше исследуемых соединений, в стеблях их концентрации были значительно ниже.

Общее содержание фенольных соединений (в пересчете на кофейную кислоту) и катехинов (в пересчете на $(\pm)$ -катехин) в соцветиях было выше, чем в листьях и стеблях (табл. 2). Различия в концентрациях фенольных соединений в соцветиях и листьях оказались близки: 4.6 и 4.6% в первой ценопопуляции, 5.8 и 4.3% — во второй ценопопуляции, соответственно. В изученных образцах растений из обеих ценопопуляций, отмечено следующее: в соцветиях содержание катехинов в 2 раза выше, чем в листьях и в 4 раза выше, чем в стеблях.

Содержание фенолкарбоновых кислот в изученных образцах у *S. humilis* напротив, было несколько выше в листьях, чем в соцветиях (8.7 и 7.3% в первой ценопопуляции; 7.5 и 6.6% — во второй). В надземных органах *S. humilis* из всех рассматриваемых классов соединений максимальная концентрация отмечена для фенолкарбоновых кислот: даже в стеблях она превышала 2%.

Обращает на себя внимание содержание флавонолов в исследуемых экстрактах. При анализе полученных данных по флавонолам в изученных образцах у растений первой ценопопуляции обнаружено большее их содержание в соцветиях (2.1%), в листьях концентрация флавонолов была в 1.3 раза меньше (1.6%). В образцах из второй ценопопуля-

ции обнаружено более высокое содержание флавонолов обнаружено в листьях (1.9%), в соцветиях их концентрация несколько меньше. Самое низкое содержание флавонолов обнаружено в водно-этанольных экстрактах стеблей растений в обеих ценопопуляциях (0.1–0.2%).

Состав индивидуальных соединений фенольной природы в водно-этанольных экстрактах листьев, соцветий и стеблей *S. humilis* исследован методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Из них на основании УФ-спектров и сопоставления времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временами удерживания пиков стандартных образцов идентифицировано 15 соединений (табл. 3). Вещества представлены следующими группами: коричная кислота и ее производные: хлорогеновая и *n*-кумаровая, производное бензойной кислоты — гентизиновая кислота, флаван (цинарозид), дигидрофлавонол (дигидрокверцетин) и наиболее разнообразно представлена группа флавонолов: кверцетин, кемпферол, гиперозид, рутин, спиреозид, авикулярин, кверцитрин, астрагалин и никотифлорин. Идентифицированные флавонолы представлены гликозидами кверцетина и кемпферола, в качестве сахарной группы выступают как моносахара (глюкоза, рамноза, галактоза, арабиноза), так и дисахара (рутиноза). В идентифицированных гликозидах углеводные остатки связаны через атом кислорода в С-3 положении, кроме спиреозида, у которого остаток глюкозы присоединен в 4'-положении.

Выявлено, что состав фенольных соединений в листьях, соцветиях и стеблях неоднороден. В надземных органах *S. humilis* из окр. г. Комсомольск-на-Амуре не обнаружено коричной кислоты. Гентизиновая кислота и кемпферол идентифицированы только в соцветиях, *n*-кумаровая кислота — только в листьях. В стеблях спиреи из этой ценопопуляции выявлены только два флавонола — рутин и кверцетин.

В целом, для водно-этанольных экстрактов из надземных частей спиреи низкой из окр. д. Селихино (вторая ценопопуляция) характерно большее разнообразие фенольных соединений, чем в экстрактах растений, собранных в окр. г. Комсомольск-на-Амуре (первая ценопопуляция). Например, если в экстрактах стеблей из первой ценопопуляции обнаружены только рутин и кверцетин, то во второй идентифицировано 8 феноль-

Таблица 2. Содержание биологически активных веществ в 70%-ных этанольных экстрактах *Spiraea humilis*
Table 2. Content of biologically active substances in 70% ethanol extracts of *Spiraea humilis*

Орган растения Plant organ	Содержание, %				АОА, IC ₅₀ , µg/ml
	Фенольные соединения Phenolic compounds	Катехины Catechins	Флавонолы Flavonols	Фенолкарбоновые кислоты Phenolcarboxylic acids	
Ценопопуляция 1 (окр. г. Комсомольск-на-Амуре) Cenopopulation 1 (environs of Komsomolsk-on-Amur)					
Соцветия Inflorescences	4.6 ± 0.1	5.3 ± 0.1	2.1 ± 0.1	7.5 ± 0.3	93
Листья Leaves	4.6 ± 0.0	2.7 ± 0.1	1.6 ± 0.1	8.7 ± 0.3	288
Стебли Stems	2.0 ± 0.1	0.9 ± 0.0	0.1 ± 0.0	2.2 ± 0.1	587
Ценопопуляция 2 (окр. с. Селихино) Cenopopulation 2 (environs of Selikhino village)					
Соцветия Inflorescences	5.8 ± 0.1	5.5 ± 0.1	1.9 ± 0.1	6.6 ± 0.2	119
Листья Leaves	4.3 ± 0.0	2.6 ± 0.0	1.9 ± 0.0	7.3 ± 0.2	234
Стебли Stems	2.2 ± 0.0	1.1 ± 0.0	0.2 ± 0.01	2.5 ± 0.1	656
Тролокс Trolox					8
Аскорбиновая кислота Ascorbic acid					9

Примечание: в таблице приведены средние значения из двух показателей ± стандартное отклонение; АОА – антиоксидантная активность; IC₅₀, мкг/мл – концентрация экстракта/антиоксиданта, при которой наблюдали 50%-ное ингибирование радикала DPPH.
Note: the table shows the average of two data ± standard deviation; АОА – antioxidant activity; IC₅₀, µg/ml – concentration of extract/antioxidant at which 50% inhibition of the DPPH radical is observed.

ных соединений. Однако в соцветиях растений из второй ценопопуляции не выявлен спиреозид, в листьях – кемпферол.

Основными веществами в экстрактах из соцветий *S. humilis* из первой ценопопуляции являются рутин ($t_R = 19.2$ мин), астрагалин ($t_R = 32.3$ мин) и кверцетин ($t_R = 40.6$ мин). В листьях кроме вышеперечисленных соединений значительная доля приходится на цинарозид ($t_R = 16.3$ мин). При этом содержание соответствующих флавонолов в листьях сильно отличалось от их содержания в соцветиях. Так, отличие наблюдали в содержании рутина, (в соцветиях в 1.7 раз больше, чем в листьях и более чем в 7 раз — в стеблях), а самое значи-

тельное — в содержании астрагалина (в соцветиях в 3.8 раз больше, чем в листьях и полное отсутствие в стеблях).

Для экстрактов из соцветий и стеблей второй ценопопуляции основными фенольными соединениями также являются рутин, астрагалин и кверцетин. Стоит отметить, что содержание астрагалина и рутина отличалось от содержания в первой ценопопуляции. Состав основных фенольных соединений в экстрактах листьев из двух ценопопуляций различен. Содержание рутина и кверцетина у растений второй ценопопуляции также высокое, но вместо астрагалина и цинарозида в состав основных соединений входят *n*-кумаровая кис-

Таблица 3. Характеристика и содержание фенольных соединений, обнаруженных в экстрактах *Spiraea humilis*
Table 3. Characteristics and content of phenolic compounds in *Spiraea humilis* extracts

№	Соединение Compound	Время удержи- вания (t_R), мин Retention time (t_R), min	Спектральная характеристика $\lambda_{\max}$, нм Spectral characteristic $\lambda_{\max}$, nm	Содержание, мг/г					
				Ценопопуляция 1 Senopopulation 1			Ценопопуляция 2 Senopopulation 2		
				Соцветия Inflorescences	Листья Leaves	Стебли Stems	Соцветия Inflorescences	Листья Leaves	Стебли Stems
1	Хлорогеновая кислота Chlorogenic acid	3.2	244, 300 пл. (sh.), 330	0.15 ± 0.01	0.36 ± 0.01	0	0.25 ± 0.01	0.30 ± 0.01	0.30 ± 0.01
2	Гентизиновая кислота Gentisic acid	4.9	235, 330	0.20 ± 0.01	0	0	0.08 ± 0.00	0.18 ± 0.01	0.18 ± 0.01
3	<i>n</i> -кумаровая кислота <i>n</i> -coumaric acid	7.9	226, 293 пл. (sh.), 320	0	0.05 ± 0.00	0	0.31 ± 0.01	1.05 ± 0.04	1.05 ± 0.04
4	Дигидро- кверцетин Dihydro- quercetin	8.5	290	0.29 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0	0.22 ± 0.01	0.51 ± 0.02	0.51 ± 0.02
5	Цинарозид Cinaroside	16.3	250, 265 пл. (sh.), 290 пл. (sh.), 350	0.21 ± 0.01	0.72 ± 0.03	0	0.08 ± 0.00	0.44 ± 0.02	0.44 ± 0.02
6	Гиперозид Hyperoside	18.3	255, 268 пл. (sh.), 355	0.25 ± 0.01	0.36 ± 0.01	0	0.39 ± 0.01	0.53 ± 0.02	0.53 ± 0.02
7	Рутин Rutin	19.2	255, 265 пл. (sh.), 355	3.02 ± 0.11	1.81 ± 0.07	0.41 ± 0.02	2.55 ± 0.09	1.72 ± 0.06	1.72 ± 0.06
8	Спиреозид Spireoside	26.6	255, 265 пл. (sh.), 366	0.14 ± 0.01	0.35 ± 0.01	0	0	0.86 ± 0.03	0.86 ± 0.03
9	Авикулярин Avicularin	28.0	260, 270 пл. (sh.), 360	0.43 ± 0.02	0.33 ± 0.01	0	0.31 ± 0.01	0.82 ± 0.03	0.82 ± 0.03
10	Кверцитрин Quercitrin	31.0	260, 272 пл. (sh.), 298 пл. (sh.), 355	0.46 ± 0.02	0.27 ± 0.01	0	0.55 ± 0.02	0.28 ± 0.01	0.28 ± 0.01
11	Астрагалин Astragalin	32.3	265, 300 пл. (sh.), 350	2.38 ± 0.09	0.63 ± 0.02	0	1.69 ± 0.06	0.52 ± 0.02	0.52 ± 0.02
12	Никотифлорин Nicotiflorin	33.5	260, 290 пл. (sh.), 350	0.56 ± 0.02	0.44 ± 0.02	0	0.29 ± 0.01	0.24 ± 0.01	0.24 ± 0.01
13	Коричная кислота Cinnamic acid	35.9	216, 275	0	0	0	0.25 ± 0.01	0.07 ± 0.00	0.07 ± 0.00
14	Кверцетин Quercetin	40.6	255, 372	1.62 ± 0.06	0.75 ± 0.03	0.22 ± 0.01	1.63 ± 0.06	0.75 ± 0.03	0.75 ± 0.03
15	Кемпферол Kaempferol	47.9	225, 266, 370	0.45 ± 0.02	0	0	0.58 ± 0.02	0	0

Примечание: «пл.» — плечо.
 Note. "sh." — shoulder.

лота ($t_R = 7.9$ мин) и авикулярин ($t_R = 28$ мин). При этом содержание рутина в листьях двух ценопопуляций различалось незначительно, а показатели кверцетина совпадали. Концентрация авикулярина (0.82%) в экстрактах листьев растений второй ценопопуляции была в 2.5 раза выше, чем в экстрактах листьев растений из первой популяции (0.33%). Кроме того, содержание *n*-кумаровой кислоты в экстрактах из листьев растений, собранных в окр. пос. Селихино на 1 мг/г выше, по сравнению с листьями растений из ценопопуляции в окр. г. Комсомольск-на-Амуре. Концентрации мажорных соединений в разных органах растений из второй ценопопуляции также различались. Содержание рутина было в 1.5 раза, кверцетина — в 2.2 раза, а астрагалина — в 3.3 раза выше в соцветиях, чем в листьях.

Кроме анализа биологически активных веществ, проведено исследование антиоксидантной активности 70%-ных этанольных экстрактов надземных органов *S. humilis* методом влияния экстракта на радикал 1,1-дифенил-2-пикрилгидразил (DPPH). На основании сравнения значений IC_{50} , которые показывают степень нейтрализующего эффекта экстракта на радикал DPPH, экстракты соцветий *S. humilis* оказались наиболее эффективными (93 и 119 мкг/мл) (табл. 2).

Разница между показателями антиоксидантной активности между экстрактами из соцветий двух ценопопуляций была несущественной. Относительно высокую активность проявили также экстракты из листьев спиреи (288 и 234 мкг/мл), однако она была ниже, чем активность экстрактов из соцветий практически в 2 раза. Различий между значениями IC_{50} экстрактов из листьев разных ценопопуляций не выявлено. Наименее эффективными оказались экстракты стеблей (587 и 656 мкг/мл). Следует отметить, что значения IC_{50} для разных экстрактов спиреи значительно отличаются от показателей контрольных веществ с высокой антиоксидантной активностью (тролокс и аскорбиновая кислота) (табл. 2).

Проведен анализ корреляционной зависимости между содержанием биологически активных веществ в экстрактах *S. humilis* и антиоксидантной активностью. Коэффициент корреляции (R) оказался отрицательным. Значения антиоксидантной активности (табл. 2), полученные в работе, отражают концентрацию экстракта, при которой наблюдается 50%-ное ингибирование радикала DPPH. Чем меньше концентрация экстракта, затраченная на нейтрализацию свободного радикала, тем выше антиоксидантная активность. Поэтому полу-

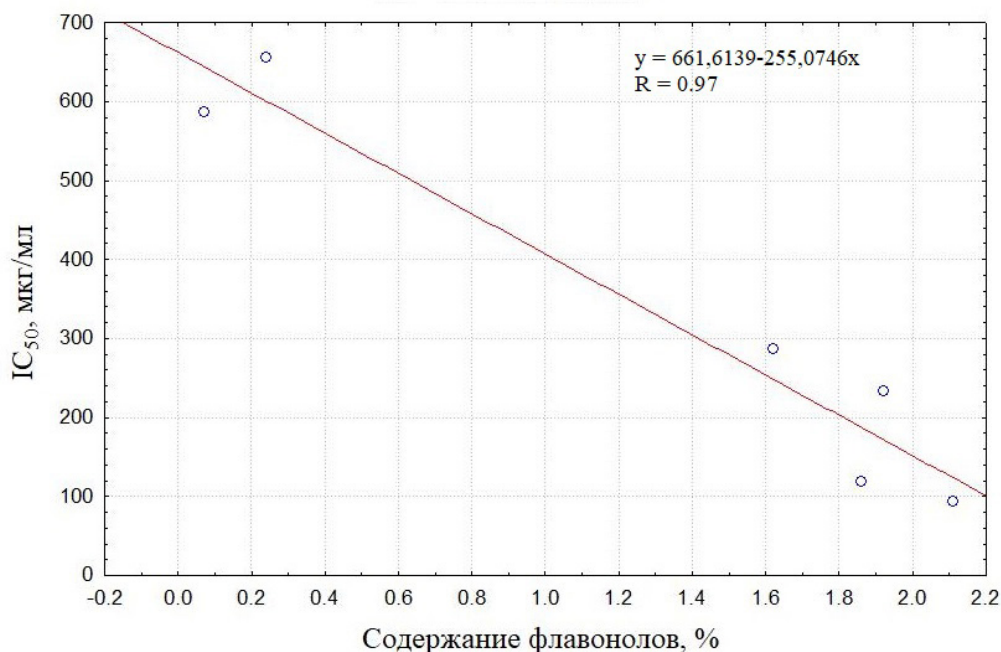


Рис. 2. Зависимость между содержанием флавонолов (%) в экстрактах *Spiraea humilis* и антиоксидантной активностью (IC_{50} , мкг/г).
Fig. 2. Relationship between the content of flavonols (%) in *Spiraea humilis* extracts and antioxidant activity (IC_{50} , μg/g).

ченные значения для корреляционного анализа должны рассматриваться с обратным знаком.

Регрессионный анализ выявил линейную связь степени нейтрализации свободных радикалов водно-этанольными экстрактами *S. humilis* с содержанием исследуемых биологически активных веществ. Наиболее высокое значение коэффициента корреляции обнаружено для флавонолов ($R = 0.97, p \leq 0.05$) (рис. 2), фенольных соединений ($R = 0.94, p \leq 0.05$) и катехинов ($R = 0.92, p \leq 0.05$), что свидетельствует о наибольшем вкладе этих БАВ в нейтрализацию свободных радикалов. Напротив, фенолкарбоновые кислоты ($R = 0.86, p \leq 0.05$) принимают, по-видимому, меньшее участие в нейтрализации свободных радикалов. Из идентифицированных фенольных соединений, обнаруженных методом высокоэффективной жидкостной хроматографии, наибольший вклад в антиоксидантную активность вносят флавонолы кверцитрин ($R = 0.97, p \leq 0.05$) (рис. 3), рутин ($R = 0.96, p \leq 0.05$) и кверцетин ($R = 0.93, p \leq 0.05$). Весомый вклад в антирадикальную активность экстрактов спиреи низкой также вносят флавонолы

никотифлорин ($R = 0.87, p \leq 0.05$) и астрагалин ($R = 0.86, p \leq 0.05$). Остальные обнаруженные соединения не имеют выраженной связи с антиоксидантным эффектом экстрактов спиреи низкой ($R \leq 0.71$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование состава и содержания биологически активных веществ с помощью метаболомных методов спектроскопии и ВЭЖХ в образцах листьев *Spiraea humilis* (Rosaceae), собранных в двух природных ценопопуляциях Хабаровского края, позволило выявить высокие уровни фенольных соединений. Показано, что 70%-ные этанольные экстракты соцветий *S. humilis* проявляли наибольший антиоксидантный потенциал в отношении радикала 1,1-дифенил-2-пикрилгидразида, по сравнению с листьями и стеблями. Выявлены вторичные метаболиты, отвечающие за антирадикальную активность *S. humilis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 23-24-00310, <https://rscf.ru/project/23-24-00310/>.

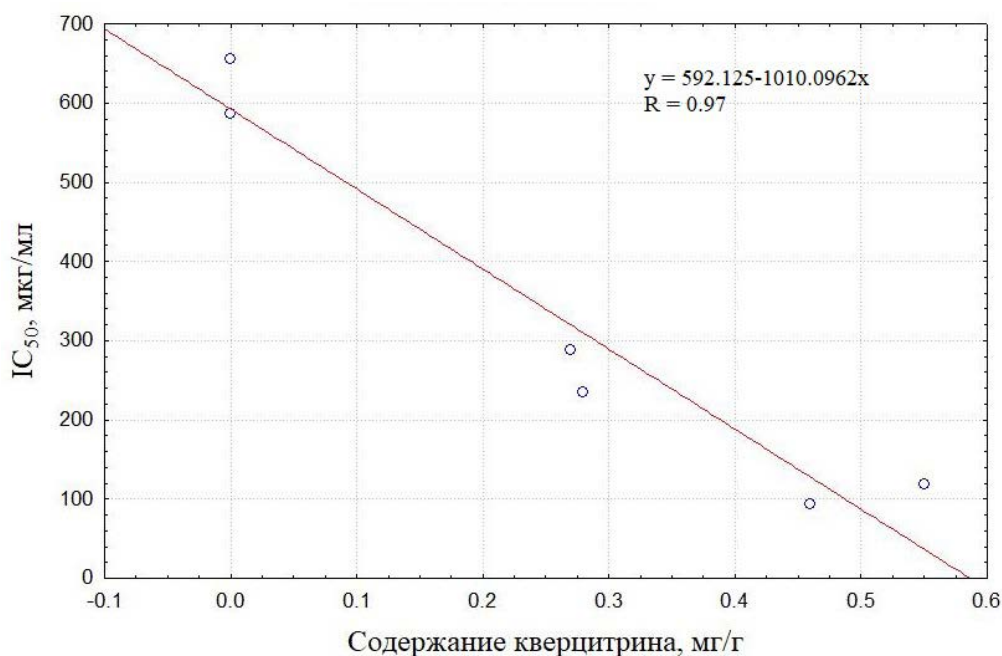


Рис. 3. Зависимость между содержанием кверцитрина (мг/г) в экстрактах *Spiraea humilis* и антиоксидантной активностью (IC₅₀, мкг/г).

Fig. 3. Relationship between the content of quercitrin (mg/g) in *Spiraea humilis* extracts and antioxidant activity (IC₅₀, µg/g).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Цейликман В. Э., Лукин А. А. 2022. Влияние окислительного стресса на организм человека. — Международный научно-исследовательский журнал. 3(117): 206–211.
<https://doi.org/10.23670/IRJ.2022.117.3.037>
2. Гурбанов Р. Г., Джамбетова П. М. 2022. Исследование генотоксичности и окислительного стресса лекарственных растений. — Природные системы и ресурсы. 12(2): 43–50.
<https://doi.org/10.15688/nsr.jvolsu.2022.2.6>
3. Chaudhary P., Janmeda P., Docea A. O., Yeskaliyeva B., Abdull Razis A. F., Modu B., Calina D., Sharifi-Rad J. 2023. Oxidative stress, free radicals and antioxidants: potential crosstalk in the pathophysiology of human diseases. — Front. Chem. 11: 1158198.
<https://doi.org/10.3389/fchem.2023.1158198>
4. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. 2009. Т. 2. Семейства Actinidaceae–Malvaceae, Euphorbiaceae–Haloragaceae. СПб., М. 513с.
5. Баторова С. М., Яковлев Г. П., Асеева Т. А. 2013. Справочник лекарственных растений традиционной тибетской медицины. Новосибирск. 290 с.
6. Кривошеев И. М. 2014. Фармакогностическое исследование спиреи иволистной (*Spiraea salicifolia* L.), произрастающей в Восточной Сибири: Автореф. дис... канд. фармац. наук. Иркутск. 22 с.
7. Kostikova V. A., Petrova N. V. 2021. Phytoconstituents and bioactivity of plants of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae): a review. — Int. J. Mol. Sci. 22(20): 11163.
<https://doi.org/10.3390/ijms222011163>
8. Минович В. М., Кривошеев И. М., Гордеева В. В., Цыренжапов А. В. Способ получения средства, обладающего противовоспалительной, мочегонной и антиоксидантной активностью: Пат. 2542495, № 2013150048/15; Заявл. 08.11.2013; Оpubл. 20.02.2015. Бюл. № 5. https://patents.s3.yandex.net/RU2542493C1_20150220.pdf
9. Пояркова А. И. 1939. Род Спирея – *Spiraea* L. — В кн.: Флора СССР. М.-Л. Т. 9. С. 283–305.
10. Положий А. В. 1988. Род Таволга. – *Spiraea* L. — В кн.: Флора Сибири. Новосибирск. Т. 8. С. 10–20.
11. Якубов В. В. 1996. Род Таволга – *Spiraea* L. — В кн.: Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. СПб. Т. 8. С. 130–136.
12. Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. 2002. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск. 707 с.
13. Djeridane A., Yousfi M., Nadjemi B., Boutassouna D., Stocker P., Vidal N. 2006. Antioxidant activity of some Algerian medicinal plants extracts containing phenolic compounds. — Food Chem. 97(4): 654–660. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.04.028>
14. Беликов В. В., Шрайбер М. С. 1970. Методы анализа флавоноидных соединений. — Фармация. 19(1): 66–72.
15. Кукушкина Т. А., Зыков А. А., Обухова Л. А. 2003. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных препаратов природного происхождения. — В сб.: Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения: Материалы VII Международного съезда. СПб. С. 64–69.
16. Gawron-Gzella A., Dudek-Makuch M., Matławska I. 2012. DPPH radical scavenging activity and phenolic compound content in different leaf extracts from selected blackberry species. — Acta Biol. Cracov., Bot. 54(2): 32–38.
<https://doi.org/10.2478/v10182-012-0017-8>
17. Van Beek T. A. 2002. Chemical analysis of *Ginkgo biloba* leaves and extracts. — J. Chromatogr. A. 967(1): 21–55.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(02\)00172-3](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(02)00172-3)
18. Gawron-Gzella A., Witkowska-Banaszczak E., Bylka W., Dudek-Makuch M., Odwrot A., Skrodzka N. 2016. Chemical composition, antioxidant and antimicrobial activities of *Sanguisorba officinalis* L. extracts. — Pharm. Chem. J. 50(4): 244–249.
<https://doi.org/10.1007/s11094-016-1431-0>

Biologically Active Substances and Antioxidant Activity of *Spiraea humilis* (Rosaceae) *In Vitro*

© 2024. V. A. Kostikova¹, A. A. Petruk¹, T. N. Veklich², N. V. Petrova^{3,*}

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia

²Amur Branch of Botanical Garden-Institute, FEB RAS, Blagoveshchensk, Russia

³Komarov Botanical Institute of RAS, St. Petersburg, Russia

*e-mail: NPetrova@binran.ru

Abstract. The total content of phenolic compounds, including catechins, flavonols, phenolcarboxylic acids, and the antioxidant activity of aqueous-ethanol extracts from the above-ground organs of *Spiraea humilis* Pojark. from two Far Eastern populations were studied. It has been established that plant leaves contain more phenolcarboxylic acids and flavonols (population from the environs of Selikhino village, Khabarovsk Territory). Plant inflorescences contain more catechins, phenolic compounds, flavonols (population from the environs of Komsomolsk-on-Amur, Khabarovsk Territory). Plant stems were inferior in content of the studied compounds to leaves and inflorescences. Studies have shown that the antioxidant activity of water-ethanol extracts from leaves and stems of *S. humilis* is significantly lower than from inflorescences. From the correlation analysis, it was found that antioxidant activity is significantly positively related to the total content of phenolic compounds, mainly flavonols and catechins, in *Spiraea* organs. Phenolcarboxylic acids have the least effect on neutralizing 1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl (DPPH) free radicals. Fifteen phenolic compounds with high biological activity were identified in aqueous-ethanol extracts from aerial organs of *S. humilis* by high-performance liquid chromatography. Differences in the profiles of phenolic compounds of plants from two Far Eastern populations were established. Of the identified phenolic compounds, the flavonols, quercitrin, rutin and quercetin make the greatest contribution to the antioxidant activity of the extracts. A preliminary assessment of plant materials showed that *S. humilis* accumulates a sufficient amount of biologically active substances in above-ground vegetative and generative organs and can be recommended as a promising source of antioxidants and other biologically active substances.

Keywords: *Spiraea humilis*, phenolic compounds, antioxidants, HPLC, Russian Far East

ACKNOWLEDGMENTS

The work was supported by the Russian Science Foundation, grant no. 23-24-00310, <https://rscf.ru/project/23-24-00310/>.

REFERENCES

1. Tseylikman V. E., Lukin A. A. 2022. On the effect of oxidative stress on the human body. — International Research Journal. 3(117): 206–211. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2022.117.3.037> (In Russian)
2. Gurbanov R. G., Dzhambetova P. M. 2022. Study of genotoxicity and oxidative stress of medicinal plants in mountain territories of the Chechen Republic. — Natural Systems and Resources. 12(2): 43–50. <https://doi.org/10.15688/nsr.jvolsu.2022.2.6> (In Russian)
3. Chaudhary P., Janmeda P., Docea A. O., Yeskaliyeva B., Abdull Razis A. F., Modu B., Calina D., Sharifi-Rad J. 2023. Oxidative stress, free radicals and antioxidants: potential crosstalk in the pathophysiology of human diseases. — Front. Chem. 11: 1158198. <https://doi.org/10.3389/fchem.2023.1158198>
4. [Plant Resources of Russia: Wild flowering plants and their component composition and biological activity. T. 2: Family Actinidiaceae–Malvaceae, Euphorbiaceae–Haloragaceae]. 2009. St. Petersburg; Moscow. 513 p. (In Russian)
5. Batorova S. M., Yakovlev G. P., Aseeva T. A. 2013. [Medicinal plants of traditional Tibetan medicine: A handbook]. Novosibirsk. 290 p. (In Russian)
6. Krivosheev I. M. 2014. [Pharmacognostic study of *Spiraea salicifolia* L. growing in Eastern Siberia: Absrt... Diss. Cand. (Pharmacy) Sci.]. Irkutsk. 22 c. (In Russian)
7. Kostikova V. A., Petrova N. V. 2021. Phytoconstituents and bioactivity of plants of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae): a review. — Int. J. Mol. Sci. 22(20): 11163. <https://doi.org/10.3390/ijms222011163>
8. Mirovich V.M., Krivosheev I.M., Gordeeva V.V., Tsyrenzhapov A.V. Method for producing agent possessing anti-inflammatory, diuretic and antioxidant activity. Russian Patent RU 2542493C1. Appl. 8 November 2013. https://patents.s3.yandex.net/RU2542493C1_20150220.pdf (In Russian)
9. Poyarkova A. I. 1939. Genus *Spiraea* — *Spiraea* L. — In: Flora URSS. Moscow. Vol. 9. P. 283–305.

10. Polozhiy A. V. 1988. [Genus Meadowsweets. – *Spiraea* L.] — In: [Flora of Siberia]. Novosibirsk. Vol. 8. Pp. 10–20. (In Russian)
11. Yakubov V. V. 1996. [Genus Meadowsweets. – *Spiraea* L.] — In: [Vascular plants of the Soviet Far East]. St. Petersburg. Vol. 8. P. 130–136.
12. Koropachinskiy I. Yu., Vstovskaya T. N. 2002. [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk. 707 p. (In Russian)
13. Djeridane A., Yousfi M., Nadjemi B., Boutassouna D., Stocker P., Vidal N. 2006. Antioxidant activity of some Algerian medicinal plants extracts containing phenolic compounds. — Food Chem. 97(4): 654–660. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.04.028>
14. Belikov V. V., Shraiber M. C. 1970. [Methods for the analysis of flavonoid compounds]. — Farmatsiya. 19(1): 66–72. (In Russian)
15. Kukushkina T. A., Zykov A. A., Obukhova L. A. 2003. [Lady's mantle (*Alchemilla vulgaris* L.) as a source of medicines of natural origin]. — In: [Contemporary problems of the development of new drugs of natural origin: Proceedings of the VIIth International Congress]. St. Petersburg. P. 64–69. (In Russian)
16. Gawron-Gzella A., Dudek-Makuch M., Matławska I. 2012. DPPH radical scavenging activity and phenolic compound content in different leaf extracts from selected blackberry species. — Acta Biol. Cracov., Bot. 54(2): 32–38. <https://doi.org/10.2478/v10182-012-0017-8>
17. Van Beek T. A. 2002. Chemical analysis of *Ginkgo biloba* leaves and extracts. — J. Chromatogr. A. 967(1): 21–55. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(02\)00172-3](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(02)00172-3)
18. Gawron-Gzella A., Witkowska-Banaszczak E., Bylka W., Dudek-Makuch M., Odwrot A., Skrodzka N. 2016. Chemical composition, antioxidant and antimicrobial activities of *Sanguisorba officinalis* L. extracts. — Pharm. Chem. J. 50(4): 244–249. <https://doi.org/10.1007/s11094-016-1431-0>

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 58.02: 546.1

ОСОБЕННОСТИ ЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МАКРОФИТОВ ОЗ. БАЙКАЛ

© 2024 г. О. А. Белых

Калининградский государственный технический университет, Калининград, Россия,

e-mail: olga.belykh@klgtu.ru

Поступила в редакцию 09.01.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 19.06.2024 г.

Представлены результаты определения содержания 21 химического элемента методом рентгенофлуоресцентного анализа в пяти видах макрофитов, собранных на западном побережье оз. Байкал в Иркутской области. Обсуждаются особенности элементного состава и накопления тяжелых металлов в высших водных растениях, произрастающих в заливах, испытывающих в летнее время рекреационную нагрузку. Установлено, что растения накапливают в значительных количествах Fe и Mn, некоторые виды (*Elodea canadensis* Michx. и *Polygonum amphibium* (L.) S.F. Grey) Sr, содержание Cu во всех исследованных видах макрофитов превышает ПДК. Полученные данные могут быть использованы для мониторинга состояния прибрежных экосистем.

Ключевые слова: *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Polygonum amphibium*, *Elodea canadensis*, макрофиты, элементный состав, антропогенное воздействие, оз. Байкал

DOI: 10.31857/S0033994624030086, EDN: RTPWOE

В настоящее время озеро Байкал является одним из приоритетных объектов социально-экономического развития Сибирского федерального округа. В то же время, это уникальный природный объект, биота которого легко уязвима в условиях антропогенного воздействия [1]. Побережье Малого моря отличается биологическим и ландшафтным разнообразием и является наиболее интересным для изучения. Данная территория принадлежит Прибайкальскому национальному парку. Здесь функционируют туристические базы, кемпинги, располагается значительное число неорганизованных туристов, отдыхающих, как на берегу, так и на воде.

Наблюдения за акваторией Малого Моря в период активного туристического сезона выявили некоторые виды макрофитов, более чувствительные к антропогенному воздействию на берегах Байкала, их можно рассматривать в качестве потенциальных индикаторов состояния водных экосистем. Однако химический состав макрофитов, как отражение экологических изменений на Байкальской природной территории до сих пор не изучался. Есть мнение, что увеличение фито-

массы водных растений в прибрежной части водоема может служить признаком трансформации экосистем водоемов и водотоков [2, 3]. Экологическое значение макрофитов состоит в создании оптимальных условий для жизни гидробионтов и сохранения биоразнообразия [4–6]. Кроме того, изучение элементного состава макрофитов необходимо для понимания биофильтрационных функций водной растительности и вносит вклад в мониторинг содержания поллютантов [7–10].

Целью работы было определение элементного состава и индикаторных свойств некоторых видов макрофитов озера Байкал для оценки степени антропогенного воздействия на уникальный водный объект.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований — побережье озера Байкал вблизи территории и в зоне влияния базы отдыха «Зама», расположенной на территории Ольхонского района Иркутской области. Исследуемый участок расположен на предгорном шлейфе. Зона сильного климатического влияния

Байкал включает прибрежную полосу шириной до 2 км, устьевые участки ручьевых долин, а также обращенные к озеру и опускающиеся практически до береговой линии склоны, до абсолютной высоты примерно 800 метров. На крутых склонах, обращенных к Байкалу, сформировались дерновые степные почвы. Эти почвы относятся к холодным, длительно промерзающим, несмотря на достаточную теплообеспеченность летнего периода. Среднегодовая температура воды в южной части озера составляет $+0.6^{\circ}\text{C}$, в средней $+0.5^{\circ}\text{C}$, в северной $+0.4^{\circ}\text{C}$. В местности Калтыгей средняя годовая температура воды положительная $+0.7^{\circ}\text{C}$. Переход температуры через 0°C отмечается осенью в конце октября — начале ноября, весной в конце февраля — начале марта. Температура воздуха над озером определяется температурой подстилающей водной поверхности и повторяет ход ее изотерм. В течение года средняя температура воздуха над поверхностью Байкала меняется от -21°C зимой до $+15^{\circ}\text{C}$ летом в открытой части озера и от -25°C до $+17^{\circ}\text{C}$ в прибрежных частях. Минерализация озера Байкал составляет 100–120 мг/л. Вода озера содержит растворенные соединения кальция, магния, натрия, калия, а также сульфаты, хлориды и др. Этот уровень минерализации соответствует нижней границе умеренной минерализации (от 61 до 500 мг/л) и делает воду Байкала чистой и пригодной для питья.

Ближайшие источники вредных атмосферных выбросов находятся в поселках Зама и Онгурен. Вредные вещества попадают в атмосферу также от местного и транзитного автотранспорта (особенно в летний период) и от бытовых печей частного сектора. Территория по классификации рекреационного использования отнесена к классу соответствия «поселковый». Уровень использования территории в течение дня высокий. Существенным фактором использования береговой полосы является наличие сети дорог для проезда транспорта, поселка Зама, баз отдыха. Вдоль южного берега озера расположено 11 стоянок для палаток, 15 стоянок на галечной косе, 9 съездов к воде. Рекреационная емкость территории (по текущей емкости, ТЕ) составляет 190 человек (до 10 человек на 19 стоянках). Дополнительным фактором являются частое присутствие пасущегося скота и лошадей. Сеть оборудованных тропинок к объектам инфраструктуры отсутствует. По периметру участка имеется металлическое ограждение, препятствующее попаданию на территорию базы диких и сельско-

хозяйственных животных. В соответствии со статьей 17 закона «Об охране озера Байкал» (Государственный учет объектов, оказывающих негативное воздействие на окружающую среду Байкальской природной территории) база отдыха может быть отнесена к IV категории объектов, не оказывающих заметного воздействия на окружающую среду. Объект подлежит федеральному экологическому надзору. Деятельность базы отдыха является источником отходов пищевых продуктов, относящихся к V классу опасности. Состояние растительности на территории удовлетворительное, заметно участие синантропных видов.

Объектами исследования были виды: *Potamogeton pectinatus* L. (рдест гребенчатый), *Potamogeton perfoliatus* L. (рдест пронзеннолистный), *Myriophyllum spicatum* L. (уруть колосистая), *Polygonum amphibium* (L.) S. F. Grey (горец земноводный), *Elodea canadensis* Michx. (элодея канадская). Сбор материала проводили в период полевых работ 2021–2022 гг. в прибрежной зоне Малого моря в пределах участка рекреационного назначения (табл. 1). Параллельно изучали динамику содержания некоторых тяжелых металлов (ТМ) в спектре микроэкологических условий в пелагиали западного побережья оз. Байкал. Отбор проб надземных частей рдеста гребенчатого проводили в пунктах: 1 — Базарная; 2 — Куркутская; 3 — Бурлюк; 4 — Улан; 5 — Мухур; 6 — Тутай; 7 — Шактура; 8 — Шида; 9 — Улирба; 10 — Онтхой; 11 — Хунжир-Наганский; 12 — Сарма.

Сбор растительного материала осуществляли в поверхностном слое литорали озера. Среднюю пробу составляли из 3–5 экземпляров, объединяя соответствующие части растений. Сушку производили в помещении до воздушно-сухого состояния. Среднюю пробу растительного материала измельчали в ручной кофемолке и истирали в агатовой ступке с добавлением нескольких капель этилового спирта. Из средней пробы отбирали навеску 2 г, которую дотирали до мелкодисперсного состояния. В металлический цилиндр вносили 0.5 г растертого материала, добавляли дозированное количество борной кислоты и прессовали таблетку-излучатель на гидравлическом прессе. Содержание 21 химического элемента в различных частях макрофитов определяли методом рентгенофлуоресцентного анализа (РФА). Измерения выполнены на волновом рентгеновском спектрометре S4 Pioneer (Bruker AXS, Germany). Погрешность метода РФА составляет 3–5% [11]. Полу-

Таблица 1. Координаты пунктов и сроки сбора растительного материала на территории Ольхонского района
Table 1. Coordinates of points and terms of plant material collection on the territory of Olkhonsky district

Вид Species	Координаты пункта сбора растительного материала Coordinates of the col- lection point for plant material	Части растения Part of plant	Месяцы / Months			
			V	VI	VII	VIII
<i>Potamogeton pectinatus</i>	N53,03169804° E106,80864600°	Побеги, соцветия, плоды Shoots, inflorescences, fruits	+	+	+	+
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	N53,13672404° E107,18428502°	Побеги, плоды Shoots, fruits	+			+
<i>Myriophyllum spicatum</i>	N53,22511900° E107,41079698°	Побеги Shoots		+		+
<i>Polygonum amphibium</i>	N53,03174003° E106,80789901°	Побеги, соцветия, плоды, корни Shoots, inflorescences, fruits, roots	+	+	+	+
<i>Elodea canadensis</i>	N53,004080° E106,420162°	Побеги Shoots		+	+	

ченные результаты сравнивали с литературными данными по *Ranunculus circinatus* Sibth. [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На химический состав растений оказывает влияние характеристики среды, в которой они произрастают. Пути поступления химических элементов в водные растения — это абсорбция корнями, если они присутствуют, и внекорневым путем из окружающей водной среды. Поверхностные воды Байкала имели минерализацию от 59.69 до 123.30 мг/дм⁻³ и по классификации О. А. Алекина [13] отнесены к маломинерализованным гидрокарбонатного класса, группы кальция, типа I.

В табл. 2 представлены сведения о содержании химических элементов в поверхностных водах оз. Байкал фоновых участков [14], в местности Калтыгей и на техногенно загрязненном участке Южного Байкала [15]. Из данных таблицы видно, что содержание в воде большинства элементов варьирует либо на низком ($C_v = 13\text{--}25\%$), либо на среднем ($C_v = 26\text{--}44\%$) уровне. К первым относятся Pb, Zn, Br, Rb, Al, S, Cr, ко вторым — Cu, Sr, Mn, Co. Содержание элементов в воде может изменяться при катастрофических нарушениях, вызванных природными или антропогенными факторами. Полученные нами данные для местности Калтыгей и литературные сведения свидетельствуют об отсутствии превышений норм, установленных как для токсичных тяжелых металлов (ТМ), негативно влияющих на растения даже в относительно невысоких концен-

трациях (Cd, Hg, Pb), так и для микроэлементов, необходимых для нормальной жизнедеятельности растительного организма, но являющихся токсичными при повышенном их уровне (Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Zn). Установленные концентрации в отобранных пробах на порядок ниже законодательно установленных значений ПДК. Концентрации Mg, Zn, Pb оказались на уровне предела обнаружения прибора во всех пробах. Ввиду отсутствия постоянной системы мониторинговых наблюдений на оз. Байкал, можно условно принять приведенные величины как показатели качества байкальской воды. Сравнительный анализ данных показывает, что фон Байкала неоднороден и зависит во многом от района озера, впадающих притоков, от использования водоема и прибрежных зон человеком. За последние годы посещаемость туристами оз. Байкал возросла в несколько раз, статистические данные о туристическом потоке на оз. Байкал свидетельствуют, что он растет ежегодно на 40%. Более 3 млн. человек посетили озеро Байкал в 2023 г., примерно две трети этого потока пришлось на Малое море.

Для озера характерна пространственно-временная неоднородность развития планктона (явление пэтчинга) и макрофитов. В результате рекреационной деятельности может происходить фрагментация или уничтожение местообитаний макрофитов, что приводит к изменениям видового богатства, обилия видов и структуры сообществ.

Среднее содержание химических элементов в макрофитах оз. Байкал в сравне-

Таблица 2. Содержание микроэлементов (мкг/дм³) в пробах воды оз. Байкал (собственные и литературные данные [13–15])**Table 2.** The content of microelements (µg/dm³) in water samples from Lake Baikal

Элементы Elements	Фоновый Байкал (2019)* Background Baikal (2019)* n = 78	Южный Байкал (2015)** Southern Baikal (2015)** n = 30	Калтыгей (2019–2020) n = 12	C, %	ПДК ¹ _{КБ} мкг/дм ³ МРС _{КБ} µg/dm ³	ПДК ² _{ВОЗ} мкг/дм ³ , WHO MAC, µg/dm ³
Al	4.823 ± 0.016	12.95 ± 0.07	5.468 ± 0.015	21	200–500	200
Fe	3.745 ± 0.034	7.467 ± 0.093	6.875 ± 0.072	34	300	300
Mn	2.147 ± 0.061	1.875 ± 0.056	1.46 ± 0.013	40	100	400
S	1920 ± 136	1862 ± 127	1509 ± 102	22	10000	—
Cr	0.094 ± 0.007	0.379 ± 0.014	0.108 ± 0.004	23	50	—
Co	0.214 ± 0.004	0.139 ± 0.003	0.148 ± 0.003	44	100	200
Ni	0.170 ± 0.003	0.116 ± 0.004	0.187 ± 0.005	20	20	70
Ba	20.175 ± 1.212	22.130 ± 0.943	19.167 ± 0.862	22	700	700
Cu	1.014 ± 0.006	1.137 ± 0.007	1.342 ± 0.007	28	1000	2000
Zn	1.105 ± 0.005	0.970 ± 0.003	0.682 ± 0.004	14	1	—
Br	23.11 ± 1.06	12.56 ± 0.95	25.54 ± 1.37	16	200	—
Rb	4.437 ± 0.068	6.257 ± 0.0753	3.231 ± 0.039	20	100 ³	—
Sr	165.4 ± 11.2	122.8 ± 12.3	96.7 ± 8.4	38	7000	—
Pb	0.272 ± 0.003	0.415 ± 0.006	0.211 ± 0.003	13	30	100

Примечание: ¹ ПДК КБ — предельно допустимые значения химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования, утвержденные Главным государственным санитарным врачом РФ. Постановление от 27.04.2003 года №78; ² ПДК ВОЗ — рекомендованные Всемирной организацией здравоохранения параметры в отношении химических веществ, которые находясь в питьевой воде, могут оказывать воздействие на здоровье; ³ рубидий хлорид. Прочерк означает, что данное вещество в списке нормируемых отсутствует. * [14]; ** [15]; *** [16].

Note: ¹ MPC KB — permissible limits for the content of chemicals in water of water bodies for domestic, drinking and cultural water use, approved by the Chief State Sanitary Doctor of the Russian Federation. Resolution No. 78 of April 27, 2003; ² WHO MAC — parameters recommended by the World Health Organization for chemicals that, when present in drinking water, may have an impact on health; ³ rubidium chloride. A dash means that this substance is not on the list of regulated substances. * [14]; ** [15]; *** [16].

нии с литературными сведениями представлено в табл. 3. Содержание большинства изученных биогенных элементов в исследуемых видах колеблется в узких пределах. Вариабельность концентрации биогенных элементов у растений в экосистеме Малого моря невысока ($C_v = 6–22\%$). Это говорит о сбалансированности химического состава видов и обеспеченности условий нормального роста и развития растений. Максимальное содержание Na, Mg, S, Cr отмечается у *Myriophyllum spicatum*, а максимум содержания Si, Fe, Sr у *Elodea canadensis*, что указывает на их повышенную способность к аккумуляции ряда химических элементов.

Содержание макроэлементов в макрофитах оз. Байкал (табл. 3) можно представить в виде убывающих рядов: *Elodea canadensis*: Ca > Fe > P = K >>

S > Si > Na > Mg > Cl; *Myriophyllum spicatum*: Ca > P > K > S > Fe > Na > Mg > Si > Cl; *Potamogeton perfoliatus*: Ca > K > Fe > S > Na > P > Mg > Si > Cl; *Potamogeton pectinatus*: K > Fe > S > Ca > Na > P > Mg > Si > Cl; *Polygonum amphibium*: Ca > Fe > K > S > P > Na > Mg > Si > Cl.

Из приведенных данных следует, что как последовательность убывающих концентраций макроэлементов, так и сами концентрации в побегах макрофитов существенно различались. Среди исследуемых видов максимальное содержание Ca отмечено у *Polygonum amphibium*, P, K, S, Na, Mg у *Myriophyllum spicatum*, Fe и Si у *Elodea canadensis*. Минимальные значения содержания макроэлементов зарегистрированы: Ca, P у *Potamogeton pectinatus*, K, S, Si у *Polygonum amphibium*, Fe P. *perfoliatus*, Na, Mg, Cl у *Elodea canadensis*.

Таблица 3. Среднее содержание химических элементов в макрофитах оз. Байкал
Table 3. The average of content of chemical elements in macrophytes of Lake Baikal

Элементы Elements	<i>Elodea canadensis</i> n = 16	<i>Myriophyllum spicatum</i> n = 12	<i>Potamogeton perfoliatus</i> n = 12	<i>Potamogeton pectinatus</i> n = 15	<i>Polygonum amphibium</i> n = 15	Cv, %	<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.*	Избыточное или токсичное содержание ** Excessive or toxic content **	ПДК мкг/г*** MPC µg/kg**
Содержание, % Content,									
Na	0.138 ± 0.0031	0.331 ± 0.004	0.224 ± 0.003	0.234 ± 0.004	0.152 ± 0.003	13	—	—	
Mg	0.068 ± 0.007	0.114 ± 0.008	0.094 ± 0.008	0.103 ± 0.008	0.082 ± 0.007	15	—	> 1.50	
Al	0.005 ± 0.002	0.005 ± 0.002	0.049 ± 0.009	0.011 ± 0.006	0.016 ± 0.006	21	—	0.050	0.5
Si	0.173 ± 0.010	0.087 ± 0.009	0.075 ± 0.009	0.056 ± 0.008	0.047 ± 0.008		—	—	
K	0.525 ± 0.012	0.613 ± 0.012	0.581 ± 0.012	0.563 ± 0.012	0.482 ± 0.011	12	—	> 6.0	
P	0.527 ± 0.007	0.683 ± 0.007	0.195 ± 0.003	0.167 ± 0.005	0.178 ± 0.005	15	—	> 1.0	
S	0.420 ± 0.008	0.562 ± 0.008	0.393 ± 0.009	0.401 ± 0.008	0.353 ± 0.009	22	—	> 1.0	
Cl	0.011 ± 0.008	0.021 ± 0.008	0.023 ± 0.008	0.031 ± 0.007	0.029 ± 0.008		—	0.050-0.10	
Ca	0.722 ± 0.020	0.982 ± 0.031	0.644 ± 0.025	0.342 ± 0.020	0.991 ± 0.029	17	—	> 5.0	
Fe	0.605 ± 0.006	0.498 ± 0.005	0.425 ± 0.005	0.439 ± 0.005	0.595 ± 0.006	16	0.569	> 0.50	0.2-0.5
Содержание, мкг/г, Content, µg/g									
Mn	311 ± 64	283 ± 60	456 ± 65	587 ± 62	309 ± 63	40	518	300-5000	100-500
Cu	81.3 ± 1.9	34.7 ± 1.8	20.3 ± 1.5	28.2 ± 1.6	101.4 ± 2.0	32	7.6	20	80-100
Cr	7.1 ± 1.2	11.5 ± 2.8	4.4 ± 0.8	10.4 ± 2.7	5.4 ± 0.9	19	5.1	5-30	5-10
Ni	6.2 ± 0.9	5.1 ± 0.9	4.3 ± 0.9	6.0 ± 0.9	4.0 ± 0.8	18	5.0	10	5-10
Zn	24.4 ± 8.9	28.2 ± 8.6	31.3 ± 8.1	36.6 ± 8.2	20.6 ± 8.0	14	9	100	5000
Br	32.3 ± 8.2	25.5 ± 8.0	32.6 ± 8.2	30.4 ± 8.1	24.2 ± 8.0	9	—	—	—
Rb	5.5 ± 2.1	6.2 ± 2.2	8.3 ± 2.3	7.4 ± 2.5	4.4 ± 2.0	12	—	—	—
Zr	25.9 ± 8.0	34.2 ± 8.3	26.7 ± 8.1	31.6 ± 8.6	52.3 ± 8.9	44	—	—	—
Pb	9.2 ± 2.6	8.1 ± 2.5	4.3 ± 2.1	7.4 ± 2.4	4.4 ± 2.3	13	—	5-10	5-10
Ti	64.8 ± 2.6	92.7 ± 3.3	68.9 ± 2.7	73.5 ± 2.8	77.1 ± 2.7	23	—	—	—
Sr	295 ± 40	122 ± 44	78 ± 23	165 ± 43	247 ± 35		—	—	—

Примечание. * Среднее значение и ошибка. * [12, 17]; ** [18, 19]; *** [16]. Прочерк означает отсутствие данных.
Note. * Mean and standard error. * [12, 17]; ** [18, 19]; *** [16].

При оценке качества окружающей среды особое внимание уделяется содержанию токсичных элементов, представляющих наибольшую опасность для биоты. Согласно полученным нами результатам (табл. 3), наблюдаются следующие последовательности их содержания в исследованных видах: *Elodea canadensis*: $Mn > Sr > Cu > Ti > Zr > Zn > Pb > Cr > Ni > Rb$; *Myriophyllum spicatum*: $Mn > Sr > Ti > Cu > Zr > Zn > Cr > Pb > Rb > Ni$; *Potamogeton perfoliatus*: $Mn > Sr > Ti > Zn > Zr > Cu > Rb > Cr > Pb = Ni$; *Potamogeton pectinatus*: $Mn > Sr > Ti > Zn > Zr > Cu > Cr > Rb = Pb > Ni$; *Polygonum amphibium*: $Mn > Sr > Cu > Ti > Zr > Zn > Cr > Rb = Pb > Ni$.

Среди микроэлементов и потенциально токсичных металлов максимальное содержание Mn, Zn, Rb отмечено у *Potamogeton pectinatus*, Cu у *Polygonum amphibium*, Ti, Cr у *Myriophyllum spicatum*, Sr, Pb, Ni у *Elodea canadensis*. Минимальные концентрации зарегистрированы Mn у *Myriophyllum spicatum*, Cu, Zr, Cr, Pb, Sr у *Potamogeton perfoliatus*, Zn, Rb, Ni у *Polygonum amphibium*, Ti у *Elodea canadensis*.

Для наиболее токсичного металла свинца, построен ряд убывания концентраций: *Elodea canadensis* → *Myriophyllum spicatum* → *Potamogeton pectinatus* → *P. perfoliatus* = *Polygonum amphibium*. Исследуемые виды в убывающем ряду содер-

жания меди располагаются следующим образом: *Polygonum amphibium* → *Elodea canadensis* → *Myriophyllum spicatum* → *Potamogeton pectinatus* → *P. perfoliatus*. Наиболее активно накапливают цинк побеги рдеста гребенчатого. Следует отметить повышенное содержание Sr во всех исследуемых видах макрофитов, которое варьирует от 78 до 295 мкг/г.

С учетом выявленной накопительной активности исследованных видов и способности к биофильтрации можно рекомендовать в качестве потенциальных видов-индикаторов загрязнения водной среды *Elodea canadensis* и *Polygonum amphibium*.

На обследованной территории уровень варьирования содержания большей части элементов у исследованных видов находится на среднем уровне ($C_v = 17–25\%$). Повышенное и высокое варьирование содержания ($C_v = 26–44\%$) отмечены для Mn, Cu, Zr. Обращает на себя внимание существенный размах варьирования содержания Cu (20.3–101.4 мкг/г).

При значительном антропогенном прессе, который испытывают рекреационные территории в летний период, в водосборы попадает много остатков антропогенной деятельности способных аккумулироваться в биологических объектах. В связи с этим, для некоторых представителей эндемичной биоты

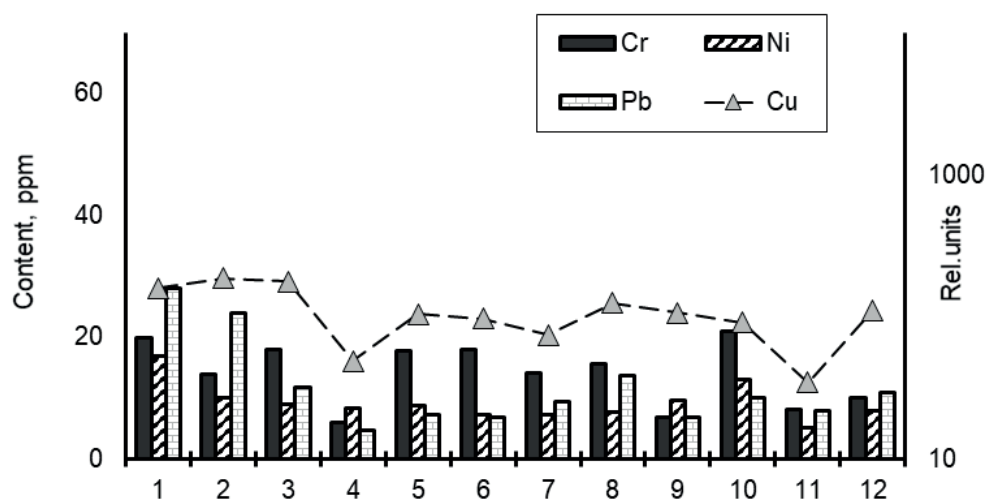


Рис. 1. Среднее содержание некоторых тяжелых металлов в *Potamogeton pectinatus* в разных местах отбора проб на западном побережье оз. Байкал: 1 – Базарная; 2 – Куркутская; 3 – Бурлюк; 4 – Улан; 5 – Мухур; 6 – Тутай; 7 – Шактура; 8 – Шиды; 9 – Улирба; 10 – Онтохой; 11 – Хунжир-Наганский; 12 – Сарма.

Fig. 1. Average of content of heavy metals in *Potamogeton pectinatus* depending on the sampling location on the west coast of Lake Baikal: 1 – Bazarnaya; 2 – Kurkutsкая; 3 – Burlyuk; 4 – Ulan; 5 – Mukhur; 6 – Tutai; 7 – Shaktura; 8 – Shida; 9 – Ulirba; 10 – Onthoi; 11 – Khunzhir-Nagansky; 12 – Sarma.

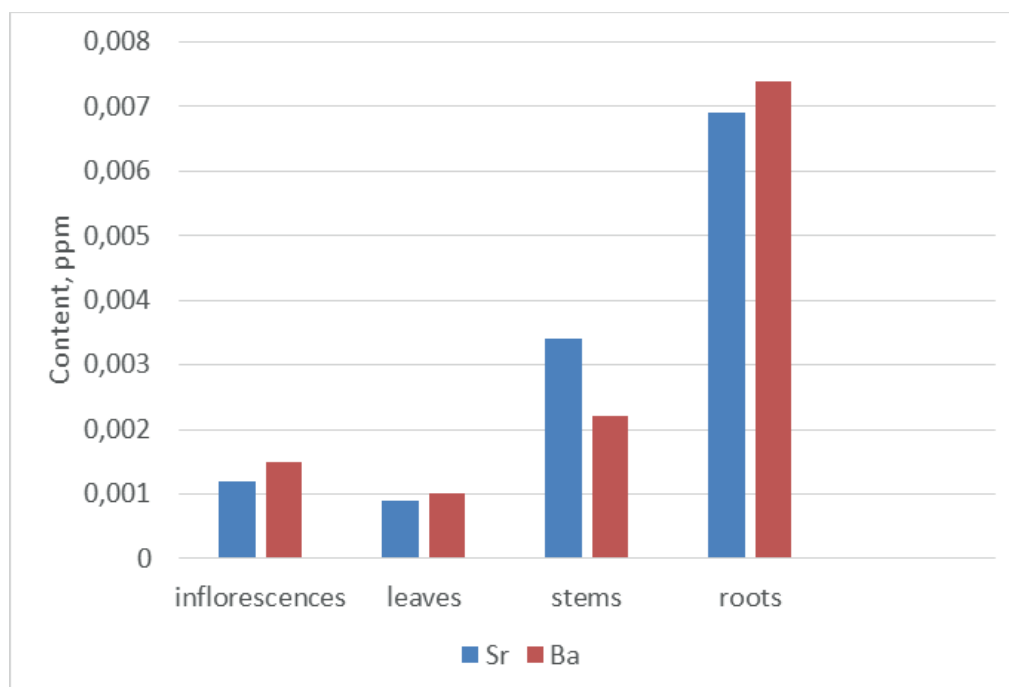


Рис. 2. Содержание Sr и Ba в разных органах *Polygonum amphibium*.
Fig. 2. Content of Sr and Ba in different organs of *Polygonum amphibium*.

(рачек *Epischura baikalensis*) создаются благоприятные условия, чтобы перерабатывать органику, попадающую с рекреационных территорий.

Наибольшее превышение ПДК для меди отмечено в *Polygonum amphibium* и *Elodea canadensis* (табл. 3). Отметим, что *Elodea canadensis* инвазивный вид, который за несколько десятилетий широко расселился в южной литорали озера, и это вызывает тревогу среди экологов. Полученные данные говорят о том, что макрофиты оз. Байкал выполняют функцию естественного биофильтра, депонирующего биогенные элементы, а также токсические вещества, поступающие с водосборной площади в летнее время. Виды, осуществляющие биофильтрацию и имеющие более развитую фотосинтезирующую поверхность, соответственно содержат больше тяжелых металлов. Из исследованных нами видов оба вида рдестов *Potamogeton perfoliatus* и *Potamogeton pectinatus* накапливают максимальные концентрации Mn (587 и 456 мкг/г соответственно), что выше примерно в 2 раза, чем у *Myriophyllum spicatum* (283 мкг/г). На территории Бурятии, в растениях из оз. Гусино содержание марганца в *Myriophyllum spicatum* L. составляет 471 ± 5 мг/кг, тогда как у *Ranunculus circinatus* Sibth. — 6439 ± 84 мг/кг, то есть выше на порядок [12, 17].

Данные о среднем содержании некоторых ТМ в *Potamogeton pectinatus* (рдест гребенчатый) в спектре микроэкологических условий в пелагиали западного побережья оз. Байкал показаны на рис. 1. Выявлены различия в содержании Cr, Ni, Pb, Cu в надземных частях рдеста в прибрежных акваториях. Содержание Cr в большинстве пунктов обследования превышает ПДК (10 мкг/г), а содержание Ni и Cu, в основном, меньше ПДК. Достаточно высокое содержание Pb обнаружено в наиболее посещаемых бухтах Базарная (9.7 мкг/г) и Куркутская (7.6 мкг/г), в которых превышение содержания этого элемента по сравнению с содержанием в других пунктах (5.6–5.0 мкг/г) составило в 1.5 раза. Установлено, что увеличение туристического потока в летнее время при отсутствии необходимой инфраструктуры на водоохранной территории по сравнению с фоновыми нагрузками, влечет конвертирование химических сбросов антропогенной природы в фитомассу водных растений [20].

Различия в накоплении ТМ в разных органах водных растений представляют интерес для выявления путей их поглощения и передвижения. С этой целью определяли содержание Sr и Ba в различных органах *Polygonum amphibium* (рис. 2). Минимальными значениями содержа-

ния обоих металлов характеризуются листья, а максимальные их концентрации зарегистрированы в корнях. Интересно отметить, что в листьях содержание Sr больше по сравнению с Ba, а в корнях наблюдается обратное соотношение этих металлов. Анализ полученных данных показывает, что оба металла поступают в растение из грунта, задерживаются в корнях и слабо передвигаются в надземные части рдеста гребенчатого.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Озеро Байкал является прохладным и мало-минерализованным, общая минерализация составляет 123.91 мг/дм³. На момент исследования концентрации химических элементов и ионов тяжелых металлов в озере не превышали ПДК, за исключением меди. Результаты анализа содержания химических элементов в макрофитах оз. Байкал, проведенного в заповеднике «Прибайкальский национальный парк» в период 2020–2022 гг., показали различия в содержании некоторых ТМ в зависимости от места сбора и биологического вида растений. Это позволяет сделать вывод, что антропогенное загрязнение на берегах озера оказывает влияние на элементный состав водных растений.

Изученные виды: *Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Myriophyllum spicatum*

L., *Polygonum amphibium* (L.) S. F. Grey., *Elodea canadensis* Michx. реагировали на антропогенную нагрузку водного объекта в разной степени. С учетом выявленной накопительной активности исследованных видов и способности к биофильтрации можно рекомендовать в качестве потенциальных видов-индикаторов загрязнения водной среды *Elodea canadensis* и *Polygonum amphibium*. *Elodea canadensis* с учетом ее биологии особенно перспективна как модельный объект для биотестирования, поскольку она больше других видов аккумулирует тяжелые металлы.

Результаты исследования могут быть использованы для создания информационной основы химического мониторинга экологической безопасности и принятия решений для предотвращения отрицательных последствий туристической деятельности для озера Байкал. Необходимо продолжение постоянных биогеохимических исследований в мониторинговом режиме, особенно в районах рекреационной нагрузки на оз. Байкал.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю признательность за участие в полевых работах по Малому морю сотрудникам ФГБУН «Заповедное Прибайкалье» к.б.н. А. В. Мокрому и Л. Н. Молдавской, за ценные советы и рекомендации при выполнении работы — д.т.н., профессору В. А. Верхозина (ИРНИТУ) и к.х.н., с.н.с. Е. В. Чупариной (ИГ им. А. П. Виноградова СО РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды в Иркутской области: 2021 г.» <https://irkobl.ru/sites/ecology/2954%20Иркутск%20Природа%20Макет.pdf>
2. Кривина Е. С., Тарасова Н. Т. 2018. Изменения таксономической структуры фитопланктона малых водоемов после прекращения техногенной эксплуатации / Е.С. Кривина, Н.Т. Тарасова. — Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 160(2): 292–307. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=35740605>
3. Анциферова Г. А., Русова Н. И., Шевырев С. Л., и др. 2020. Трансформации природных водоемов как эталон состояния водных экосистем особо охраняемых и антропогенно-нагруженных территорий. — Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. (4): 53–60. <https://doi.org/10.17308/geo.2020.4/3065>
4. Азовский М. Г., Чепинога В. В. 2007. Флора высших растений озера Байкал. Иркутск. 157 с.
5. Лебедева О. А., Гарин Э. В., Беляков Е. А. 2015. Образование наземной формы у *Batrachium circinatum* (Sibth.) Sprach. (Ranunculaceae Juss.) в условиях колеблющегося уровня воды. — Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 12(8): 1442–1444. <https://applied-research.ru/ru/article/view?id=8169>
6. Верхозина В. А., Белых О. А., Верхозина Е. В. 2022. Изменение бактериального сообщества в литоральной зоне экосистемы южной части озера Байкал под воздействием антропогенной нагрузки. — Известия Байкальского гос. университета. 32(2): 397–406. [https://doi.org/10.17150/2500-2759.2022.32\(2\).397-406](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2022.32(2).397-406)

7. Квеститадзе Г. И., Хатисашвили Г. А., Садуншвили Т. А. 2005. Метаболизм антропогенных токсикантов в высших растениях. М. 199 с.
8. Белых О. А. 2014. Экологический мониторинг травянистого покрова Южной Сибири. Иркутск. 150 с.
9. Белых О. А., Глызин Л. А., Константинова Е. А., Глызина О. Ю. 2019. Фильтрационные возможности сообщества *Lubomirskia baicalensis* в условиях модельного эксперимента. — Известия Байкальского гос. университета. 29(2): 179–184. [https://doi.org/10.17150/2500-2759.2019.29\(2\).179-184](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2019.29(2).179-184)
10. Ali S., Abbas Z., Rizwan M., Zaheer I. E., Yavaş İ., Ünay A., Abdel-Daim M. M., Bin-Jumah M., Hasanuzzaman M., Kalderis D. 2020. Application of floating aquatic plants in phytoremediation of heavy metals polluted water: A review. — Sustainability. 12(5): 1927. <https://doi.org/10.3390/su12051927>
11. Чупарина Е. В., Мартынов А. М. 2011. Применение неструктивного РФА для определения элементного состава лекарственных растений. — Журнал аналитической химии. 66(4): 399–405. <https://elibrary.ru/item.asp?id=16311412>
12. Жигжитжапова С. В., Дыленова Е. П., Никитина Е. П. и др. 2022. Тяжелые металлы и жирнокислотный состав растений *Ranunculus circinatus* Sibth. (Ranunculaceae) из дельты реки Селенги. — Химия растительного сырья. (40): 171–179. <https://doi.org/10.14258/jcprm.20220411286>
13. Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. 1973. Руководство по химическому анализу вод суши / Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР. Гидрохим. ин-т. 3-е изд. Л. 269 с.
14. Гребенищикова В. И., Кузьмин М. И., Демьянович В. М. 2024. Разнонаправленная динамика химического состава воды Байкальской экосистемы (Байкал, притоки, исток р. Ангара). — Геология и геофизика. 65(3): 386–400. <https://doi.org/10.15372/GIG2023162>
15. Каницкая Л. В., Мокрый А. В., Белых О. А., Смирнова Е. В. 2015. Оценка экологической пригодности водотоков города Байкальска для развития туризма. — Фундаментальные исследования. (7–3): 463–467. <https://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=38759>
16. Критерии оценки экологической обстановки территорий для выявления зон чрезвычайной экологической ситуации и зон экологического бедствия. (утв. Минприроды РФ 30.11.1992). <https://docs.cntd.ru/document/901797511>
17. Жигжитжапова С. В., Павлов В. Г., Ширеторова В. Г. и др. 2019. Содержание металлов в водных растениях оз. Гусиное. — Вода: химия и экология. 1–2: 34–40. <https://elibrary.ru/item.asp?id=37613772>
18. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. 1989. Микроэлементы в почвах и растениях. М. 439 с.
19. Ильин В. Б., Сысо А. И. 2001. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 229 с.
20. Манасыпов Р. М., Кирпотин С. Н., Покровский О. С., Широкова Л. С. 2012. Особенности элементного состава озерных вод и макрофитов термокарстовых экосистем субарктики Западной Сибири. — Вестник Томского государственного университета. Биология. 3(19): 186–198. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18037927>

Features of the Elemental Composition of Some Lake Baikal Macrophytes

© 2024. O. A. Belykh

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russia
e-mail: olga.belykh@klgtu.ru

Abstract. The content of 21 chemical elements in four types of macrophytes collected on the coast of Lake Baikal in the Irkutsk region in 2020–2021 was studied. The article discusses the features of the elemental composition of biogenic elements and the accumulation of heavy metals in higher aquatic plants growing in the bays, which experience high summer recreational pressure. In summer, macrophytes of the lake Baikal perform the function of a natural biofilter, depositing biogenic elements and toxic substances from the catchment area. The studied species of *Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Polygonum amphibium* (L.) S.F. Grey., *Elodea canadensis* Michx can serve as indicators of eutrophication of water bodies. It was established that no excess of MPC was observed in the objects of study. The experiment can serve as a justification for the use of the XRF method (X-ray fluorescence analysis) as a means of monitoring the state of coastal ecosystems. The results of the study are important for creating an information base for chemical monitoring and decision-making to prevent the negative consequences of tourism and the environmental safety of Lake Baikal.

Keywords: *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Polygonum amphibium*, *Elodea canadensis*, macrophytes, elemental composition, anthropogenic impact, Lake Baikal

ACKNOWLEDGMENTS

The author expresses her sincere gratitude to the staff of the Pribaikalsky National Park A.V. Mokriy, Cand. Biol. Sci., and L. N. Moldavskaya for participation in field work in the Maloe More Strait, to V. A. Verkhovzina, Dr. Tech. Sci., Professor of Irkutsk National Research Technical University and E.V. Chuparina, Cand. Biol. Sci., senior researcher at The Vinogradov Institute of Geochemistry SB RAS for their valuable advice and recommendations in the course of research.

REFERENCES

1. State report «On the state and protection of the environment in the Irkutsk region: 2021». <https://irkobl.ru/sites/ecology/2954%20Иркутск%20Природа%20Макет.pdf> (In Russian)
2. Krivina E. S., Tarasova N. G. 2018. Changes in the taxonomic structure of phytoplankton inhabiting small water bodies as a consequence of the technogenic impact. — *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki.* 160(2): 292–307. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=35740605> (In Russian)
3. Antsiferova G. A., Rusova N. I., Shevyrev S. L. et al. 2020. Transformation of natural water bodies as a standard of the state of aquatic ecosystems of specially protected and urbanized territories. — *Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology.* 4: 53–60. <https://doi.org/10.17308/geo.2020.4/3065>
4. Azovskij M. G., Chepinoga V. V. 2007. [Flora of the higher plants of Lake Baikal]. Irkutsk. 157 p. (In Russian)
5. Lebedeva O. A., Garin E. V., Belyakov E. A. 2015. The formation of land forms in *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. (Ranunculaceae Juss.) under conditions of fluctuating water levels. — *International Journal of Applied and Fundamental Research.* 12(8): 1442–1444. <https://applied-research.ru/en/article/view?id=8169> (In Russian)
6. Verkhovzina V. A., Belykh O. A., Verkhovzina E. V. 2022. Changes in the bacterial community in the littoral zone of the ecosystem of the southern part of Lake Baikal under the influence of anthropogenic load. — *Bulletin of Baikal State University.* 32(2): 397–406. [https://doi.org/10.17150/2500-2759.2022.32\(2\).397-406](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2022.32(2).397-406) (In Russian)
7. Kvesitadze G. I., Khatisashvili G. A., Sadunishvili T. A. 2005. [Metabolism of anthropogenic toxicants in higher plants]. Moscow. 199 p. (In Russian)
8. Belykh O. A. 2014. [Ecological monitoring of grass cover in Southern Siberia]. Irkutsk. 150 p. (In Russian)
9. Belykh O. A., Glyzin L. A., Konstantinova E. A., Glyzina O. Yu. 2019. Filtration capacities of *Lubomirskia baicalensis* biocenosis in condition of a model experiment. — *Bulletin of Baikal State University.* 29(2): 179–184. [https://doi.org/10.17150/2500-2759.2019.29\(2\).179-184](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2019.29(2).179-184) (In Russian)
10. Ali S., Abbas Z., Rizwan M., Zaheer I. E., Yavaş İ., Ünay A., Abdel-Daim M. M., Bin-Jumah M., Hasanuzzaman M., Kalderis D. 2020. Application of floating aquatic plants in phytoremediation of heavy metals polluted water: A review. — *Sustainability.* 12(5): 1927. <https://doi.org/10.3390/su12051927>
11. Chuparina E. V., Martynov A. M. 2011. Application of non-destructive X-ray fluorescence analysis to determine the elemental composition of medicinal plants. — *J. Analyt. Chem.* 66(4): 389–395. <https://doi.org/10.1134/S106193481104006X> (In Russian)
12. Zhigzhitzhapova S. V., Dylenova E. P., Nikitina E. P. et al. 2022. Heavy metals and fatty acid composition of *Ranunculus circinatus* (Sibth.) Spach (Ranunculaceae) from the delta of the Selenga River. — *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya.* (40): 171–179. <https://doi.org/10.14258/jcprm.20220411286> (In Russian)
13. Alekin O. A., Semenov A. D., Skopincev B. A. 1973. [Rukovodstvo po himicheskomu analizu vod sushi / Gl. upr. gidrometeorol. sluzhby pri Sovete Ministrov SSSR. Hidrohim. in-t]. 3-e izd. Leningrad. 269 p. (In Russian)
14. Grebenshchikova V. I., Kuzmin M. I., Demyanovich V. M. 2024. Different dynamics of the chemical composition of water in the Baikal ecosystem (Baikal, its tributaries, and the source of the Angara River. — *Russ. Geol. Geophys.* 65(3): 353–365. <https://doi.org/10.2113/RGG20234650>

15. Kanickaya L. V., Mokryy A. V., Belykh O. A., Smirnova E. V. 2015. Environmental assessment of Baikalsk Area rivers for tourism and recreation development. — *Fundamental Research*. (7–3): 463–467. <https://fundamental-research.ru/en/article/view?id=38759> (In Russian)
16. [Criteria for assessing the environmental situation of territories to identify zones of ecological emergencies and disasters (approved by The Ministry of Natural Resources of the Russian Federation on 30.11.1992)]. <https://docs.cntd.ru/document/901797511> (In Russian)
17. Zhigzhitzhapova S. V., Pavlov V. G., Shiretorova V. G. et al. 2019. Metal content in aquatic plants of Lake Gusinoe. — *Water: Chemistry and Ecology*. 1–2: 34–40. <https://elibrary.ru/item.asp?id=37613772> (In Russian)
18. Kabata-Pendias A., Pendias H. 1989. Trace elements in soils and plants. Moscow. 439 p. Transl. from English. (In Russian)
19. Ilyin V. B., Syso A. I. 2001. [Trace elements and heavy metals in soils and plants of the Novosibirsk region.]. Novosibirsk. 229 p. (In Russian)
20. Manasyrov R. M., Kirpotin S. N., Pokrovsky O. S., Shirokova L. S. 2012. Features of the elemental composition of lake waters and macrophytes in thermokarst subarctic ecosystems of Western Siberia. — *Tomsk State University Journal of Biology*. 3(19): 186–198. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18037927> (In Russian)

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

УДК 615.322

ОНКОПРОТЕКТОРНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ СУЛЬФОРАФАНА

© 2024 г. Д. С. Дергачев¹, Е. Е. Лесиовская², А. П. Козлова³, *, М. А. Суботялов^{3,4}

¹Медицинские системы, Санкт-Петербург, Россия

²Научно-клинический центр токсикологии имени академика С. Н. Голикова
Федерального медико-биологического агентства, Санкт-Петербург, Россия

³Новосибирский государственный педагогический университет, Новосибирск, Россия

⁴Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

*e-mail: anna-gajdarova@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.03.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 07.04.2024 г.

Известно, что природные соединения имеют терапевтический потенциал при многих заболеваниях человека. Одним из таких соединений является сульфорафан. В последние годы проводится все больше исследований по оценке его онкопротекторного потенциала. Роль сульфорафана при онкологических заболеваниях заключается в основном в регуляции потенциальных биомаркеров для активации или ингибирования связанных сигнальных путей. Это соединение продемонстрировало многообещающее ингибирующее действие на клетки рака молочной железы, легких, печени и других злокачественных опухолей. В настоящем обзоре представлены данные об активности и функциональных механизмах сульфорафана при различных онкологических заболеваниях, а также исследования эффективности и токсичности этого соединения.

Ключевые слова: биологическая активность, сульфорафан, противоопухолевая активность, фармакогнозия

DOI: 10.31857/S0033994624030099, **EDN:** PTOIYM

Онкологические заболевания являются одной из основных причин смертности во всем мире и медико-социальной проблемой общественного здравоохранения. По данным ВОЗ, в 2018 году было зарегистрировано 18.1 миллионов новых случаев заболеваний и 9.6 миллионов смертей. Эти статистические данные резко возросли за последние несколько лет и, как ожидается, удвоятся к 2040 году [1]. Лучевая терапия, хирургия и фармакологические препараты в настоящее время являются эффективными методами лечения злокачественных опухолей. Однако все они связаны с разными рисками, особенно при химиотерапии. Фармакологические препараты имеют серьезные побочные эффекты, такие как нарушение функций печени, подавление функций костного мозга и нейротоксичность [2, 3], поэтому остается актуальным поиск противоопухолевых соединений из природных источников.

Вторичные метаболиты растений демонстрируют химическое и структурное разноо-

бразие, что открывает большие перспективы в качестве терапевтических средств при лечении онкологических заболеваний. Они воздействуют только на онкоциты, а здоровые клетки остаются при этом не затронутыми. В новых тенденциях лечения онкопатологий природные биологически активные соединения уже давно стали частью химиотерапии [4]. Одним из таких перспективных соединений является сульфорафан (SFN).

Целью данной работы явился анализ терапевтического потенциала SFN как перспективного противоопухолевого соединения.

При подготовке настоящей публикации использованы статьи в изданиях, включенных в PubMed. Глубина поиска составила 15 лет, также в обзор был включен ряд более ранних работ, соответствующих теме исследования. Для отбора публикаций были выбраны статьи, отвечающие требованиям рандомизированных клинических исследований.

Сульфорафан

Сульфорафан ($C_6H_{11}S_2NO$, 1-изотиоцианато-4-(метилсульфинил)бутан) представляет собой соединение изотиоцианатной (ITZ) группы сероорганических соединений. ITZ — продукты гидролиза глюкозинолатов, вторичных метаболитов растений, которые в высоких концентрациях обнаруживаются в компонентном составе представителей семейства Крестоцветные Brassicaceae. Известно, что ITZ синтезируются и сохраняются в растениях в виде глюкозинолатов и высвобождаются при повреждении тканей растений. SFN является наиболее характерным соединением ITZ, продукт гидролиза глюкорафанина (GFN). GFN содержится в овощах в разных количествах, в зависимости от типа выращиваемого сорта овощей и времени после прорастания растения. GFN наиболее распространен в брокколи (*Brassica oleracea* var. *italica* Plenck), его содержание в сухом веществе составляет от 0.8 до 21.7 мкмоль/г. Было показано, что другие растения семейства Крестоцветные, такие как брюссельская капуста (*Brassica oleracea* var. *gemmifera* DC.) и др., также богаты предшественником SFN [5, 6].

Соединение было впервые синтезировано в 1948 г. Затем, в 1992 г., было обнаружено, что растения семейства Крестоцветные своими химиопрофилактическими свойствами обязаны SFN [7–9].

Абсолютная биодоступность SFN составляет около 80%, он легко всасывается и выводится, а период его биологического полураспада составляет всего несколько часов. SFN в основном метаболизируется по пути меркаптуровой кислоты *in vivo*. После приема внутрь он всасывается в тонкой кишке и пассивно диффундирует в кровоток. Сначала он связывается с тиольными фрагментами белков плазмы и проникает в клетку через плазматическую мембрану, затем реагирует с глутатионом с образованием конъюгата, после чего следует серия последовательных трансформаций, катализируемых γ -глутамилтранспептидазой, цистеинилглициназой и N-ацетилтрансферазой. Конъюгат выводится транспортным белком и метаболизируется до меркаптуровой кислоты. Далее эти метаболиты транспортируются в почки и избирательно в мочевой пузырь посредством экскреции с мочой [10]. Кроме того, SFN может подвергаться взаимному превращению в эруцин [1-изотиоцианато-4-(метилтио)бутан], который затем метаболизируется таким же образом, как и SFN [11].

Следует отметить, что SFN демонстрирует самую высокую биодоступность среди известных антиоксидантных фитохимических веществ, таких как кверцетин (в 20 раз выше) и куркумин (в 80 раз выше) [12]. Это дает SFN высокий потенциал для использования в качестве нутрицевтика для улучшения состояния здоровья или в качестве фармацевтического средства для профилактики и коррекции некоторых патологий.

SFN оказывает терапевтическое действие посредством различных механизмов, таких как детоксикация канцерогенов посредством блокирования метаболических ферментов фазы I, а также путем остановки клеточного цикла в фазах G2/M и G1 для ингибирования пролиферации клеток. SFN способен усиливать активность нескольких классов противоопухолевых препаратов, включая паклитаксел, доцетаксел и гемцитабин, посредством аддитивного и синергического действия [13].

Текущие исследования подтвердили, что SFN обладает не только детоксикационным [14], антиоксидантным [15], противовоспалительным [16], иммунорегулирующим [12], антиадипогенным [17], кардиопротекторным [18] и противодиабетическим [19] эффектами, но также оказывает антиканцерогенное действие при многих видах рака, таких как рак легких, рак молочной железы, рак толстой кишки, рак простаты и пр. [10].

SFN способствует запрограммированной гибели/апоптозу клеток, индуцирует остановку клеточного цикла, ингибирует ангиогенез, уменьшает воспаление, изменяет восприимчивость к канцерогенам, уменьшает инвазию и метастазирование (табл. 1) [20]. Данные также свидетельствуют о том, что SFN может воздействовать на эпигенетические изменения, обращая вспять аберрантные изменения в транскрипции генов посредством механизмов ингибирования деацетилазы гистонов, глобального деметилирования и модуляции микроРНК [21].

Действие SFN при раке молочной железы

Механизм действия SFN является разнонаправленным и включает повышение уровня ферментов детоксикации, снижение ферментативной активности цитохрома P450, снижение жизнеспособности/пролиферации раковых клеток за счет ингибирования клеточного цикла, индукции апоптоза и аутофагии, а также уничтожение раковых стволовых клеток [38].

Таблица 1. Механизм действия СФН на опухоли человека
Table 1. Mechanism of SFN antitumor action in humans

Опухоли Tumors	Механизм действия Mechanism of action	Ссылка Reference
Рак молочной железы Breast cancer	Реверсивная множественная лекарственная устойчивость, апоптоз↑ Reversible multidrug resistance, apoptosis↑	22
Рак молочной железы Breast cancer	Миграция и инвазия↓, апоптоз↑, пролиферация↓ Migration and invasion↓, apoptosis↑, proliferation↓	23
Рак молочной железы Breast cancer	Апоптоз↑, остановка фазы клеточного цикла G2/ M Apoptosis↑, G2/M cell cycle arrest	24
Гепатоцеллюлярная карцинома Hepatocellular carcinoma	Апоптоз↑, остановка фазы клеточного цикла G0 / G1 Apoptosis↑, G0/G1 cell cycle arrest	25
Гепатоцеллюлярная карцинома Hepatocellular carcinoma	Апоптоз↑, радиационно-индуцированная гибель клеток↑ Apoptosis↑, radiation-induced cell death	26
Гепатоцеллюлярная карцинома Hepatocellular carcinoma	Апоптоз↑, пролиферация↓ Apoptosis↑, proliferation↓	27
Рак легких Lung cancer	Апоптоз↑, миграция и инвазия↓, пролиферация↑ Apoptosis↑, migration and invasion↓, proliferation↓	28
Немелкоклеточный рак легкого Non-small cell lung cancer	Апоптоз↑, пролиферация↓ Apoptosis↑, proliferation↓	29
Рак шейки матки Cervical cancer	Апоптоз↑, пролиферация↓ Apoptosis↑, proliferation↓	30
Рак яичников Ovarian cancer	Апоптоз↑, пролиферация↓ Apoptosis↑, proliferation↓	31
Рак толстой кишки Colon cancer	Апоптоз↑, остановка фазы клеточного цикла G2/ M Apoptosis↑, G2/M cell cycle arrest	32
Рак желудка Gastric cancer	Апоптоз↑, миграция и инвазия↓ Apoptosis↑, migration and invasion↓	33
Лимфома Lymphoma	Апоптоз↑ Apoptosis↑	34
Рак щитовидной железы Thyroid cancer	Апоптоз↑, пролиферация↓ Apoptosis↑, proliferation↓	35, 36
Рак предстательной железы Prostate cancer	Апоптоз↑, репликация ДНК↓, транскрипция ферментов, детоксицирующих канцерогены↑ Apoptosis↑, DNA replication↓, transcription of cancer detoxification enzymes↑	37

Примечание. ↑ — активация/усиление регуляции; ↓ — подавление/понижение.
Note. ↑ — activation/increase of regulation; ↓ — suppression/reduction.

Противораковая активность SFN при раке молочной железы, по-видимому, зависит от дозы. Например, SFN в концентрации 40 мкм способствует индукции ранних/поздних апоптотических и некротических клеток аденокарциномы молочной железы (MDA-MB 231) [39]. Кастро и др. наблюдали аналогичное воздействие SFN на негативные клетки рака молочной железы с 45%-ным снижением их роста при дозировке 15 мкм. Кроме того, после пяти недель лечения SFN (50 мг/кг), самки мышей BALB/c Nude продемонстрировали уменьшение объема опухоли на 29%. Исследование также показало, что после 36 дней терапии транскриптомы опухолей показали подавление генов, связанных со стволовыми клетками, таких как альдегиддегидрогеназа и эмбриональный фактор транскрипции [40].

В соответствии с предыдущими результатами о влиянии SFN на клеточный цикл, Royston с соавторами [41] продемонстрировали тот же эффект в двух разных линиях клеток рака молочной железы: клетках MC7 и клетках MDA-MB-231. В исследовании сообщалось о снижении экспрессии циклина 1 (CCND1) и CDK4, что способствует остановке клеточного цикла в фазе G1/S [41]. Наконец, прием SFN способен остановить дифференцировку остеокластов, которая часто возникает при раке молочной железы. Результаты привели к тому, что SFN может отрицательно регулировать транскрипционный фактор RUNX2, что приводит к усилению регуляции гена NF- κ B 1. Эти результаты были воспроизведены той же исследовательской группой на моделях *in vivo*, при этом наблюдалось снижение уровня некоторых белков плазмы крови (катепсина K, интерлейкина 8 и др.) на 30–52% [42].

Действие SFN при гепатоцеллюлярной карциноме

SFN оказывает множественное воздействие на печень. Первоначально было показано, что он индуцирует детоксикационные и антиоксидантные ферменты в печени, что, следовательно, способствует детоксикации и выведению канцерогенов и активных форм кислорода (АФК) для повышения защиты клеток [43]. Помимо химиопрофилактической и противораковой деятельности, во многих исследованиях сообщается о защитной роли SFN при повреждении печени, вызванном окислительным стрессом, и воспалении печени, вызванном лекарствами, алкоголем, токсинами и т.д. В последние годы новые исследования показали, что SFN влияет на метаболизм глюкозы и липидов в печени и может

улучшить резистентность к инсулину и уменьшить накопление липидов в печени [44].

SFN проявлял антипролиферативную активность в клетках гепатоцеллюлярной карциномы человека (HepG2), индуцируя апоптоз посредством активации каспазы-3 и повышения регуляции, связанного с регулятором апоптоза (Bcl-2) белка X, а также подавления экспрессии Bcl-2 и Bcl-XL [45]. В другом исследовании было обнаружено, что SFN-опосредованный апоптоз в клетках гепатокарциномы связан с ингибированием экспрессии 6-фосфофрукто-2-киназы/фруктозо-2,6-бисфосфатазы 4 и пути HIF-1 α , причем ингибирование было еще выше при гипоксическом состоянии [46]. Более того, SFN подавлял ангиогенез опухоли, ингибируя путь STAT3/HIF-1 α /VEGF в клетках HepG2 и опухолевых тканях, поскольку экспрессия HIF-1 α , STAT3 и VEGF снижалась [47].

Помимо апоптоза, обработка SFN ингибировала образование фибробластоподобных мезенхимальных клеток и экспрессию виментина в клетках HepG2, одновременно увеличивая экспрессию E-кадгерина, что указывает на то, что SFN подавляет эпителиально-мезенхимальный переход при гепатоцеллюлярной карциноме [48]. В клетках гепатоцеллюлярной карциномы SFN не только снижал жизнеспособность клеток, но также ингибировал активность теломеразы за счет снижения экспрессии обратной транскриптазы теломеразы ROS-зависимым образом, что указывает на новый механизм противоопухолевой активности SFN [49].

Недавно было обнаружено, что активные метаболиты SFN, такие как SFN-GSH, SFN-цистеин и SFN-N-ацетилцистеин, обладают химиопрофилактической активностью, аналогичной SFN, в клетках HepG2 [50].

Однако исследования химиопрофилактической активности SFN *in vivo* при гепатоцеллюлярной карциноме очень ограничены. В модели ксенотрансплантатной опухоли, полученной из клеток HepG2, у мышей Balb/c лечение SFN в течение 13 дней значительно ингибировало рост опухоли и уменьшало ее объем [48]. В другом исследовании порошок брокколи использовали вместо SFN и применяли вместе с западной диетой в течение всего периода исследования, при этом содержание SFN составляло 4 ммоль/кг. Следует отметить, что источник, доза и способ введения SFN могут влиять на его конечную эффективность, поскольку он быстро метаболи-

зируется в организме с относительно коротким периодом полувыведения [51].

В совокупности результаты *in vivo* свидетельствуют об эффективной роли SFN в коррекции гепатоцеллюлярной карциномы.

Действие SFN при раке легких

В качестве химиопрофилактического средства SFN способен ингибировать образование опухолей, индуцированных табачным дымом [52]. Было показано, что SFN способен активировать ERK1/2, что приводило к его протеасомной деградации и индукции апоптоза [53]. Апоптоз можно вызвать, стимулируя выработку АФК, однако такой эффект был ниже в клетках рака легких с высокой экспрессией рецептор эпидермального фактора роста [54].

Также было обнаружено, что противораковый механизм SFN опосредован ингибированием активности ДНК-метилтрансферазы и гистондеацетилазы [55].

Действие SFN при раке мочевого пузыря

Применение SFN при раке мочевого пузыря приводит к ингибированию пролиферации клеток, остановке клеточного цикла, индукции апоптоза, блокаде инвазии и метастазирования [56]. SFN оказывает более сильное антипролиферативное действие на клеточные линии рака мочевого пузыря в условиях гипоксии по сравнению с нормоксическими условиями [57]. Это необходимо учитывать, поскольку гипоксия способствует прогрессированию рака, что позволяет предположить, что SFN может быть высокоэффективным при быстро растущих опухолях высокой степени злокачественности, где уровень АФК увеличивается. У мышей с раком мочевого пузыря, которым ежедневно вводили через зонд SFN (52 мг/кг массы тела) в течение 2 недель, снижалась масса опухоли на 42% [58] и происходило снижение активности гистондеацетилазы [59].

В другом исследовании мышам с опухолями вводили SFN (12 мг/кг массы тела) в течение 5 недель. SFN оказывал влияние на морфологию опухоли с усилением кариопикноза и снижением ангиогенеза. Следует отметить, что введение SFN не вызывало явной токсичности [60].

Актуальность использования SFN в лечении пациентов с раком мочевого пузыря еще не до конца выяснена. Исследование с участием 47909 мужчин показало, что высокое потребление овощей семей-

ства Крестоцветные может снизить риск рака мочевого пузыря [61]. Следует отметить, что наблюдалась связь между смертностью от рака мочевого пузыря и потреблением брокколи в исследовании «случай—контроль», включавшем 239 пациентов с данной патологией, со значительным снижением смертности от конкретного заболевания (на 57%) и общей смертности (на 43%) [62].

L. Tang с соавторами на основании своего исследования, проведенного с участием 275 человек, больных раком, и 825 — здоровых, пришли к выводу, что овощи из семейства Крестоцветные при употреблении в сыром виде могут снизить риск рака мочевого пузыря [62]. Наконец, обзор всех метаанализов показал, что потребление овощей семейства Крестоцветные оказывает химиопрофилактическое действие [63].

Действие SFN при раке шейки матки

Исследования показали, что SFN оказывает значительное цитотоксическое воздействие на клетки рака шейки матки. SFN вызывал ингибирование роста клеток шейки матки человека (HeLa) дозозависимым образом посредством индукции апоптоза и снижения количества белков, связанных с воспалением [64]. Другое исследование показало, что SFN изменяет эпигенетические события, вызывающие рак шейки матки. Было обнаружено, что SFN реактивирует гены-супрессоры опухолей посредством ингибирования гистондеацетилазы 1 и ДНК-метилтрансферазы в HeLa [65].

Также было показано, что SFN ингибирует жизнеспособность клеток HeLa путем индукции апоптоза, о чем свидетельствует образование апоптотических телец и увеличение количества апоптотирующих клеток [45]. В другом исследовании было показано, что SFN оказывает дозозависимую цитотоксичность против клеток HeLa, опосредованную апоптозом и противовоспалительным эффектом [66].

Действие SFN при раке простаты

Рандомизированное контролируемое клиническое исследование, выполненное на 98 мужчинах с раком простаты, получавших 200 мкмоль экстракта ростков брокколи в день в течение 4–5 недель, не выявило существенных положительных изменений в биомаркерах изучаемой онкопатологии. Z. Zhang с соавторами [67] связывают полученный результат с краткосрочным периодом проведения исследования, низкой или недостаточной дозировкой SFN и/

или быстрым его выведением до того, как он достигнет ткани-мишени.

В другом исследовании 49 участников с раком простаты были разделены на 3 группы: первая группа была контрольной (получали стандартную брокколи); участники второй группы получали брокколи, содержащую в 3 раза больше GFN по сравнению с контролем; участники третьей группы получали брокколи, содержащую в 7 раз больше GFN по сравнению с контролем. Во всех группах участники пили 300 мл супа из брокколи еженедельно в течение 12 месяцев. Результат исследования показал повышенный уровень экспрессии генов, соответствующий риску канцерогенеза в тканях участников контрольной группы. Эти изменения были незначительно снижены во второй группе и полностью подавлены в третьей группе. Таким образом, употребление супа из брокколи, богатого GFN, снижает риск прогрессирования рака простаты [68].

T. L. Livingstone с соавторами [69] провели исследование на 42 мужчинах, которым была назначена биопсия простаты, с целью изучения влияния SFN на ткань предстательной железы. Участники были разделены на 3 группы: 1) контрольная; 2) получавшие добавку, содержащую GFN (BroccoMax®); 3) получавшие аллиин из чеснока. Через 4 недели измеряли уровни SFN и аллиина в биоптатах периферии и переходной зоны простаты. Результаты исследования показали, что добавка GFN значительно повышала концентрацию SFN и сульфорафан-N-ацетилцистеина в обеих зонах предстательной железы. Вполне вероятно, что такое накопление SFN в предстательной железе может привести к подавлению прогрессирования рака простаты посредством различных механизмов.

Действие SFN при других опухолях

Очевидно, что SFN также оказывает цитотоксическое действие на другие модели злокачественных опухолей человека. Например, цисплатин является химиотерапевтическим препаратом первой линии при различных видах рака, включая рак яичников [33]. SFN может повышать чувствительность к цисплатину путем усиления АФК и деполяризации митохондриальной мембраны, а также может активировать множественные пути апоптоза для синергического ингибирования пролиферации клеток рака яичников и индуцировать апоптоз. Таким образом, SFN может быть использован в качестве многообещающего сенситизатора

химиотерапии для повышения эффективности цисплатина при раке яичников [34].

SFN может также снижать жизнеспособность клеток рака желудка и индуцировать апоптоз [35]. Кроме того, SFN может индуцировать остановку клеточного цикла и апоптоз в фазе G₂/M раковых клеток толстой кишки [36].

Показано, что SFN может избирательно очищать клетки лимфомы посредством CRM1-опосредованной сверхэкспрессии SQSTM1/p62 и активации АМФ-активируемой протеинкиназы. В то же время SFN защищает нормальные лимфоциты, индуцируя апоптоз [70].

SFN и фотодинамическая терапия, опосредованная светочувствительными волокнами, могут индуцировать апоптоз клеток рака щитовидной железы за счет значительного повышения уровня экспрессии онкобелка Ras, митоген-активируемой протеинкиназы, внеклеточной сигнал-регулируемой киназы и серин/треониновой протеинкиназы B-Raf. После комбинированного лечения их проапоптозный и антипролиферативный эффекты были значительно выше, чем при однократной дозе [71].

Безопасность и эффективность SFN

В настоящее время хорошо известно, что оценка биодоступности природных соединений является одной из проблем при планировании клинических исследований по изучению их биологической активности. J. W. Fahey с соавторами [72] выявили, что изменения генов, связанных с воспалением в мононуклеарных клетках периферической крови, оказывают значительное влияние на биодоступность SFN у 20 здоровых участников. Другое исследование, целью которого была также оценка биодоступности SFN, было выполнено на 14 женщинах. Установлено, что повторное введение SFN не приводит к накоплению токсичных метаболитов в моче [73]. Более того, для повышения биодоступности были разработаны наноструктурированные липидные носители, нагруженные SFN [74].

Некоторые исследователи тестировали SFN при анализе острой токсичности. После голодания в течение ночи 48 мышам (по 8 в каждой группе) давали пять различных доз SFN (400, 300, 225, 169, 127 мг/кг). После его введения отслеживали побочные эффекты или летальность. Через 14 дней все восемь мышей, получивших 127 мг/кг SFN, выжили. Однако 8, 7, 4 и 2 мыши, получавшие 400, 300, 225 или 169 мг/кг SFN соответственно,

умерли в течение 24 часов после введения данного соединения. Кроме того, 1 животное, получившее 225 или 169 мг/кг SFN, умерло в течение 48 часов. В группе животных, получавших дозу 127 мг/кг, не наблюдалось никаких физических или аномальных изменений в характере сна, поведении, состоянии шерсти, кожи, глаз, слизистых оболочек, треморе или слюноотделении [75].

В другой работе исследователи имплантировали клетки лимфомы в ксенотрансплантаты мышей и вводили им SFN два раза в неделю по 100 мг/кг каждый раз. Через 10 дней не было обнаружено значительных изменений массы тела по сравнению с контрольной группой, что указывает на то, что SFN обладает низкой токсичностью [70]. Дозозависимое превосходство SFN в снижении побочных реакций очевидно в данных доклинических исследованиях.

К. Socata с соавторами [76] в своем исследовании, направленном на изучение токсичности SFN показали, что высокие дозы данного соединения вызывают выраженный седативный эффект (при 150–300 мг/кг), гипотермию (при 150–300 мг/кг), нарушение координации движений (при 200–300 мг/кг), снижение силы скелетных мышц (при 250–300 мг/кг) и смертность (при 200–300 мг/кг). Более того, анализ крови показал лейкопению у мышей, которым вводили SFN в дозе 200 мг/кг.

Следует отметить, что в литературе имеются ограниченные знания о подходящей дозировке SFN, которую можно назначать людям в клинических условиях. Например, существует несоот-

ветствие между дозами, вводимыми животным, и допустимыми дозами для людей. Дозы SFN от 5 до 100 мг/кг уменьшают опухоли на животных моделях [77, 78]. Для человека массой 70 кг это соответствует 350–7000 мг/кг, что значительно превышает верхний порог переносимых доз. Как сообщается в недавнем исследовании, введение низких доз SFN людям не дает положительного результата [67].

Таким образом, SFN обладает выраженным терапевтическим потенциалом благодаря своей фармакологической активности и может быть перспективным видом сырья для разработки средств, эффективных при онкологических заболеваниях. Следует отметить, что терапевтический индекс SFN неизвестен, диапазон его эффективных и смертельных доз не определен. Хотя было показано, что SFN безопасен и хорошо переносится в низких дозах, высокие дозы могут привести к токсичности и побочным эффектам, поэтому крайне важно стандартизировать оптимальную терапевтическую дозу SFN [37]. Несмотря на выявленные фармакологические свойства и терапевтический потенциал SFN, требуются дальнейшие клинические исследования, направленные на изучение его безопасности, побочных эффектов, терапевтической дозировки и частоты приема, поскольку данное соединение может обеспечить легкодоступную и экономически эффективную альтернативу химиопрофилактике по сравнению с обычными химиотерапевтическими препаратами

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

См. REFERENCES

Oncoprotective Potential of Sulforaphane

© 2024. D. S. Dergachev^a, E. E. Lesiovskaya^b, A. P. Kozlova^{c,*}, M. A. Subotyalov^{c,d}

^a"Medical Systems" St. Petersburg, Russia

^bScientific and Clinical Center of Toxicology named after Academician S.N. Golikov of the Federal Medical and Biological Agency", St. Petersburg, Russia

^cNovosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

^dNovosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

*e-mail: anna-gajdarova@yandex.ru

Abstract. It is known that natural compounds are effective against many human diseases, including cancer. One of these compounds is sulforaphane. In recent years, growing number of studies have been conducted to assess its oncoprotective potential. In cancer, sulforaphane mainly regulates potential biomarkers that activate or inhibit associated signaling pathways. This compound has demonstrated promising inhibitory effects on breast, lung, liver and other malignant cancer cells. This review presents data on the activity and functional mechanisms of sulforaphane in various oncological diseases, as well as studies on the effectiveness and toxicity of this compound.

Keywords: *Spiraea humilis*, phenolic compounds, antioxidants, HPLC, Russian Far East

REFERENCES

1. World Health Organization. 2020. WHO report on cancer: setting priorities, investing wisely and providing care for all.; Available online: <https://apps.who.int/iris/handle/10665/330745>. (accessed on 27 August 2020)
2. Yan Y., Xu Z., Dai S., Qian L., Sun L., Gong Z. 2016. Targeting autophagy to sensitive glioma to temozolomide treatment. — J. Exp. Clin. Cancer. Res. 35: 23.
<https://doi.org/10.1186/s13046-016-0303-5>
3. Wang X., Yan Y., Chen X., Zeng S., Qian L., Ren X., Wei J., Yang X., Zhou Y., Gong Z., Xu Z. 2018. The antitumor activities of *Marsdeniataena cissima*. — Front. Oncol. 8: 473.
<https://doi.org/10.3389/fonc.2018.00473>
4. Sekar P., Ravitchandirane R., Khanam S., Muniraj N., Cassinadane A. V. 2022. Novel molecules as the emerging trends in cancer treatment: an update. — Med. Oncol. 39(2): 20.
<https://doi.org/10.1007/s12032-021-01615-6>
5. Vanduchova A., Anzenbacher P., Anzenbacherova E. 2019. Isothiocyanate from broccoli, sulforaphane, and its properties. — J. Med. Food. 22(2): 121–126.
<https://doi.org/10.1089/jmf.2018.0024>
6. Otoo R.A., Allen A.R. 2023. Sulforaphane's multifaceted potential: from neuroprotection to anticancer action. — Molecules. 28(19): 6902.
<https://doi.org/10.3390/molecules28196902>
7. Von Schmid H., Karrer P. 1948. Synthese der racemischen und der optisch aktiven Formen des Sulforaphans. — Helv. Chim. Acta. 31(6): 1497–1505.
<https://doi.org/10.1002/hlca.19480310608>
8. Procházka Ž. 1959. Isolation of sulforaphane from hoary cress (*Lepidium draba* L.). — Collect. Czech. Chem. Commun. 24(7): 2429–2430.
<https://doi.org/10.1135/cccc19592429>
9. Zhang Y., Talalay P., Cho C. G., Posner G. H. 1992. A major inducer of anticarcinogenic protective enzymes from broccoli: isolation and elucidation of structure. — PNAS. 89(6): 2399–2403.
<https://doi.org/10.1073/pnas.89.6.2399>
10. Zuo M., Chen H., Liao Y., He P., Xu T., Tang J., Zhang N. 2023. Sulforaphane and bladder cancer: a potential novel antitumor compound. — Front Pharmacol. 14: 1254236.
<https://doi.org/10.3389/fphar.2023.1254236>
11. Bheemreddy R. M., Jeffery E. H. 2007. The metabolic fate of purified glucoraphanin in F344 rats. — J. Agric. Food Chem. 55(8): 2861–2866.
<https://doi.org/10.1021/jf0633544>
12. Mahn A., Castillo A. 2021. Potential of sulforaphane as a natural immune system enhancer: a review. — Molecules. 26(3): 752.
<https://doi.org/10.3390/molecules26030752>
13. Kamal M. M., Akter S., Lin C. N., Nazzal S. 2020. Sulforaphane as an anticancer molecule: mechanisms of action, synergistic effects, enhancement of drug safety, and delivery systems. — Arch. Pharm. Res. 43(4): 371–384.
<https://doi.org/10.1007/s12272-020-01225-2>
14. Alkharashi N. A. O., Periasamy V. S., Athinarayanan J., Alshatwi A. A. 2019. Sulforaphane alleviates cadmium-induced toxicity in human mesenchymal stem cells through POR and TNFSF10 genes expression. — Biomed. Pharmacother. 115: 108896.
<https://doi.org/10.1016/j.biopha.2019.108896>
15. Akbari E., Namazian M. 2020. Sulforaphane: A natural product against reactive oxygen species. — Comput. Theor. Chem. 1183: 112850.
<https://doi.org/10.1016/j.comptc.2020.112850>

16. *Al-Bakheit A., Abu-Qatouseh L.* 2020. Sulforaphane from broccoli attenuates inflammatory hepcidin by reducing IL-6 secretion in human HepG2 cells. — *J. Funct. Foods.* 75: 104210.
<https://doi.org/10.1016/j.jff.2020.104210>
17. *Çakır I., Lining Pan P., Hadley C. K., El-Gamal A., Fadel A., Elsayegh D., Mohamed O., Rizk N. M., Ghamari-Langroudi M.* 2022. Sulforaphane reduces obesity by reversing leptin resistance. — *eLife.* 11: e67368.
<https://doi.org/10.7554/eLife.67368>
18. *Zhang Y., Wu Q., Liu J., Zhang Z., Ma X., Zhang Y., Zhu J., Thring R.W., Wu M., Gao Y., Tong H.* 2022. Sulforaphane alleviates high fat diet-induced insulin resistance via AMPK/Nrf2/GPx4 axis. — *Biomed. Pharmacother.* 152: 113273.
<https://doi.org/10.1016/j.biopha.2022.113273>
19. *Bose C., Alves I., Singh P., Palade P. T., Carvalho E., Børsheim E., Jun S.R., Cheema A., Boerma M., Awasthi S., Singh S.P.* 2020. Sulforaphane prevents age-associated cardiac and muscular dysfunction through Nrf2 signaling. — *Aging Cell.* 19(11): e13261.
<https://doi.org/10.1111/accel.13261>
20. *Zhang Y., Tang L., Gonzalez V.* 2003. Selected isothiocyanates rapidly induce growth inhibition of cancer cells. — *Mol. Cancer. Ther.* 2(10): 1045–1052. <https://aacrjournals.org/mct/article-pdf/2/10/1045/1865044/1045-1052.pdf>
21. *Vaiopoulos A. G., Athanasoula K. Ch., Papavassiliou A. G.* 2014. Epigenetic modifications in colorectal cancer: Molecular insights and therapeutic challenges. — *Biochim. Biophys. Acta.* 1842(7): 971–980.
<https://doi.org/10.1016/j.bbadis.2014.02.006>
22. *Cadoná F. C., Rosa J. L., Schneider T., Cubillos-Rojas M., Sánchez-Tena S., Azzolin V. F., Assmann C. E., Machado A. K., Ribeiro E. E., da Cruz I. B. M.* 2017. Guarana, a highly caffeinated food, presents in vitro antitumor activity in colorectal and breast cancer cell lines by inhibiting AKT/mTOR/S6K and MAPKs pathways. — *Nutr. Cancer.* 69(5): 800–810.
<https://doi.org/10.1080/01635581.2017.1324994>
23. *Habib J. G., O'Shaughnessy J. A.* 2016. The hedgehog pathway in triple-negative breast cancer. — *Cancer Med.* 5(10): 2989–3006.
<https://doi.org/10.1002/cam4.833>
24. *Benvenuto M., Masuelli L., De Smaele E., Fantini M., Mattera R., Cucchi D., Bonanno E., Di Stefano E., Frajese G. V., Orlandi A., Screpanti I., Gulino A., Modesti A., Bei R.* 2016. *In vitro* and *in vivo* inhibition of breast cancer cell growth by targeting the Hedgehog/GLI pathway with SMO (GDC-0449) or GLI (GANT-61) inhibitors. — *Oncotarget.* 7(8): 9250–9270.
<https://doi.org/10.18632/oncotarget.7062>
25. *Yang M., Teng W., Qu Y., Wang H., Yuan Q.* 2016. Sulforaphane inhibits triple negative breast cancer through activating tumor suppressor Egr1. — *Breast. Cancer. Res. Treat.* 158(2): 277–286.
<https://doi.org/10.1007/s10549-016-3888-7>
26. *Tahmasebi Birgani M., Carloni V.* 2017. Tumor microenvironment, a paradigm in hepatocellular carcinoma progression and therapy. — *Int. J. Mol. Sci.* 18(2): 405.
<https://doi.org/10.3390/ijms18020405>
27. *Okon I. S., Zou M. H.* 2015. Mitochondrial ROS and cancer drug resistance: Implications for therapy. — *Pharmacol. Res.* 100: 170–174.
<https://doi.org/10.1016/j.phrs.2015.06.013>
28. *De Marco C., Laudanna C., Rinaldo N., Oliveira D. M., Ravo M., Weisz A., Ceccarelli M., Caira E., Rizzuto A., Zoppoli P., Malanga D., Viglietto G.* 2017. Specific gene expression signatures induced by the multiple oncogenic alterations that occur within the PTEN/PI3K/AKT pathway in lung cancer. — *PLoS One.* 12(6): e0178865.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178865>
29. *Zhao Z. Q., Yu Z. Y., Li J., Ouyang X. N.* 2016. Gefitinib induces lung cancer cell autophagy and apoptosis via blockade of the PI3K/AKT/mTOR pathway. — *Oncol. Lett.* 12(1): 63–68.
<https://doi.org/10.3892/ol.2016.4606>
30. *Tsikouras P., Zervoudis S., Manav B., Tomara E., Iatrakis G., Romanidis C., Bothou A., Galazios G.* 2016. Cervical cancer: Screening, diagnosis and staging. — *J. BUON.* 21(2): 320–325. PMID: 27273940. <https://jbuon.com/archive/21-2-320.pdf>

31. Biswas R., Mondal A., Chatterjee S., Ahn J. C. 2016. Evaluation of synergistic effects of sulforaphane with photodynamic therapy in human cervical cancer cell line. — *Lasers Med. Sci.* 31(8): 1675–1682.
<https://doi.org/10.1007/s10103-016-2037-1>
32. Choi B. Y., Joo J. C., Lee Y. K., Jang I. S., Park S. J., Park Y. J. 2017. Anti-cancer effect of *Scutellaria baicalensis* in combination with cisplatin in human ovarian cancer cell. — *BMC Complement Altern. Med.* 17: 277.
<https://doi.org/10.1186/s12906-017-1776-2>
33. Samuel P., Pink R. C., Brooks S. A., Carter D. R. 2016. miRNAs and ovarian cancer: a miRiad of mechanisms to induce cisplatin drug resistance. — *Expert Rev. Anticancer. Ther.* 16(1): 57–70.
<https://doi.org/10.1586/14737140.2016.1121107>
34. Biswas R., Ahn J. C., Kim J. S. 2015. Sulforaphane synergistically sensitizes cisplatin via enhanced mitochondrial dysfunction and PI3K/PTEN modulation in ovarian cancer cells. — *Anticancer Res.* 35(7): 3901–3908. PMID: 26124336.
<https://ar.iijournals.org/content/35/7/3901>
35. Mondal A., Biswas R., Rhee Y. H., Kim J., Ahn J. C. 2016. Sulforaphane promotes Bax/Bcl2, MAPK-dependent human gastric cancer AGS cells apoptosis and inhibits migration via EGFR, p-ERK1/2 down-regulation. — *Gen. Physiol. Biophys.* 35(1): 25–34.
https://doi.org/10.4149/gpb_2015033
36. Byun S., Shin S. H., Park J., Lim S., Lee E., Lee C., Sung D., Farrand L., Lee S. R., Kim K. H., Dong Z., Lee S. W., Lee K. W. 2016. Sulforaphane suppresses growth of colon cancer-derived tumors via induction of glutathione depletion and microtubule depolymerization. — *Mol. Nutr. Food Res.* 60(5): 1068–1078.
<https://doi.org/10.1002/mnfr.201501011>
37. Mordecai J., Ullah S., Ahmad I. 2023. Sulforaphane and its protective role in prostate cancer: a mechanistic approach. — *Int. J. Mol. Sci.* 24(8): 6979.
<https://doi.org/10.3390/ijms24086979>
38. Kuran D., Pogorzelska A., Wiktorska K. 2020. Breast cancer prevention - Is there a future for sulforaphane and its analogs? — *Nutrients.* 12(6): 1559.
<https://doi.org/10.3390/nul2061559>
39. Mokhtari R. B., Qorri B., Baluch N., Sparaneo A., Fabrizio F. P., Muscarella L. A., Tyker A., Kumar S., Cheng H. L. M., Szweczek M. R., Das B., Yeger H. 2021. Next-generation multimodality of nutrigenomic cancer therapy: sulforaphane in combination with acetazolamide actively target bronchial carcinoid cancer in disabling the PI3K/Akt/MTOR survival pathway and inducing apoptosis. — *Oncotarget.* 12: 1470–1489.
<https://doi.org/10.18632/oncotarget.28011>
40. Castro N. P., Rangel M. C., Merchant A. S., MacKinnon G., Cuttitta F., Salomon D. S., Kim Y. S. 2019. Sulforaphane suppresses the growth of triple-negative breast cancer stem-like cells in vitro and in vivo. — *Cancer Prev. Res.* 12(3): 147–158.
<https://doi.org/10.1158/1940-6207.CAPR-18-0241>
41. Royston K. J., Paul B., Nozell S., Rajbhandari R., Tollefsbol T. O. 2018. Withaferin A and Sulforaphane regulate breast cancer cell cycle progression through epigenetic mechanisms. — *Exp. Cell Res.* 368(1): 67–74.
<https://doi.org/10.1016/j.yexcr.2018.04.015>
42. Pore S. K., Hahm E.-R., Kim S.-H., Singh K. B., Nyiranshuti L., Latoche J. D., Anderson C. J., Adamik J., Galson D. L., Weiss K. R., Watters R. J., Boeun Lee B., Kumta P. N., Singh S. V. 2020. A novel sulforaphane-regulated gene network in suppression of breast cancer-induced osteolytic bone resorption. — *Mol. Cancer Ther.* 19(2): 420–431.
<https://doi.org/10.1158/1535-7163.MCT-19-0611>
43. Hu R., Xu C., Shen G., Jain M. R., Khor T. O., Gopalkrishnan A., Lin W., Bandaru Reddy B., Chan J. Y., Tony Kong A. N. T. 2006. Gene expression profiles induced by cancer chemopreventive isothiocyanate sulforaphane in the liver of C57BL/6J mice and C57BL/6J/Nrf2 (-/-) mice. — *Cancer Lett.* 243(2): 170–192.
<https://doi.org/10.1016/j.canlet.2005.11.050>
44. Yan L., Yan Y. 2023. Therapeutic potential of sulforaphane in liver diseases: a review. — *Front Pharmacol.* 14: 1256029.
<https://doi.org/10.3389/fphar.2023.1256029>

45. Park S. Y., Kim G. Y., Bae S. J., Yoo Y. H., Choi Y. H. 2007. Induction of apoptosis by isothiocyanate sulforaphane in human cervical carcinoma HeLa and hepatocarcinoma HepG2 cells through activation of caspase-3. — *Oncol. Rep.* 18(1): 181–187. <https://doi.org/10.3892/or.18.1.181>
46. Jeon Y. K., Yoo D. R., Jang Y. H., Jang S. Y., Nam M. J. 2011. Sulforaphane induces apoptosis in human hepatic cancer cells through inhibition of 6-phosphofructo-2-kinase/fructose-2,6-biphosphatase4, mediated by hypoxia inducible factor-1-dependent pathway. — *Biochim. Biophys. Acta.* 1814(10): 1340–1348. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2011.05.015>
47. Liu P., Atkinson S. J., Akbareian S. E., Zhou Z., Munsterberg A., Robinson S. D., Bao Y. 2017. Sulforaphane exerts anti-angiogenesis effects against hepatocellular carcinoma through inhibition of STAT3/HIF-1 α /VEGF signaling. — *Sci. Rep.* 7: 12651. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12855-w>
48. Wu J., Han J., Hou B., Deng C., Wu H., Shen L. 2016. Sulforaphane inhibits TGF- β -induced epithelial-mesenchymal transition of hepatocellular carcinoma cells via the reactive oxygen species-dependent pathway. — *Oncol. Rep.* 35(5): 2977–2983. <https://doi.org/10.3892/or.2016.4638>
49. Moon D. O., Kang S. H., Kim K. C., Kim M. O., Choi Y. H., Kim G. Y. 2010. Sulforaphane decreases viability and telomerase activity in hepatocellular carcinoma Hep3B cells through the reactive oxygen species-dependent pathway. — *Cancer Lett.* 295(2): 260–266. <https://doi.org/10.1016/j.canlet.2010.03.009>
50. Liu P., Wang W., Zhou Z., Smith A. J. O., Bowater R. P., Wormstone I. M., Chen Y., Bao Y. 2018. Chemopreventive activities of sulforaphane and its metabolites in human hepatoma HepG2 cells. — *Nutrients.* 10(5): 585. <https://doi.org/10.3390/nu10050585>
51. Yagishita Y., Fahey J. W., Dinkova-Kostova A. T., Kensler T. W. 2019. Broccoli or sulforaphane: is it the source or dose that matters? — *Molecules.* 24(19): 3593. <https://doi.org/10.3390/molecules24193593>
52. Xie C., Zhu J., Jiang Y., Chen J., Wang X., Geng S., Wu J., Zhong C., Li X., Meng Z. 2019. Sulforaphane inhibits the acquisition of tobacco smoke-induced lung cancer stem cell-like properties via the IL-6/ Δ Np63 α /Notch axis. — *Theranostics.* 9(16): 4827–4840. <https://doi.org/10.7150/thno.33812>
53. Geng Y., Zhou Y., Wu S., Hu Y., Lin K., Wang Y., Zheng Z., Wu W. 2017. Sulforaphane induced apoptosis via promotion of mitochondrial fusion and ERK1/2-mediated 26S proteasome degradation of novel pro-survival Bim and upregulation of Bax in human non-small cell lung cancer cells. — *J. Cancer.* 8: 2456–2470. <https://doi.org/10.7150/jca.19383>
54. Wang T. H., Chen C. C., Huang K. Y., Shih Y. M., Chen C. Y. 2019. High levels of EGFR prevent sulforaphane-induced reactive oxygen species-mediated apoptosis in non-small-cell lung cancer cells. — *Phytomedicine.* 64: 152926. <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2019.152926>
55. Gao L., Cheng D., Yang J., Wu R., Li W., Kong A. N. 2018. Sulforaphane epigenetically demethylates the CpG sites of the miR-9-3 promoter and reactivates miR-9-3 expression in human lung cancer A549 cells. — *J. Nutr. Biochem.* 56: 109–115. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2018.01.015>
56. Mastuo T., Miyata Y., Yuno T., Mukae Y., Otsubo A., Mitsunari K., Ohba K., Sakai H. 2020. Molecular mechanisms of the anti-cancer effects of isothiocyanates from cruciferous vegetables in bladder cancer. — *Molecules.* 25(3): 575. <https://doi.org/10.3390/molecules25030575>
57. Xia Y., Kang T. W., Jung Y. D., Zhang C., Lian S. 2019. Sulforaphane inhibits nonmuscle invasive bladder cancer cells proliferation through suppression of HIF-1 α -mediated glycolysis in hypoxia. — *J. Agric. Food Chem.* 67(28): 7844–7854. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b03027>
58. Abbaoui B., Riedl K. M., Ralston R. A., Thomas-Ahner J. M., Schwartz S. J., Clinton S. K., Mortazavi A. 2012. Inhibition of bladder cancer by broccoli isothiocyanates sulforaphane and erucin: Characterization, metabolism, and interconversion. — *Mol. Nutr. Food Res.* 56(11): 1675–1687.

<https://doi.org/10.1002/mnfr.201200276>

59. Abbaoui B., Telu K. H., Lucas C. R., Thomas-Ahner J. M., Schwartz S. J., Clinton S. K., Freitas M. A., Mortazavi A. 2017. The impact of cruciferous vegetable isothiocyanates on histone acetylation and histone phosphorylation in bladder cancer. — *J. Proteom.* 156: 94–103.
<https://doi.org/10.1016/j.jprot.2017.01.013>
60. Wang F., Shan Y. 2012. Sulforaphane retards the growth of UM-UC-3 xenographs, induces apoptosis, and reduces survivin in athymic mice. — *Nutr. Res.* 32(5): 374–380.
<https://doi.org/10.1016/j.nutres.2012.03.014>
61. Michaud D. S., Spiegelman D., Clinton S. K., Rimm E. B., Willett W. C., Giovannucci E. L. 1999. Fruit and vegetable intake and incidence of bladder cancer in a male prospective cohort. — *J. Natl. Cancer Inst.* 91(7): 605–613.
<https://doi.org/10.1093/jnci/91.7.605>
62. Tang L., Zirpoli G. R., Guru K., Moysich K. B., Zhang Y., Ambrosone C. B., McCann S. E. 2010. Intake of cruciferous vegetables modifies bladder cancer survival. — *Cancer Epidemiol. Biomark. Prev.* 19(7): 1806–1811.
<https://doi.org/10.1158/1055-9965.EPI-10-0008>
63. Al-Zalabani A. H., Stewart K. F., Wesselius A., Schols A. M., Zeegers M. P. 2016. Modifiable risk factors for the prevention of bladder cancer: a systematic review of meta-analyses. — *Eur. J. Epidemiol.* 31(9): 811–851.
<https://doi.org/10.1007/s10654-016-0138-6>
64. Cheng Y. M., Tsai C. C., Hsu Y. C. 2016. Sulforaphane, a dietary isothiocyanate, induces G(2)/M arrest in cervical cancer cells through CyclinB1 downregulation and GADD45 β /CDC2 association. — *Int. J. Mol. Sci.* 17(9): 1530.
<https://doi.org/10.3390/ijms17091530>
65. Ali Khan M., KedhariSundaram M., Hamza A., Quraishi U., Gunasekera D., Ramesh L., Goala P., Al Alami U., Ansari M. Z., Rizvi T. A., et al. 2015. Sulforaphane reverses the expression of various tumor suppressor genes by targeting DNMT3B and HDAC1 in human cervical cancer cells. — *Evidence-Based Complement. Altern. Med.* 2015: 412149.
<https://doi.org/10.1155/2015/412149>
66. Sharma C., Sadrieh L., Priyani A., Ahmed M., Hassan A. H., Hussain A. J. C. E. 2011. Anti-carcinogenic effects of sulforaphane in association with its apoptosis-inducing and anti-inflammatory properties in human cervical cancer cells. — *Cancer Epidemiol.* 35: 272–278.
<https://doi.org/10.1016/j.canep.2010.09.008>
67. Zhang Z., Garzotto M., Davis E. W., 2nd, Mori M., Stoller W. A., Farris P. E., Wong C. P., Beaver L. M., Thomas G. V., Williams D. E., et al. 2020. Sulforaphane bioavailability and chemopreventive activity in men presenting for biopsy of the prostate gland: a randomized controlled trial. — *Nutr. Cancer.* 72: 74–87.
<https://doi.org/10.1080/01635581.2019.1619783>
68. Traka M. H., Melchini A., Coode-Bate J., Al Kadhi O., Saha S., Defernez M., Troncoso-Rey P., Kibblewhite H., O'Neill C. M., Bernuzzi F., et al. 2019. Transcriptional changes in prostate of men on active surveillance after a 12-mo glucoraphanin-rich broccoli intervention-results from the effect of sulforaphane on prostate CAncer PrEvention (ESCAPE) randomized controlled trial. — *Am. J. Clin. Nutr.* 109: 1133–1144.
<https://doi.org/10.1093/ajcn/nqz012>
69. Livingstone T. L., Saha S., Bernuzzi F., Savva G. M., Troncoso-Rey P., Traka M. H., Mills R. D., Ball R. Y., Mithen R. F. 2022. Accumulation of sulforaphane and alliin in human prostate tissue. — *Nutrients.* 14: 3263.
<https://doi.org/10.3390/nu14163263>
70. Wang H., Wang F., Wu S., Liu Z., Li T., Mao L., Zhang J., Li C., Liu C., Yang Y. 2018. Traditional herbal medicine-derived sulforaphane promotes mitophagic cell death in lymphoma cells through CRM1-mediated p62/SQSTM1 accumulation and AMPK activation. — *Chem. Biol. Interact.* 281: 11–23.
71. Biswas R., Mondal A., Chatterjee S., Ahn J.C. 2016. Evaluation of synergistic effects of sulforaphane with photodynamic therapy in human cervical cancer cell line. — *Lasers Med. Sci.* 31(8): 1675–1682.

72. Fahey J. W., Wade K. L., Stephenson K. K., Panjwani A. A., Liu H., Cornblatt G., Cornblatt B. S., Ownby S. L., Fuchs E., Holtzclaw W.D., Cheskin L. J. 2019. Bioavailability of sulforaphane following ingestion of glucoraphanin-rich broccoli sprout and seed extracts with active myrosinase: A pilot study of the effects of proton pump inhibitor administration. — *Nutrients*. 11(7): 1489.
73. Baenas N., Suarez-Martinez C., Garcia-Viguera C., Moreno D. A. 2017. Bioavailability and new biomarkers of cruciferous sprouts consumption. — *Food Res. Int.* 100(Pt 1): 497–503.
74. Soni K., Rizwanullah M., Kohli K. 2018. Development and optimization of sulforaphane-loaded nanostructured lipid carriers by the Box-Behnken design for improved oral efficacy against cancer: *In vitro*, *ex vivo* and *in vivo* assessments. — *Artif. Cells Nanomed. Biotechnol.* 46(Supp1): 15–31.
75. Yang M., Wang H., Zhou M., Liu W., Kuang P., Liang H., Yuan Q. 2016. The natural compound sulforaphane, as a novel anticancer reagent, targeting PI3K-AKT signaling pathway in lung cancer. — *Oncotarget*. 7(47): 76656–76666.
76. Socata K., Nieoczym D., Kowalczyk-Vasilev E., Wyska E., Wlaz P. 2017. Increased seizure susceptibility and other toxicity symptoms following acute sulforaphane treatment in mice. — *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 326: 43–53.
<https://doi.org/10.1016/j.taap.2017.04.010>
77. Kaiser A. E., Baniyadi M., Giansiracusa D., Giansiracusa M., Garcia M., Fryda Z., Wong T. L., Bishayee A. 2021. Sulforaphane: a broccoli bioactive phytochemical with cancer preventive potential. — *Cancers*. 13: 4796.
<https://doi.org/10.3390/cancers13194796>
78. Singh K. B., Hahm E. R., Alumkal J. J., Foley L. M., Hitchens T. K., Shiva S. S., Parikh R. A., Jacobs B. L., Singh S. V. 2019. Reversal of the Warburg phenomenon in chemoprevention of prostate cancer by sulforaphane. — *Carcinogenesis*. 40: 1545–1556.
<https://doi.org/10.1093/carcin/bgz155>