

ISSN 0033-9946

Том 60, выпуск 4

Октябрь - Декабрь 2024



РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 60, вып. 4, 2024

К выходу 60-го тома журнала «Растительные ресурсы»

3

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Растительность оленьих пастбищ в Олюторском районе
Корякского округа (Камчатский край)

В. Ю. Нешатаева, В. Е. Кириченко, К. И. Скворцов

6

Биология ресурсных видов

Морфогенез и рост побегов *Picea schrenkiana* (Pinaceae) в связи
с высотно-экологической зональностью в горах Северного Тянь-Шаня

В. Б. Скупченко

26

Ритмичность сезонной динамики апикального роста ствола
и боковых ветвей *Abies sibirica* (Pinaceae) в Екатеринбурге

С. А. Шавнин, Д. Ю. Голикова, А. А. Монтиле, А. И. Монтиле

48

Реинтродукция и восстановление популяции *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae)
в государственном природном заказнике «Кижский» (Республика Карелия)

Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов

70

Моделирование пространственного распространения *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae)
в горах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ)

И. Э. Емузов, Х. М. Назранов, М. И. Малкандуева, А. А. Гадиева

87

Пыльца некоторых видов медоносных и пергааносных растений
семейства Asteraceae Северо-Запада России

М. В. Брага, В. В. Григорьева, Н. А. Медведева, Д. А. Брицкий, О. А. Гаврилова

99

Антропогенное воздействие на растительные ресурсы

Современное состояние древостоев *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях
снижения аэротехногенной нагрузки на Кольском полуострове

И. В. Лягузова, П. Н. Катютин

112

Компонентный состав ресурсных видов

Пирролизидиновые алкалоиды и токсические микроэлементы
надземной части *Nonea rossica* (Boraginaceae)

В. В. Величко, Д. С. Круглов, Д. Н. Оленников, К. И. Ершов, М. Е. Карташова

130

Contents

Vol. 60, issue 4, 2024

Recognizing the release of the 60-th volume of the journal 'Rastitelnye Resursy' 3

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Resources of useful plants and Plant Communities

Vegetation of reindeer pastures in the Olyutorsky District
of the Koryak Area (Kamchatka Territory)

V. Yu. Neshataeva, V. E. Kirichenko, K. I. Skvortsov 6

Biology of Resource Species

Morphogenesis and growth of *Picea schrenkiana* (Pinaceae) shoots in relation
to the high-altitude ecological zonality in the mountains of the Northern Tien Shan

V. B. Skupchenko 26

The rhythmicity of seasonal dynamics in *Abies sibirica* (Pinaceae)
stem and lateral branches apical growth in Yekaterinburg

S. A. Shavnin, D. Yu. Golikov, A. A. Montile, A. I. Montile 48

Reintroduction and restoration of *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae)
population in Kizhskii state nature sanctuary (Karelia Republic)

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov 70

Modelling of the spatial distribution of *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae)
in the mountains of the Kabardino-Balkarian Republic (Central Caucasus)

I. E. Emuzov, H. M. Nazranov, M. I. Malkandueva, A. A. Gadieva 87

Pollen of some melliferous and pollen-bearing species
of the Asteraceae family in the North-West of Russia

M. V. Braga, V. V. Grigorjeva, N. A. Medvedeva, D. A. Britski, O. A. Gavrilova 99

Anthropogenic effect on Plant Resources

Current state of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) stands under reduced
aerotechnogenic load at the Kola Peninsula

I. V. Lyanguzova, P. N. Katjutin 112

Component Composition of Resource Species

Pyrrolizidine alkaloids and toxic microelements in the above-ground
parts of *Nonea rossica* (Boraginaceae)

V. V. Velichko, D. S. Kruglov, D. N. Olennikov, K. I. Ershov, M. E. Kartashova 130

К ВЫХОДУ 60-ГО ТОМА ЖУРНАЛА «РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ»

ГЛУБОКОУВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ И ЧИТАТЕЛИ!

В 2024 году выходит 60-й юбилейный том журнала «Растительные ресурсы». За прошедшие годы произошли заметные изменения в дизайне издания, формате выпусков, оформлении статей, структуре научного контента. Был частично обновлен состав редколлегии. Но научный профиль журнала остается прежним: это оценка ресурсного потенциала видов и растительных сообществ, исследования биологии и экологии ресурсных видов растений, их компонентного состава и биологической активности, проблемы рационального использования и охраны. Как и в прошлые круглые даты, хочется оглянуться назад и проследить характер произошедших за последние годы изменений и основные тенденции развития издания.

Прежде всего, в год 60-летнего юбилея нужно вспомнить некоторые значимые события и даты в истории журнала «Растительные ресурсы». В 60-х гг. 19-го столетия в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН был создан Отдел ботанического ресурсосведения, организовывались экспедиции в разные регионы страны для осуществления поисковых и исследовательских целей. Руководителем Отдела в 1960–1982 гг. был выдающийся ученый член-корреспондент РАН Александр Александрович Фёдоров. Под его руководством Отдел стал одним из ведущих подразделений Ботанического института. Значительно расширились и углубились исследования наиболее важных групп полезных растений, содержащих биологически активные вещества, проводились поиск и изучение полезных растений во многих регионах СССР, а также за рубежом в Монгольской Народной Республике. Появилась необходимость в специальном печатном издании, отражающем на своих страницах результаты этих исследований. А. А. Фёдоров становится одним из главных инициаторов создания журнала «Растительные ресурсы». С момента создания журнала в 1965 г. и до конца своих дней он был его бес-

сменным главным редактором. Александр Александрович всемерно способствовал тому, чтобы на страницах журнала печатались статьи авторов, работающих по тематике журнала в разных городах страны и в учреждениях различного профиля. Научный авторитет А. А. Фёдорова, его внимательное и доброжелательное отношение к авторам привлекли к сотрудничеству с журналом большое число ученых-исследователей и практиков, работающих в области ботанического ресурсосведения в разных регионах нашей страны. Это давало возможность изданию достаточно полно отражать состояние и перспективы изучения и использования ресурсов полезных растений флоры СССР. Именно в журнале «Растительные ресурсы» Александр Александрович опубликовал все свои основные статьи по фундаментальным вопросам ботанического ресурсосведения.

Изначально, вплоть до 2005 г., все материалы, содержащие данные по ресурсам и биологии отдельных видов, их компонентному составу и биологической активности помещали в разделы «Статьи» и «Сообщения» без разделения их на рубрики. Отдельно выделяли следующие разделы: «Дискуссии», «Хроника», «Критика и библиография», «Наука за рубежом», «Методика исследований» и «Обзоры». В период с 1965 по 1984 годы в каждом выпуске насчитывалось в среднем около 27 оригинальных статей и кратких сообщений. Отметим, что большая часть публикаций в этот период — это короткие сообщения объемом около четырех страниц, оригинальных больших статей было немного, не более пяти на выпуск.

После кончины А. А. Фёдорова в 1983 г. в течение последующих двадцати лет главным редактором журнала являлся выдающийся ученый, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН Рудольф Владимирович Камелин. Под его руководством сохранялись традиции тематической направленности и структуры научного контента журнала, заложенные А. А. Фёдоровым. В 2005 г. Р. В. Камелин на посту главного редактора журнала «Растительные ресурсы» сменил

его ученик, крупный специалист в области ботанического ресурсоведения, доктор биологических наук Андрей Львович Буданцев, который с 1998 г. являлся заместителем главного редактора. В этот период меняется внутреннее оформление выпусков, вводится рубрикация по научным направлениям, сохраняющаяся до сегодняшнего дня: «Растительные ресурсы видов и сообществ», «Биология ресурсных видов», «Антропогенное воздействие на растительные ресурсы», «Компонентный состав ресурсных видов», «Биологическая активность ресурсных видов», «Хроника», «Персоналии», «Рецензии» и др.). Уменьшается количество статей в каждом выпуске (табл. 1) при одновременном увеличении их объема.

А. Л. Буданцев возглавлял журнал до 2018 г. После его перехода в состав редколлегии «Ботанического журнала» в качестве главного редактора

редколлегию журнала «Растительные ресурсы» возглавляет доктор биологических наук Наталия Игоревна Ставрова, являвшаяся с 2014 до 2018 гг. заместителем главного редактора. Последнее пятилетие отличается существенными изменениями, касающимися внутреннего и внешнего оформления издания, числа и объема научных статей, расширяется круг рассматриваемых в них научных проблем. Формат журнала меняется на принятый в издательствах для научных изданий (А4 формат), претерпевает изменения дизайн обложки и осуществляются переход на двухколоночную печать.

Интересно проследить, как изменялась структура научного контента журнала на фоне произошедших за эти шесть десятилетий изменений формата журнала, правил для авторов, смещения приоритета с кратких сообщений на оригинальные статьи большого объема

Таблица 1. Структура научного контента журнала «Растительные ресурсы» с 1965 по 2024 гг.

Рубрики		Годы издания					
		1965–1974	1975–1984	1985–1994	1995–2004	2005–2014	2015–2024
<u>Обзоры</u>		39 / 4%	33 / 3%	46 / 5%	34 / 5%	27 / 4%	40 / 11%
Статьи и сообщения	Ресурсы полезных растений и растительных сообществ	177 / 16%	229 / 21%	194 / 27%	90 / 13%	45 / 7%	45 / 12%
	Биология ресурсных видов	177 / 16%	254 / 24%	147 / 17%	144 / 20%	139 / 20%	88 / 23%
	Структура популяций растений	6 / 1%	9 / 1%	29 / 3%	22 / 3%	63 / 9%	28 / 8%
	Антропогенное воздействие на растительные ресурсы	0	1 / 0.1%	3 / 0.3%	21 / 3%	57 / 8%	40 / 11%
	Методика исследований	35 / 3%	60 / 6%	35 / 4%	42 / 6%	19 / 3%	15 / 4%
	Компонентный состав ресурсных видов	277 / 25%	276 / 26%	229 / 26%	152 / 21%	191 / 28%	95 / 25%
	Биологическая активность ресурсных видов	49 / 5%	62 / 6%	83 / 9%	144 / 20%	114 / 16%	17 / 5%
	Среднее кол-во статей на выпуск	27	27	23	18	17	10
	Общее кол-во статей за период	1093	1080	888	713	695	377
	Средний объем выпуска, УИЛ	15.6–18	15.7–17.8	(13)16–18	13–14	12–14	12–16

и научные обзоры. Так, доля крупных обзорных статей увеличилась за последние 10 лет по сравнению с предшествующим периодом примерно в 2–2.5 раза до 11% (табл. 1).

Доля исследований, посвященных ресурсам полезных растений и сообществ, имевшая в течение длительного периода (1995–2014 гг.) устойчивую тенденцию к сокращению, в последнее десятилетие вновь возросла с 7 до 12%. Отметим, что в первых выпусках журнала большее количество материалов было посвящено ресурсной характеристике нашей страны и ее крупных регионов, а также некоторых зарубежных стран. Например, в 1967 г. весь третий выпуск был посвящен итогам исследований растительных ресурсов СССР, Западной Сибири, Дальнего Востока, Хабаровского края, Коми АССР, Белорусской ССР, Литовской ССР, Армянской ССР, Азербайджана, Грузинской ССР, Таджикистана, Казахстана, Киргизии и Гвинейской Республики. В последнее десятилетие преобладают статьи, касающиеся ресурсов отдельных видов на небольших территориях. При этом существенно изменилась методическая база таких исследований, увеличилось число работ, выполненных на основе использования новейших дистанционных методов оценки запасов ресурсных видов.

Доля статей рубрики «Биология ресурсных видов» оставалась на протяжении всей истории существования журнала относительно стабильной, варьируя в отдельные периоды от 16 до 24%. При этом можно констатировать наличие устойчивой тенденции роста доли исследований, посвященных структуре ценопопуляций ресурсных видов и оценке разных видов антропогенного воздействия на их состояние — с 0.1–1% до 8–11% (табл. 1). Довольно стабильной остается доля работ в рубрике «Методика исследований»: за весь прошедший период она составляет от 3 до 6%.

Значительный объем в журнале на протяжении всей его истории занимали статьи из рубрики

«Компонентный состав ресурсных видов» (некоторое время носил название «Биологические активные вещества ресурсных видов»). Их доля в разные периоды составляла от 21 до 28%. Вызывает сожаление снижение в последнее десятилетие доли исследований, касающихся биологической активности полезных растений: в последние 10 лет она уменьшилась с 16–20 до 5%.

В заключение следует отметить, что, несмотря на то, что за прошедшие шесть десятилетий произошло много существенных изменений в ботанической науке в отношении смены некоторых научных парадигм, приоритетных направлений исследований, методических подходов, журнал «Растительные ресурсы» сохранил свой статус ведущего научного издания, освещающего проблемы ботанического ресурсоведения. Журнал включен в Перечень ведущих российских рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук, индексируется в российских и международных базах данных РИНЦ, Russian Science Citation Index на платформе Web of Science, Chemical Abstracts Service (CAS). Надеемся, что журнал «Растительные ресурсы» и в дальнейшем продолжит выполнять свою важную функцию в отражении и распространении новых результатов исследований запасов и состояния ресурсов полезных растений, биологических и экологических особенностей ресурсных видов, их компонентного состава и биологической активности. Позволит читателям регулярно знакомиться с новейшими методическими разработками, обзорами и обобщениями итогов многолетних исследований и будет служить успешному развитию этой важной отрасли ботанической науки.

Главный редактор

Н. И. Ставрова

Ответственный секретарь редколлегии

А. А. Науменко

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

УДК 581.6 (574.4)

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЛЕНЬИХ ПАСТБИЩ В ОЛЮТОРСКОМ РАЙОНЕ КОРЯКСКОГО ОКРУГА (КАМЧАТСКИЙ КРАЙ)

© 2024 г. В. Ю. Нешатаева¹ *, В. Е. Кириченко², К. И. Скворцов¹

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

²Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский, Россия

*e-mail: vneshatayeva@binran.ru

Поступила в редакцию 05.07.2024 г.

После доработки 09.08.2024 г.

Принята к публикации 04.09.2024 г.

Разработана хозяйственно-геоботаническая типология оленьих пастбищ Олюторского района Корякского округа Камчатского края. Выделено три группы пастбищ (лишайниковые, кустарниковые, травяные), подразделенные на 17 типов кормовых угодий; приведена их геоботаническая характеристика, проанализированы видовой состав и структура растительных сообществ; указано соотношение фракций кормовых растений и их доля в общем запасе кормов. По характеристикам растительных сообществ оленьих пастбищ установлено их соответствие ассоциациям эколого-фитоценологической классификации.

Ключевые слова: растительные сообщества, ассоциации, кормовые угодья северного оленя, Северная Корякия

DOI: 10.31857/S0033994624040012, EDN: PRSLMA

Изучение, рациональное использование и воспроизводство кормовых ресурсов оленьих пастбищ имеют важное значение для успешного освоения районов Арктики и Субарктики и развития сельского хозяйства отдаленных территорий Северо-Востока РФ. Оленьи пастбища представляют собой ежегодно возобновляемые природные ресурсы, которые не используются в других сферах хозяйственной деятельности. Правительством России поставлена задача создания собственной продовольственной базы на Крайнем Севере. Важнейшей отраслью народного хозяйства на Северо-Востоке является оленеводство. В России оленеводство имеет огромное социально-экономическое значение, так как с ним связаны быт, благосостояние и традиционная культура коренных малочисленных народов Крайнего Севера. По данным Б. В. Лашова [1], к началу XXI в. около 30% населения северных районов РФ было занято в традиционных отраслях народного хозяйства; в оленеводческих районах эта доля в общей численности занятых составляла 40–45%. В настоящее время оленеводство остается главной

отраслью в традиционной сфере занятости коренных малочисленных народов Севера, сохраняющей традиционную технологию и организацию производства.

В советский период, начиная с 1930-х гг., в нашей стране повсеместно внедрялись методы ведения высокопродуктивного оленеводства и приемы рационального использования оленьих пастбищ [2]. В 1977 г. оленеводческие хозяйства северных районов СССР производили 32 тыс. тонн мяса в год [3, 4]; к началу 1990-х гг. выход оленеводческой продукции был увеличен вдвое [5]. В последовавший период экономических реформ государственная поддержка оленеводства прекратилась, что привело к снижению численности домашних оленей в северных районах РФ. В 1998 г. были приняты федеральные законы, регулирующие отношения между собственниками оленей и арендаторами пастбищ; законодательно оформлено получение оленеводами государственных субсидий и льготное налогообложение, в результате идет постепенное увеличение поголовья домашних северных оленей в России. По данным Л. М. Баскина [6], в 2012 г.

в Камчатском крае имелось 38 тыс. голов домашних оленей. В последние годы численность домашних оленей в Корякии возрастает [7]. В настоящее время поголовье оленей, выпасаемых в Корякском округе оленеводческими предприятиями (ГУП ПО «Камчатоленпром», ООО «Оленевод» и др.) и фермерскими хозяйствами, составляет около 52 тыс. голов (рис. 1), поэтому увеличивается потребность в продуктивных пастбищных угодьях. Основой для эффективного использования кормовых ресурсов Корякского округа является разработка хозяйственной типологии оленьих пастбищ.

По данным предварительной инвентаризации кормовых угодий 1932 г., естественная кормовая база материковой части Корякского округа потенциально могла бы обеспечить до 1150 тыс. голов оленей. Оленеемкость пастбищ Олюторского р-на оценивалась в 250 тыс. голов, Пенжинского р-на — 900 тыс. голов [9: 157]. Однако, по данным В. Н. Андреева [15], оленеемкость пастбищ была значительно завышена, так как эти предварительные цифры были получены, исходя из ошибочных исходных нормативов, рассчитанных по методу Пальмера [16]. По данным других ис-

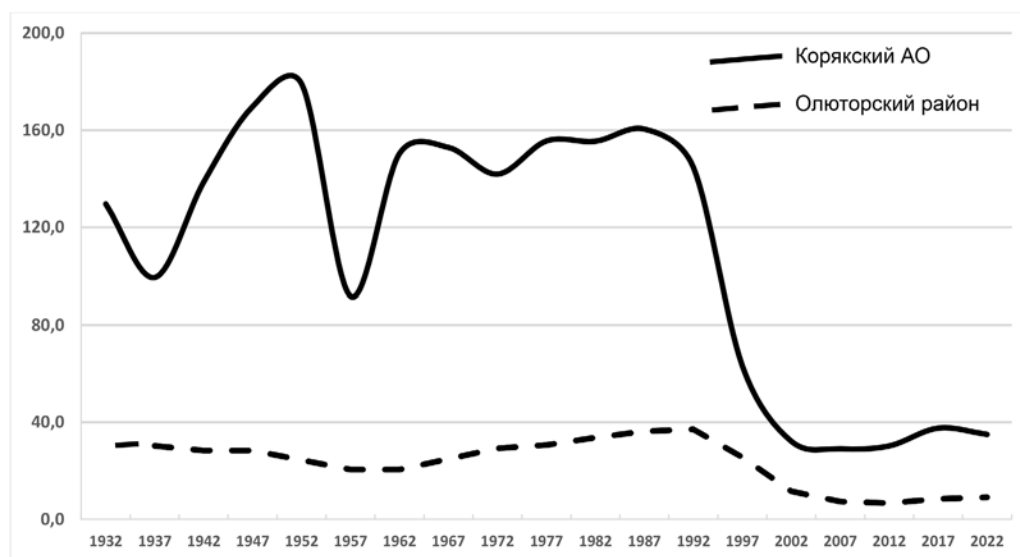


Рис. 1. Динамика численности домашних северных оленей в Корякском округе за последние 90 лет.

Fig. 1. Dynamics of domestic reindeer population in Koryak Land for the last 90 years.

Растительность оленьих пастбищ севера Корякского округа представляет большой практический интерес — как кормовая база оленеводства. До настоящего времени кормовые ресурсы изучены недостаточно. В 1930-е годы в Пенжинском р-не работали экспедиции Дальневосточного краевого НИИ (ДВКНИИ) и Акционерного Камчатского общества, которые изучали оленьи пастбища в низовьях рек Пенжина, Белая и на побережье Пенжинской губы [8]. В 1932 г. маршруты экспедиции Института Оленеводства НКЗ СССР затронули долину р. Пенжины от Култбазы (ныне с. Каменское) до бывшего с. Пенжино (б. Шаман), а также северную часть долины р. Пальматкина и верховья рек Словутная (ныне Слаутная) и Майн [9–12]. В сопредельных районах Анадырского края в 1933 г. работала экспедиция ДВКНИИ по изучению оленьих пастбищ [13, 14].

следователей, предельная оленеемкость районов севера Корякского округа составляет не более 200–220 тыс. голов [17]. По оценкам землеустроительных экспедиций Министерства сельского хозяйства РСФСР, работавших в Корякском округе в 1980-х гг., имеющиеся кормовые угодья позволяют содержать в летний период поголовье до 400 тыс. оленей, в зимний — не более 200 тыс. голов, из-за дефицита лишайниковых пастбищ. Последнее специальное землеустройство и картирование оленьих пастбищ Камчатской области и Корякского АО было проведено в 1970-х гг. На основе этих данных Ангарской изыскательской экспедицией Объединения «Росземпроект» Министерства сельского хозяйства РСФСР в 1981 г. была составлена специальная тематическая геоботаническая карта [35], на которой были ото-

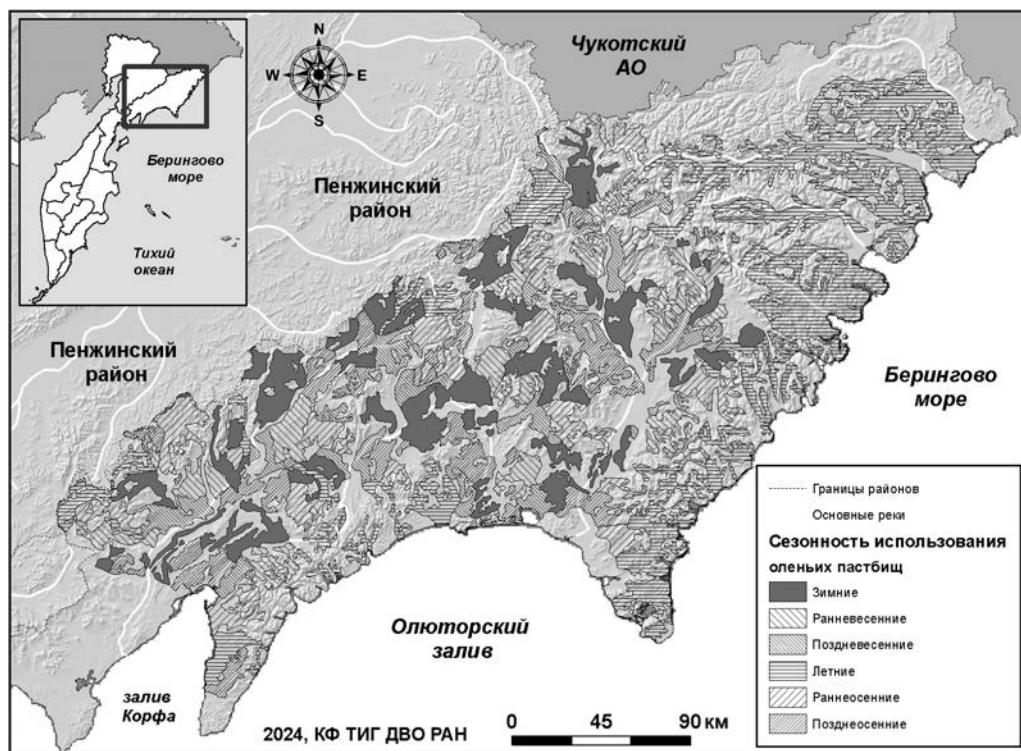


Рис. 2. Распределение оленьих пастбищ на территории Олюторского района по сезонам выпаса (по данным Ангарской экспедиции «Росземпроект»).

Fig. 2. Distribution of seasonal reindeer pastures on the territory of Olyutorsky District. (According to the data of the Angarsk Expedition of “Roszemproekt”).

бражены все имевшиеся на тот период данные о распределении оленьих пастбищ на территории Камчатского края. Фрагмент этой карты для Олюторского района Корякского округа, переведенный в цифровой формат, представлен на рис. 2. На основании данных карты, нами были рассчитаны площади различных типов оленьих пастбищ (табл. 1).

В 1990 г. Ленинградской аэрокосмической экспедицией ПО «Леспроект» было начато обследование территории Корякского АО авиаучетным методом с целью подсчета площадей оленьих пастбищ и оценки запасов кормов, но эти работы не были завершены.

Все имеющиеся данные нуждаются в уточнении, поскольку соотношение площадей различных типов оленьих пастбищ за прошедшие годы изменилось из-за нерационального природопользования, перевыпаса, нарушений растительного покрова, вызванных пожарами, развитием горнодобывающей промышленности и гусеничным транспортом. Площади ягельников — наиболее дефицитных зимних лишайниковых пастбищ —

сокращаются. На негативное влияние техногенных факторов на оленьи пастбища указывали многие авторы [3, 4, 18–23 и др.].

Изучение растительности оленьих пастбищ, разработка их типологии и определение кормовой ценности угодий являются важными направлениями современной геоботаники и ресурсоведения, особенно актуальными для развития оленеводства. Информация о естественных кормовых ресурсах является основой эффективного их использования, воспроизводства и охраны. До настоящего времени оленьи пастбища Корякского округа остаются недостаточно изученными. Данные о состоянии кормовых ресурсов оленьих пастбищ невозможно получить без детального изучения растительного покрова. Задачей настоящей работы является геоботаническая и типологическая характеристика оленьих пастбищ севера Корякского округа в пределах Олюторского района.

Природные условия района исследований

Территория исследований находится в пределах Олюторского административного района,

Таблица 1. Соотношение площадей различных типов оленьих пастбищ в Пенжинском и Олюторском районах Корякского округа**Table 1.** The ratio of different types of reindeer pastures areas in Penzinsky and Olyutorsky districts of Koryak Land

Типы оленьих пастбищ Reindeer pastures types	Пенжинский р-н, тыс. га Penzinsky district, thou. ha	% от площади района % of the area of the district	Олюторский р-н, тыс. га Olyutorsky district, thou. ha	% от площади района % of the area of the district	Всего по двум районам, тыс. га Total, thou. ha	% от общей площади районов % of the total area of the districts
Зимние пастбища Winter pastures	2 131.2	18.2	703.5	9.6	2 834.6	14.9
Ранневесенние пастбища Early spring pastures	563.9	4.8	348.2	4.7	912.1	4.8
Поздневесенние пастбища Late-spring pastures	873.5	7.5	332.4	4.5	1 205.9	6.3
Летние пастбища Summer pastures	756.6	6.5	1 169.0	15.9	1 925.6	10.1
Раннеосенние пастбища Early autumn pastures	670.7	5.7	469.9	6.4	1 140.6	6.0
Позднеосенние пастбища Late autumn pastures	965.0	8.3	404.6	5.5	1 369.6	7.2
Всего пастбищ Total:	5 960.8	51.0	3 427.6	46.7	9 388.4	49.3
Общая площадь района The total area of the district	11 695.6		7 333.1		19 028.7	

Примечание. Площади пастбищ рассчитаны на основе «Карты оленьих пастбищ Камчатской области» [35].
 Note. The areas of reindeer pastures were calculated using the Map «Reindeer Pastures of Kamchatka Region» [35].

расположенного в материковой части Камчатского края. По агроклиматическому районированию территория исследований относится к Анадырской лесотундровой агроклиматической области, климат которой характеризуется как холодный, избыточно влажный [24]. Зима холодная, в центральных районах средняя температура января-февраля достигает -20 , -25°C ; в приморских — -15°C . Продолжительность холодного периода в приморских районах — 190 дней, в центральных — 220 дней в году. Суммы активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$) в приморских районах — до 1000 – 1200°C , в центральных — не превышают 400 – 600°C . Длина светового дня в начале летнего сезона (20 VI) на широте 60° с.ш. — 18 час. 52 мин. Начало лета считается с даты пере-

хода дневной температуры воздуха через $+15^{\circ}\text{C}$, в среднем это 20 июня.

По геоботаническому районированию территория исследований относится к Корякской горной провинции крупных стлаников Берингийской лесотундровой области [25, 26]. Исследования проведены в пределах трех геоботанических округов: *Олюторско-горно-приморского*, *Пылгинского горно-приморского* и *Ветвейского среднегорного*, на территории которых расположены основные площади оленьих пастбищ и производится выпас северных оленей. Зональная растительность представлена сообществами кедрового (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) и ольхового (*Alnus fruticosa* Rupr.s.l.) стлаников и березы Миддендорфа (*Betula middendorffii* Trautv. et Mey.). На флювиогляци-

альных равнинах и высоких надпойменных террасах широко распространены мелкоерниковые тундры с преобладанием березы тощей (*Betula exilis* Sukacz.), являющиеся хорошими летними пастбищами. В широких межгорных депрессиях и долинах рек развиты осоково-пушицевые кочкарники (*Carex lugens* Н. Т. Holm., *C. globularis* L., *Eriophorum vaginatum* L.), используемые как ранневесенние и осенние пастбища. Леса встречаются в поймах рек, представлены тополевыми (*Populus suaveolens* Fisch.), чозенниками (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) А. К. Skvortsov), ивняками (*Salix udensis* Trautv. et Mey., *S. schwerinii* E. Wolf.) и ольшаниками (*Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr.). В приморских районах и на вдающихся в море полуостровах лесную растительность сменяют сообщества кустарниковых ив (*Salix pulchra* Cham., *S. alaxensis* Cov. и др.). На морском побережье распространены приморские луга и осоковые марши, являющиеся ценными летними и раннеосенними пастбищами.

На юго-восточных склонах горных хребтов на высотах 170–300 м над ур. моря встречаются каменноберезовые (*Betula ermanii* Cham.) рощи, образующие фрагментарный высотный пояс. До высот 500–600 м распространены сообщества кедрового стланика в сочетании с кустарничковыми (*Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L., *Ledum decumbens* (L.) Desv., *Empetrum nigrum* L.) и ягельными (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda и др.) тундрами, которые являются ценными зимними пастбищами. Выше 500–600 м распространены кустарничково-лишайниковые горные тундры. На пологих склонах и платообразных вершинах хребтов преобладают алекториевые (*Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal.) и бриокаулевые (*Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnefelt) горные тундры с участием простратных кустарничков. На крутых склонах и гребнях хребтов распространены каменистые осыпи и россыпи с разреженными группировками петрофитов и эпилитных лишайников, не имеющих кормовой ценности.

В результате проведенных нами исследований [27] на территории Олюторского р-на Корякского округа было выявлено 233 вида кормовых растений северного оленя, относящихся к 37 семействам и 103 родам, 37 видов кормовых лишайников и 7 родов шляпочных грибов. К основным группам кормовых растений северного оленя в Корякском округе относятся: кустарниковые ивы (*Salix pulchra*, *S. alaxensis*, *S. krylovii* E. Wolf, *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *S. arctica* Pall. и др.), карликовые березы

(*Betula exilis*, *B. middendorffii*), злаки (*Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Poa* spp., *Festuca* spp. и др.), осоки (*Carex lugens*, *C. globularis*, *C. appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük., *C. lyngbyei* Hornem. subsp. *cryptocarpa* (C. A. Mey.), *C. vesicata* Meinsh., *C. rhynchophysa* C. A. Mey. и др.), пушицы (*Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon* L., *E. russeolum* Fries, *E. scheuchzeri* Horpe), хвощи (*Equisetum* spp.), виды разнотравья из семейств Fabaceae, Asteraceae, Polygonaceae и др. Большинство кормовых лишайников относятся к кустистым лишайникам (ягелям) из рода *Cladonia*: *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. mitis* Sandst. и др. [27].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовано 150 геоботанических описаний, выполненных в 2021–2023 гг. на территории Олюторского района Корякского округа Камчатским геоботаническим отрядом Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Описания выполняли на пробных площадях размерами 10 × 10 м, привязанных к координатной сети с помощью GPS-навигатора. Учитывали видовой состав сообществ, проективное покрытие (%) видов кустарничкового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, среднюю высоту растений каждого яруса [28]. Ассоциации выделяли табличным методом с использованием принципов эколого-фитоценотической классификации растительности. К одной ассоциации относили фитоценозы сходного флористического состава и структуры в сходных условиях местообитания. Варианты выделяли по следующим признакам: различия в количественных соотношениях доминантов и содоминантов; наличие не характерных для ассоциации в целом субдоминантов или содоминантов, а также некоторых сопутствующих видов; особенности условий местообитания [29].

В работе развиваются методы выделения хозяйственно-ботанических типов оленьих пастбищ, предложенные Б. Н. Городковым [9, 10]. При геоботанической характеристике растительных сообществ, кроме названия типов оленьих пастбищ, указывали, к каким ассоциациям эколого-фитоценотической классификации относятся сообщества. Для основных типов оленьих пастбищ оценивали доли разных фракций

(хозяйственных групп кормовых растений — злаки, осоки, бобовые, разнотравье и др.) в общем запасе кормов, используя среднее проективное покрытие видов (в процентах), а также указывали потенциальный запас кормовой фитомассы для каждого типа пастбищ (по литературным данным). Потенциальный запас фитомассы рассчитывается при 100% покрытии в условиях естественных ненарушенных пастбищ [36].

Названия синтаксонов даны в соответствии с «Проектом Всероссийского Кодекса фитоценотической номенклатуры» [29]. Названия видов сосудистых растений приведены по «Каталогу флоры Камчатки» [30]; лишайников — по Andreev et al. [31], мохообразных — по «Списку мхов Восточной Европы и Северной Азии» [32].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Олюторском районе общая площадь пастбищных угодий (по данным последнего землеустройства) составляет 3427.6 тыс. га (табл. 1). На территории района имеются значительные площади летних зеленых пастбищ — 1 169.0 тыс. га, представленные травянистыми и кустарниковыми сообществами. Вдвое меньше суммарная площадь зимних лишайниковых пастбищ — их всего 703.5 тыс. га, в отличие от Пенжинского района, где зимние ягельные пастбища составляют около половины площади всех кормовых угодий (табл. 1). Ограниченная площадь зимних ягельных пастбищ в Олюторском р-не является лимитирующим фактором, сдерживающим рост поголовья домашних северных оленей.

Олени пастбища Олюторского района подразделяются на три хозяйственно-геоботанические группы, отличающиеся по флористическому составу и набору преобладающих экобиоморф: а) *лишайниковые пастбища*; б) *кустарниковые пастбища*; в) *травяные и кустарниково-травяные пастбища*. В течение календарного года различают шесть сезонов содержания и кормления оленей и, соответственно, шесть групп типов пастбищ по сезонам выпаса: *ранневесенние, поздневесенние, летние, раннеосенние, позднеосенние и зимние пастбища*. Соответствие типов естественных кормовых угодий Олюторского р-на типам оленьих пастбищ, распределенным по сезонам выпаса, приведено в табл. 2.

Ниже мы приводим краткую геоботаническую характеристику типов оленьих пастбищ, обследованных нами в 2021–2023 гг.

Лишайниковые пастбища

1) *Горные тундры лишайниковые (алекториевые и бриокаулевые)*. Занимают плоские вершины хребтов и пологие склоны гор на высотах более 400–500 м над ур. моря. Растительный покров нередко фрагментарный, разорванный каменными осыпями и россыпями. Зимой мощность снежного покрова незначительна, так как снег сдувается ветром. Сообщества однорусные, нивелированные ветровой коррозией, высота растений не превышает 5–10 см. В сообществах асс. *Bryocaulletum fruticosum* в лишайниковом ярусе (покрытие 25–50%) доминируют кустистые лишайники: бриокаулон разветвленный (*Bryocaulon divergens*) и алектория бледно-охряная (*Alectoria ochroleuca*); с невысоким обилием встречаются флавоцетрария снежная (*Flavocetraria nivalis*), флавоцетрария клобучковая (*Flavocetraria cucullata*), кладония лесная (*Cladonia arbuscula*), тамнолия червеобразная (*Thamnolia vermicularis*). Мхи отмечены единично. Общее покрытие сосудистых растений не превышает 10–20%; преобладают мелкие кустарнички и травы: дриада точечная (*Dryas punctata*), кассиопея вересковидная (*Cassiope ericoides*), арктоус альпийский (*Arctous alpina*), рододендрон камчатский (*Rhododendron kamtschaticum*), камнеломка Фанстона (*Saxifraga funstonii*), зубровка альпийская (*Hierochloa alpina*), змеевик живородящий (*Bistorta vivipara*) и др. В сообществах асс. *Alectorietum bryocaulosum* доминирует алектория бледно-охряная, с высоким обилием встречаются бриокаулон разветвленный, говардия черноватая (*Gowardia nigricans*), бриория блестящая (*Bryoria nitidula*); в примеси единично отмечена кладония звездчатая (*Cladonia stellaris*). Поскольку большинство лишайников и трав представлено слабо поедаемыми видами, эти сообщества относятся к малоценным зимним и ранневесенним пастбищам.

К этому типу пастбищ примыкают горные тундры дриадово-лишайниковые (асс. *Dryadetum lichenosum*) с участием дриады точечной, либо дриады аянской (*Dryas ajanensis*). Они занимают южные склоны — более пологие и влажные, где дольше лежит снег. Фрагментарные щербнистые лишайниковые тундры встречаются на выпуклых участках, где снег сдувается ветром и выражены щербнистые пятна — мерзлотные медальоны.

Таблица 2. Соответствие типов естественных кормовых угодий Олюторского района типам оленьих пастбищ по сезонам выпаса
Table 2. The correspondence of the types of natural forage lands of the Olutorsky district to the types of reindeer pastures by grazing seasons

Типы естественных кормовых угодий Types of natural forage lands	Типы оленьих пастбищ по сезонам выпаса Seasonal types of reindeer pastures					
	Зимние Winter	Ранне- весенние Early spring	Поздне- весенние Spring	Летние Summer	Ранне- осенние Early autumn	Поздне- осенние Late autumn
Горные тундры лишайниковые Lichen-rich Mountain tundra	+	+				
Горные тундры ягельные Yagel-rich Mountain tundra	+	+				
Кедровостланики лишайниковые Lichen-rich Siberian dwarf-pine woodland	+					+
Кочкарные тундры лишайниковые Lichen-rich tussock tundra	+	+				+
Долинные ерники из березы Миддендорфа Middendorf birch shrubs of the valleys			+	+		
Кустарниковые ивняки Willow shrubs			+	+	+	+
Мелкоерниковые тундры Dwarf-birch tundra			+	+	+	
Луга ветвищные и разнотравно-ветвищные Purple reed-grass-rich and herb-grass-rich meadows			+	+		
Осоково-пушицевые кочкарники Sedge-cotton grass-rich tussock tundra		+				+
Болота осоково-сфагновые переходные Sedge-Sphagnum transitional marshes					+	+
Болота осоково-гипново-сфагновые низинные Sedge-Hypnum moss-Sphagnum swamps				+	+	
Прибрежные сообщества травянистых гигрофитов Riparian communities of herbaceous hygrophytes					+	+
Заросли арктофилы рыжеватой Thickets of <i>Arctophila fulva</i>					+	+
Галофитные осоковые луга приморских маршей Halophytic sedge salt-marsh meadows				+	+	
Приморские злаковые луга Coastal grass-rich meadows				+	+	
Луговинные горные тундры Meadow mountain tundra		+	+			
Нивальные лужайки Nival meadows					+	+

2) *Горные тундры ягельные (кладониевые)*. На вершинах и склонах гор на высотах до 400 м над ур. моря распространены кустарничково-лишайниковые горные тундры с преобладанием кустистых кладоний (ягелей) — сообщества асс. *Cladinetum fruticulosum*. В травяно-кустарничковом ярусе обычны шикша, арктоус альпийский (*Arctous alpina*), береза тощая, голубика, зубровка альпийская (*Hierochloë alpina*), камнеломка точечная (*Saxifraga punctata*), камнеломка шерлериевидная (*Saxifraga cherlerioides*). Сомкнутый лишайниковый покров образован кладонией лесной (*Cladonia arbuscula*), кладонией оленьей (*Cladonia rangiferina*), кладонией звездчатой (*Cladonia stellaris*), кладонией мягкой (*Cladonia mitis*) и др. Это наиболее ценные зимние пастбища: потенциальные запасы ягеля в ненарушенных выпасом сообществах (при 100% покрытия кустистых кладоний с высотой подтеция 10–12 см) достигают 100 ц/га [36].

3) *Кедровостланики лишайниковые*. Широко распространены на высотах 150–350 м над уровнем моря, на склонах различных экспозиций. На склонах северных экспозиций встречаются разреженные куртины кедрового стланика, чередующиеся с ягельными участками с доминированием кладонии звездчатой (*Cladonia stellaris*). Это комплексная растительность. Высота лишайникового яруса на ненарушенных выпасом участках достигает 10–12 см. Нередко сообщества кедровостлаников кустарничковых (асс. *Pinetum pumilae fruticulosum*) образуют регулярные сочетания с участками ягельников (асс. *Cladinetum cladinosum stellaris*). К этому же типу пастбищ относятся кедровостланики алекториевые (асс. *Pinetum pumilae alectoriosum*), распространенные на высотах более 350 м над ур. моря) — разреженные низкорослые (до 0.5 м) куртины кедрового стланика чередуются с участками горной тундры с преобладанием алектории бледно-охряной, бриокаулона разветвленного и пепельника пасхального (*Stereocaulon paschale*); а также кедровостланики ягельные (асс. *Pinetum pumilae cladinosum*) (100–300 м над ур. моря) — высота кедрового стланика достигает 1.5–2 м, в примеси обычны береза Миддендорфа (*Betula middendorffii*) и ольховый стланик (*Alnus fruticosa*); в мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 40–90%) преобладают кустистые

кладонии (*Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. mitis*); из мхов встречаются аулакомниум вздутый (*Aulacomnium turgidum*), дикранум удлинённый (*Dicranum elongatum*), единично — сфагновые мхи (*Sphagnum* spp.); в травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 20–40%) преобладают непоедаемые кустарнички: багульник стелющийся, шикша, голубика. Разреженные кедровостланики в сочетании с ягельниками являются хорошими зимними пастбищами; потенциальные запасы кормовых лишайников достигают здесь 80 ц/га [36]. После пожаров сообщества кедрового стланика сменяются ерниками из березы Миддендорфа без лишайникового яруса.

4) *Кочкарники осоково-пушицевые лишайниковые* (асс. *Eriophoreto vaginati-Caricetum lugentis cladinosum*). Осоково-пушицево-лишайниковые сообщества занимают обширные площади в долинах рек, широких межгорных депрессиях и плоских предгорьях. Высокие (до 40–50 см) кочки, образованные осокой Сочавы (*Carex lugens* subsp. *soczavaeana*) и пушицей влагалищной (*Eriophorum vaginatum*), занимают 30–40% площади. Между кочками развиты лишайники; преобладают кормовые ягели — кладония лесная и кладония оленья, встречаются также флавоцетрария клубочковая, цетрария сглаженная (*Cetraria laevigata*) и др. Из мхов обычны сфагны и дикранум удлинённый. На кочках содоминируют пушица влагалищная, осока Сочавы и осока шаровидная (*Carex globularis*), молодые побеги которых олени охотно поедают весной. Встречаются береза тощая и береза Миддендорфа, хорошо поедаемые оленями весной и в начале лета, а также несъедобные кустарнички — багульник стелющийся, голубика и др. Потенциальные запасы ягеля в этих сообществах оцениваются в 50–60 ц/га [36]. Доля осоковых в общем запасе кормовых растений составляет 65%, лишайников — 17% (табл. 4). Осоково-пушицевые пастбища используются в зимний, ранневесенний и позднесенний сезоны.

Кустарниковые пастбища

5) *Долинные ерники*. По склонам гор, в ложбинах временных водотоков встречаются заросли кустарниковой березы Миддендорфа высотой до 2–2.5 м, иногда с единичным участием ольховника или кедрового стланика

(асс. *Betuletum middendorffii fruticulosum*). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают багульник стелющийся, голубика; отмечены брусника малая, осока шаровидная, таран трехкрылоплодный (*Aconogonon tripterocarpum*), морошка (*Rubus chamaemorus*). Ерниковые сообщества обычно приурочены к пологим водоразделам и нижним частям склонов, встречаясь на высотах до 150–200 м над ур. моря. Молодые листья березы Миддендорфа хорошо поедаются оленями в начале вегетации, когда они наиболее нежные и на побегах еще не образовались пахучие железки. Потенциальные запасы фитомассы достигают 8–10 ц/га [36].

6) *Кустарниковые ивняки*. Встречаются узкими полосами вдоль небольших речек и ручьев. Сообщества монодоминантные. Доля кустарниковых ив в общем запасе кормовых растений достигает 60–80% (табл. 3). Высота кустарникового яруса — до 2.5–3 м, сомкнутость — до 0.8–0.9. Преобладают ива красивая (*Salix pulchra*), ива аляскинская (*Salix alaxensis*) и ива Крылова (*Salix krylovii*), иногда присутствует береза Миддендорфа. В травяном ярусе вейниковых ивняков из ивы красивой (асс. *Salicetum pulchrae calamagrostidosum*) встречаются хорошо поедаемые кормовые травы: из них преобладает вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea*), часто встречаются иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium*), недоселка копьевидная (*Cacalia hastata*), княженика (*Rubus arcticus*), хвощ полевой (*Equisetum arvense*) и др. Доля злаков в общем запасе кормовых растений достигает 20%, разнотравья — 18% (табл. 3). Моховой ярус фрагментарный, его покрытие, как правило, не превышает 5–10%, он образован гипновыми мхами, из них наиболее обычны: каллиергон сердцелистный (*Calliergon cordifolium*), политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune*) и саниония крючковатая (*Sanionia uncinata*). По берегам горных ручьев полосой шириной 15–20 м встречаются сообщества асс. *Salicetum saxatilis caricosum cryptocarpa* — низкорослые ивняки, образованные ивой скальной (*Salix saxatilis*) высотой 20–25 см. В кустарниковом ярусе (сомкнутостью 0.5) преобладает ива скальная — 45%; в примеси отмечена ива сизая (*Salix glauca*). В травяном ярусе обильны осока скрытоплодная (*Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*), вейник пурпурный, княженика, сабельник (*Comarum*

palustre). Единично встречаются хвощ пестрый (*Equisetum variegatum*), фиалка сверхголенькая (*Viola epipsiloides*), кипрей болотный (*Epilobium palustre*), звездчатка толстолистная (*Stellaria crassifolia*). Встречаются также хвощовые ивняки из ивы скальной, отнесенные к асс. *Salicetum saxatilis equisetosum variegatae*, где доминирует ива скальная (покрытие 90%); в травяно-кустарничковом ярусе обильны хвощ пестрый, встречаются осока средняя (*Carex media*), голубика, соссурия голая (*Saussurea nuda*). В нижней части горно-тундрового пояса отмечены также сообщества кустарниковых ив, образованные ивой сизой (*Salix glauca*) и ивой мохнатой (*Salix lanata*), которые на территории исследований встречаются очень редко и существенного кормового значения не имеют. Сообщества кустарниковых ивняков, довольно неоднородные по видовому составу, дают значительный запас зеленого корма — до 15–20 ц/га [36]. Они являются хорошими летними, раннеосенними и позднеосенними пастбищами, так как кустарниковые ивы продолжают вегетировать до сентября.

7) *Тундры ерниковые*. Характеризуются низкорослым (до 25–30 см) кустарниковым ярусом, образованным березой тощей. Распространены в межгорных долинах, на высоких надпойменных террасах и флювиогляциальных равнинах. Отмечены также на пологих склонах и шлейфах гор. Часто встречаются в долинах рек Вывенка, Пахача, Апука и Ачайва-ям. Для кустарничково-ерниковых сообществ (асс. *Betuletum exilis fruticulosum*) характерен регулярно-бугорковатый микрорельеф; бугорки диаметром 0.5–1.0 м, высотой 20–25 см. В кустарниковом ярусе доминирует береза тощая (25–50%), единично отмечены береза Миддендорфа и лапчатка кустарниковая (*Potentilla fruticosa*); в примеси иногда встречаются кустарниковые ивы: ива красивая, ива скальная, ива Крылова, ива сизая. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60–80%) обильны кустарнички: голубика, брусника, багульник стелющийся, шикша. С невысоким обилием отмечены грушанка мясо-красная (*Pyrola incarnata*), луазелеурия лежащая (*Loiseleuria procumbens*), арктоус альпийский; изредка встречаются карликовые шпалерные ивы: ива сетчатая (*Salix reticulata*), ива клинолистная (*Salix sphenophylla*). Из трав при-

Таблица 3. Соотношение фракций кормовых растений и лишайников кустарниковых пастбищ и их доля в общем запасе кормов**Table 3.** The ratio of forage plant fractions of shrub-dominated pastures and their share in total forage stock

Тип пастбищ Pasture type	Хозяйственные группы кормовых растений и лишайников Economic groups of forage plants	Среднее проективное покрытие, % Average coverage, %	Доля в общем запасе кормовых растений, % Share in total forage plant stock, %
Кустарниковые ивняки из ивы Крылова Willow shrub communities formed by <i>Salix krylovii</i>	Кустарниковые ивы Shrub willows	75	80
	Бобовые Legumes	+	—
	Злаки Grasses	3	3.2
	Осоковые Sedges	5	5.4
	Разнотравье Herbs	10	11.4
	Лишайники Lichens	0	—
	ИТОГО: Total:	93	100
Кустарниковые ивняки из ивы красивой Willow shrub communities formed by <i>Salix pulchra</i>	Кустарниковые ивы Shrub willows	77	62
	Бобовые Legumes	0	—
	Злаки Grasses	25	20
	Осоковые Sedges	+	—
	Разнотравье Herbs	23	18
	Лишайники Lichens	0	—
	ИТОГО: Total:	125	100

Примечание. «+» — среднее проективное покрытие на 100 м² менее 0.1%.

Note. «+» — the average coverage less than 0.1%.

сутствуют осока Сочавы, осока влагищная (*Carex vaginata*), овсяница алтайская (*Festuca altaica*), морощка, таран трехкрылоплодный, змеевик живородящий, змеевик перистый (*Bistorta plumosa*), копеечник копеечниковидный (*Hedysarum hedysaroides*), вейник

лапландский (*Calamagrostis lapponica*), вейник пурпурный, тилингия аянская (*Tilingia ajanensis*), мытник лапландский (*Pedicularis lapponica*) и др. В переувлажненных местообитаниях обильна осока шаровидная. В мохово-лишайниковом ярусе сообществ осоково-

Таблица 4. Соотношение фракций кормовых растений и лишайников тундровых пастбищ и их доля в общем запасе кормов

Table 4. The ratio of forage plant fractions of tundra pastures and their share in total forage stock

Тип пастбищ Pasture type	Хозяйственные группы кормовых растений и лишайников Economic groups of forage plants	Среднее проективное покрытие, % Average coverage, %	Доля в общем запасе кормовых растений, % Share in total forage plant stock, %
Мелкоерниковые тундры (<i>Betula exilis</i>)	Кустарники Shrubs	40	75.4
Dwarf birch tundra (<i>Betula exilis</i>)	Бобовые Legumes	+	—
	Злаки Grasses	+	—
	Осоковые Sedges	1	2
	Разнотравье Herbs	+	—
	Лишайники Lichens	12	22.6
	ИТОГО: Total:	53	100
Осоково-пушицевые кочкарники (<i>Carex lugens</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i>)	Кустарники Shrubs	2	8.7
	Бобовые Legumes	0	—
Sedge-cotton grass-rich tussock tundra (<i>Carex lugens</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i>)	Злаки Grasses	+	—
	Осоковые Sedges	20	65.2
	Разнотравье Herbs	2	8.7
	Лишайники Lichens	4	17.4
	ИТОГО: Total:	29	100

Примечание. «+» — среднее проективное покрытие на 100 м² менее 0.1%.
Note. «+» — the average coverage less than 0.1%.

го варианта (var. *Carex globularis*) обильны сфагновые мхи (покрытие 25%); в сообществах типичного варианта (var. *typicum*) преобладают гипновые мхи: плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*), дикранум удлинённый, дикранум буреющий (*Dicranum fuscescens*), ау-

лакомниум вздутый, аулакомниум болотный (*Aulacomnium palustre*), ритидиум морщинистый (*Rhytidium rugosum*) и др. Лишайники малообильны (1–5%), представлены видами пельтигер (*Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. polydactyla*), пепельников (*Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*)

и кустистых кладоний (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*). Эти сообщества являются хорошими поздневесенними и раннеосенними пастбищами с потенциальным запасом зеленых кормов до 7–8 ц/га [36]. Для них характерно следующее соотношение кормовых фракций в общем запасе кормов: доля кустарников — 75%, лишайников — 23% (табл. 4).

Травяные пастбища

8) Луга вейниковые и разнотравно-вейниковые. В приозерных депрессиях, по берегам ручьев, в ложбинах временных водотоков, в поймах рек среди кустарников, а также по полянам в пойменных лесах встречаются участки вейниковых и разнотравно-вейниковых лугов с преобладанием вейника пурпурного и участием видов мезофильного разнотравья (асс. *Calamagrostidosum purpureae varioherbosum*). Покрытие травяного яруса — 80–90%, доминирует вейник пурпурный, встречаются иван-чай, василистник малый (*Thalictrum minus*), подмаренник северный (*Galium boreale*), чемерица острокольная (*Veratrum oxysepalum*), княженика, фиалка сверху-голенькая (*Viola epipsiloides*), синюха остроцветковая (*Polemonium acutiflorum*) и др. Эти сообщества являются ценными летними пастбищами со значительным запасом зеленых кормов — до 40–60 ц/га [36]. После расчистки от кустарников вейниковые луга могут использоваться как сенокосные угодья. В сообществах разнотравных лугов доля разнотравья в общем запасе кормовых растений достигает 90%, злаков — 10% (табл. 5). Для вейниковых лугов соотношение фракций иное: доля злаков составляет около 80%, разнотравья — 20% (табл. 5). Злаки наиболее хорошо поедаемы весной и ранним летом, до цветения.

9) Осоково-пушицевые кочкарники. В обширных межгорных депрессиях и широких долинах рек распространены заболоченные кочкарные пушицево-осоковые тундры на маломощных торфяниках, подстилаемых многолетней мерзлотой. Пушицево-осоково-сфагновые сообщества (асс. *Eriophoretum vaginati–Caricetum lugentis sphagnosum*) занимают плоские переувлажненные водоразделы, депрессии и подошвы пологих шлейфов. Мощность торфа составляет 30–40 см; ниже залегает многолетняя мерзлота. Для сообществ характерен регулярно-кочковатый рельеф, образованный

кочками осоки и пушицы — (40–50%) диаметром 30–40 см, высотой 20–30 см. Травяно-кустарничковый ярус сомкнутый (среднее покрытие 40–50%), образован пушицей влагалищной, осоками Сочавы и шаровидной; обильны также голубика, багульник и морошка. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 60–70%) преобладают виды сфагнов (50–60%), встречаются дикранум удлинённый, аулакомниум болотный, плевроций Шребера, томентгипнум блестящий (*Tomentypnum nitens*) и др. Кустистые кладонии (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. mitis* и др.) малообильны: их общее покрытие не превышает 5%. Запасы ягеля невелики — около 5 ц/га [36]. Эти сообщества являются ранневесенними пастбищами (май–июнь). Потенциальный запас их зеленой фитомассы (при 100% покрытии) составляет 0.2–0.3 ц/га [36].

10) Болота осоково-сфагновые переходные. В переувлажненных межгорных депрессиях и приозерных котловинах распространены массивы мезотрофных болот, чередующиеся с участками плоских торфяников, слегка (на 0.3–0.5 м) приподнятых над окружающей поверхностью. Мощность торфяной залежи не превышает 50–60 см. Мерзлота в конце лета залегает на глубине около 40 см. В сообществах асс. *Sphagnetum fruticoso-caricosum* травяно-кустарничковый ярус (покрытие 50%) образован кормовыми видами растений: осокой прямостоячей (*Carex aquatilis* subsp. *stans*), березой тошей, ивой буреющей, а также непоедаемыми кустарничками: багульником стелющимся, голубикой, брусникой малой, шикшей. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют виды сфагнов; ягели малообильны. Запасы зеленых кормов составляют около 10 ц/га [9; 36]. Эти сообщества относятся к позднеосенним пастбищам среднего качества.

11) Болота осоково-гипново-сфагновые низинные. Среди осоково-пушицевых кочкарников широких межгорных депрессий часто встречаются минеротрофные низинные болота, приуроченные к плоским понижениям, приозерным котловинам, переувлажненным депрессиям; они отмечены также на сплавинах вокруг зарастающих озер. Часто встречаются осоково-сфагновые сообщества (асс. *Caricetum rariflorae sphagnosum*). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 15–20%) преобладает осока редко-

цветковая (*Carex rariflora*), обильны осоки прямостоячая и носатая (*Carex rostrata*), пушица средняя (*Eriophorum medium*), ива буреющая, сабельник, подбел (*Andromeda polifolia*), клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpus*) и др. Сомкнутый моховой ярус (покрытие – 90–95%) представлен сфагновыми коврами, образован-

ными эвтрофными видами сфагнов, с участием каллиергона сердцевиднолистного (*Calliergon cordifolium*), палюделлы оттопыренной (*Paludella squarrosa*), варнсторфии плавающей (*Warnstorfia fluitans*) и др. Мерзлота залегает на глубине 60–70 см. Сообщества низинных болот являются летними и раннеосенними пастбищами средне-

Таблица 5. Соотношение фракций кормовых растений и лишайников травяных пастбищ и их доля в общем запасе кормов

Table 5. The ratio of forage plant fractions of herb- and grass-dominated pastures and their share in total forage stock

Тип пастбищ Pasture type	Хозяйственные группы кормовых растений и лишайников Economic groups of forage plants	Среднее проективное покрытие, % Average coverage, %	Доля в общем запасе кормовых растений, % Share in total forage plant stock, %
Прибрежные осочники (<i>Carex rostrata</i> , <i>C. appendiculata</i> , <i>C. aquatilis</i> subsp. <i>stans</i>) Riparian sedge communities (<i>Carex rostrata</i> , <i>C. appendiculata</i> , <i>C. aquatilis</i> subsp. <i>stans</i>)	Кустарники Shrubs	+	–
	Бобовые Legumes	0	–
	Злаки Grasses	+	–
	Осоковые Sedges	43	100
	Разнотравье Herbs	+	–
	Лишайники Lichens	0	–
	ИТОГО: Total:	43	100
Вейниковые луга (<i>Calamagrostis purpurea</i>) Purple reed-grass-rich meadows (<i>Calamagrostis purpurea</i>)	Кустарники Shrubs	1	1.2
	Бобовые Legumes	0	–
	Злаки Grasses	69	78.4
	Осоковые Sedges	+	–
	Разнотравье Herbs	18	20.4
	Лишайники Lichens	0	–
	ИТОГО: Total:	88	100

Таблица 5. Окончание

Тип пастбищ Pasture type	Хозяйственные группы кормовых растений и лишайников Economic groups of forage plants	Среднее проективное покрытие, % Average coverage, %	Доля в общем запасе кормовых растений, % Share in total forage plant stock, %
Разнотравные луга (<i>Geranium erianthum</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>Rubus arcticus</i> и др.)	Кустарники Shrubs	+	—
	Бобовые Legumes	+	—
Mixed herb-grass meadows (<i>Geranium erianthum</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>Rubus arcticus</i> and etc.)	Злаки Grasses	6	8.8
	Осоковые Sedges	+	—
	Разнотравье Herbs	62	91.2
	Лишайники Lichens	0	—
	ИТОГО: Total:	68	100

Примечание. «+» — среднее проективное покрытие на 100 м² менее 0.1%.

Note. «+» — the average coverage less than 0.1%.

го качества с потенциальным запасом зеленых кормов 5–8 ц/га [36].

12) *Прибрежно-водные сообщества гигрофильных трав.* В обширных межгорных депрессиях и широких долинах рек Вывенка, Апука, Апукваем, Ачайваем не менее 10% площади занимают озера. Они постепенно заболачиваются, и по берегам формируются сообщества, образованные гигрофильными травами: сабельником (*Comarum palustre*), вахтой трехлистной (*Menyanthes trifoliata*), хвощом топяным (*Equisetum fluviatile*), осокой носатой, осокой придатконосной (*Carex appendiculata*) и др. Сообщества асс. *Magnocaricetum caricosum rostratae* встречаются в переувлажненных приозерных котловинах, по берегам небольших озер. В этих сообществах преобладает осока носатая (60%), встречается осока придатконосная, образующая кочки по краю озерной котловины; единично отмечены осока лапландская (*Carex lapponica*), арктофила рыжевато-красная (*Arctophila fulva*), сабельник, подмаренник трехраздельный (*Galium trifidum*), хвощ болотный (*Equisetum palustre*), кипрей болотный

(*Epilobium palustre*), пушица многоколосковая (*Eriophorum polystachyon*), пушица Шейхцера (*Eriophorum scheuchzeri*). Из мхов единично отмечены каллиергон сердцевиднолистный, аулакомниум болотный, виды сфагнов. В зарослях гигрофильных осок их доля в общем запасе кормовых растений достигает 90–100% (табл. 5). На мелководье распространены чистые заросли хвоща топяного (асс. *Equisetum fluviatile purum*), потенциальные запасы его фитомассы достигают 12 ц/га [36]. Несмотря на небольшие площади, прибрежно-водные сообщества имеют немаловажное значение, так как они долго сохраняют зеленые побеги и являются позднеосенними нажировочными пастбищами.

13) *Заросли арктофилы рыжевато-красной.* По берегам озер на илистых отмелях распространены гигрофильные злаковые луга с участием бекмании восточной (*Beckmannia syzigachne*), вейника пурпурного, вейника щучковидного (*Calamagrostis deschampsoides*) и др. Среди них часто встречаются чистые заросли арктофилы рыжевато-красной (асс. *Arctophiletum fulvae purum*). Сообщества арктофилы являются ценными позднеосенними нажи-

ровочными пастбищами; потенциальный запас их фитомассы — 10–15 ц/га [36], но занимаемые ими площади невелики.

14) *Маршевые осоковые луга*. По берегам лагун и заливов Берингова моря, в полосе морских приливов встречаются участки осоковых лугов, образованные приморскими галофитами — осокой обертковидной (*Carex subspathacea*) — асс. *Caricetum subspathaceae purum* и осокой скрытоплодной (*Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*) — асс. *Magnocaricetum caricosum cryptocarpae*. В первой половине лета крупноосочники из осоки скрытоплодной дают хорошее сено. Осоковые маршевые луга являются ценными летними и раннеосенними пастбищами; их потенциальная производительность — не более 7–8 ц/га [12; 36].

15) *Приморские злаковые луга*. По берегам заливов Берингова моря, в бухтах и лагунах на песчаных приморских валах и дюнных песках узкой полосой тянутся приморские галофитные крупнозлаковые луга, образованные волоснецом мягким (*Leymus mollis*), с участием арктомятлика выдающегося (*Arctopoa eminens*), чины японской (*Lathyrus japonicus*), лигустикума шотландского (*Ligusticum scoticum*), крестовника ложноарникового (*Senecio pseudoarnica*). Наиболее широко распространены сообщества волоснецовых (асс. *Leymetum mollis purum*) и волоснецово-чиновых (асс. *Leymetum mollis lathyrosus japonicae*) лугов. Они используются местным населением для выпаса крупного и мелкого рогатого скота, а также как сенокосы. Их потенциальная производительность достигает 25–30 ц/га [36]. Несмотря на небольшие площади, приморские злаковые луга являются ценными летними и раннеосенними пастбищами.

16) *Луговинные горные тундры*. Распространены в горно-тундровом поясе, встречаются небольшими участками (около 100–200 м²) на прогреваемых южных и юго-восточных склонах в блюдцеобразных понижениях, неглубоких ложбинах, верховьях горных ручьев. Сообщества асс. *Salicetum arcticae—sphenophyllae fruticulosovariorherbosum* низкорослые, одноярусные. В них преобладают хорошо поедаемые карликовые ивы: ива арктическая (*Salix arctica*), ива клинолистная (*Salix sphenophylla*), ива сетчатая (*Salix reticulata*) и травы — герань пушистоцветковая

(*Geranium erianthum*), соссурея острозубчатая (*Saussurea oxyodonta*), ветреница нарциссоцветковая (*Anemone narcissiflora*), касатик шетинистый (*Iris setosa*), горечавка сизая (*Gentiana glauca*) и др. Менее обильны непоедаемые тундровые кустарнички — кассиопея четырехгранная (*Cassiope tetragona*), филлодоце сизая (*Phyllodoce caerulea*), луазелеурия лежащая (*Loiseleuria procumbens*). Сообщества луговинных тундр весной довольно быстро освобождаются от снега и рано начинают вегетацию, поэтому они являются ценными весенними пастбищами; но их потенциальная производительность невысока и занимаемые площади невелики.

17) *Нивальные лужайки*. Этот тип пастбищ объединяет разнотравные и разнотравно-ивовые мелкоконтурные сообщества; они встречаются небольшими участками (около 25–100 м²). Нивальные лужайки распространены в горно-тундровом и стланиковом поясах в наиболее многоснежных местообитаниях. Приурочены к местам длительного залеживания снега: обычно развиваются близ тающих снежников, во влажных присклоновых западинах, лощинах, блюдцеобразных депрессиях, долинах горных ручьев. В составе сообществ асс. *Salicetum chamissonis varioherbosum* преобладают карликовые шпалерные ивы: ива Шамиссо (*Salix chamissonis*), ива полярная (*Salix polaris*), встречаются луазелеурия лежащая, филлодоце сизая, осока карагинская (*Carex koraginensis*), осока Лашеналы (*C. lachenalii*) и мезогигрофильные травы — лаготис малый (*Lagotis minor*), кисличник двустолбчатый (*Oxyria digyna*), сиверсия малая (*Sieversia pusilla*), сиббальдия распростертая (*Sibbaldia procumbens*), новосиверсия ледяная (*Novosieversia glacialis*), первоцвет клинолистный (*Primula cuneifolia*), кипрей железистый (*Epilobium glandulosum*), кипрей Хорнеманна (*Epilobium hornemannii*) и др. В разреженном моховом ярусе встречаются аулакомниум вздутый, политрихум обыкновенный, саниония крючковатая, птилидиум реснитчатый (*Ptilidium ciliare*), кампилиум звездчатый (*Campylium stellatum*) и др. Сообщества нивальных лужаек начинают вегетацию в конце лета и сохраняют свежую зелень до заморозков. Они являются позднеосенними нажировочными пастбищами; но их площади незначительны и потенциальная производительность невелика.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Олюторский район расположен в юго-восточной части Корякского нагорья, образованной среднегорными и низкогорными хребтами с высотами до 1200–1600 м над уровнем моря и обширными межгорными долинами, выходящими на побережье Берингова моря. В приморских районах обширные площади оленьих пастбищ представлены травяными и кустарниковыми типами. В то же время лишайниковые пастбища, расположенные на горных плато, занимают ограниченные территории.

По данным последнего землеустройства, общая площадь пастбищных угодий оленеводства в Олюторском районе составляет 3427.6 тыс. га. На территории района имеются значительные площади летних пастбищ (1 169.0 тыс. га); площади зимних лишайниковых пастбищ существенно меньше: 703.5 тыс. га.

На основании проведенных исследований выделено 17 хозяйственно-геоботанических типов оленьих пастбищ, объединенных в 3 группы типов по преобладающим экобиоморфам (травяные, лишайниковые и кустарниковые пастбища). В пределах типов оленьих пастбищ выявлено 27 ассоциаций эколого-фитоценотической классификации.

Наибольшие площади кормовых угодий в районе исследований представлены осоково-пушицевыми кочкарниками, мелкоерниковыми тундрами, зарослями кустарниковых ив и осоково-сфагновыми болотами.

Среди летних пастбищ наибольшей продуктивностью и наилучшими кормовыми качествами характеризуются кустарниковые ивняки и разнотравно-злаковые луга. Среди зимних пастбищ наибольшей кормовой ценностью обладают ягельные тундры, в меньшей степени — лишайниковые кедровостланики.

В связи с экономическим развитием северных территорий пастбищные угодья в Олюторском районе неизбежно подвергаются воздействию антропогенных факторов. На территориях горнодобывающих предприятий пастбищные площади выводятся из хозяйственного оборота, вплоть до их полной утраты. За последние 20 лет пожарами различной интенсивности было затронуто до 25% площади пастбищ. Наиболее часты возгорания торфяных болот, кедровых стлаников и ягельников. Многие авторы отмечают, что гари на месте лишайниковых пастбищ зарастают крайне медленно; сгоревшие ягельники восстанавливаются лишь через 50 лет после пожара [19, 20, 33, 34].

Кроме того, на имеющихся пастбищах, ежегодно используемых под выпас без соблюдения трехлетнего пастбищеоборота, значительно снижаются запасы кормовых видов растений и лишайников. Допускаемый оленеводческими хозяйствами ненормированный выпас оленей зачастую приводит к стравливанию пастбищ.

Необходимы дальнейшие исследования состояния оленьих пастбищ на севере Корякского округа, а также анализ воздействия природных и антропогенных факторов на растительность, что позволит оценить запасы кормовых ресурсов и рассчитать оленеемкость кормовых угодий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н. В. В. Якубову (ФИЦ Биоразнообразия Восточной Азии) за определение сосудистых растений, к.б.н. Е. Ю. Кузьминой (БИН РАН) — за определение образцов мхов; Д. Е. Гимельбранту и к.б.н. И. С. Степанчиковой (СПбГУ) — за большую помощь в определении лишайников; а также участникам экспедиций 2021–2023 гг.: д.б.н. В. Ю. Нешатаеву, к.б.н. В. Н. Тюрину, охотоведу А. А. Журину.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00202.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Лашов Б. В.* 2011. Условия предпринимательства в традиционном хозяйстве коренных малочисленных народов севера (КМНС). – Вестник Ленинградского государственного университета им. А.С. Пушкина. 6(1): 28–34.
2. *Андреев В. Н.* 1968. Проблемы рационального использования и улучшения оленьих пастбищ. – В кн.: Проблемы Севера. Вып. 13. М. С. 76–88.
3. *Андреев В. Н.* 1977. Роль антропогенных факторов в развитии северных биогеоценозов. – В сб.: Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск. С. 17–26.

4. Щелкунова Р. П. 1980. Растительность и кормовые ресурсы для оленеводства Таймыра: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 43 с.
5. Забродин В. А., Лайшев К. А., Дубовик И. К. 2015. Развитие северного оленеводства в рамках осуществления Арктических интересов России. – Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. 40: 108–112.
6. Баскин Л. М. 2016. Современное оленеводство в России: состояние, мобильность, права собственности, патернализм государства. – Этнографическое обозрение. 2: 28–43.
7. Корчмит В. А. 2001. Оленеводство Корякии: этапы развития, перспективы возрождения. Петропавловск-Камчатский. 439 с.
8. Сочава В. Б. 1932. По тундрам бассейна Пенжинской губы. – Известия Государственного географического общества. 64(4–5): 1–24.
9. Городков Б. Н. 1933. Естественные пастбищные угодья тундровой зоны ДВК. – Советское оленеводство. 2: 119–165.
10. Городков Б. Н. 1934. Об основаниях и методах хозяйственной классификации и бонитировки оленьих пастбищ. – Сов. ботаника. 1: 54–66.
11. Городков Б. Н. 1935. Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. – Тр. Дальневост. Фил. АН СССР. Сер. Ботаническая. 1: 7–84.
12. Тихомиров Б. А. 1935. Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района. – Тр. Дальневост. Фил. АН СССР. Сер. Ботаническая. 1: 85–112.
13. Васильев В. Н. 1936. Оленьи пастбища Анадырского края. – Труды Арктического института. 62: 9–14.
14. Васильев В. Н. 1956. Растительность Анадырского края. М.; Л. 218 с.
15. Андреев В. Н. 1961. Рациональное использование оленьих пастбищ Камчатской области. – В сб.: Сырьевые ресурсы Камчатской области: Материалы выездной сессии Комиссии по проблемам Севера в 1957 г. М. С. 176–182.
16. Palmer L. J. 1926. Progress of reindeer grazing investigations in Alaska. United States Department of Agriculture Bulletin. 1423. 37 p.
17. Устинов В. И. 1970. Развитие товарного оленеводства. – В кн.: Север Дальнего Востока. М. С. 437–449.
18. Андреев В. Н. 1973. Изучение антропогенных воздействий на растительность тундры в связи с общим направлением развития тундрового биома. – В сб.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Материалы V Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Магадан. С. 173–179.
19. Полежаев А. Н. 1975. Предварительные данные о современном состоянии зимних оленьих пастбищ Чукотки. – Тр. Магаданского НИИСХ Северо-Востока. 5: 75–78.
20. Полежаев А. Н. 2005. Рост и распространение кустистых лишайников на севере Дальнего Востока России. – Вестник Северо-Восточного НЦ ДВО РАН. 2: 56–63.
21. Синельникова Н. В. 1993. Растительность и типологический состав оленьих пастбищ окрестностей озера Эльгыгытгын. – В кн.: Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан. С. 83–94.
22. Синельникова Н. В., Мажитова Г. Г. 1993. Типология оленьих пастбищ, динамика их растительности и почв. – В кн.: Экология бассейна р. Амгуэма (Чукотка). Ч. 1. Владивосток. С. 99–122.
23. Липски С. А. 2018. Состояние оленьих пастбищ в Арктической зоне Российской Федерации, факторы их деградации и меры по улучшению ситуации. – Известия ВУЗов. Геодезия и аэрофотосъемка. 62(6): 695–702.
<https://doi.org/10.30533/0536-101X-2018-62-6-695-702>
24. Климатические ресурсы сельского хозяйства СССР. Карта: М 1: 12 500 000. М.: ГУГК. 1961.
25. Геоботаническое районирование СССР. 1947. М.; Л. 152 с.
26. Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю., Кириченко В. Е. 2020. Растительный покров территории Северной Корякии (Камчатский край) и ее геоботаническое районирование. – Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 65(2): 395–416.
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
27. Нешатаева В. Ю., Скворцов К. И., Якубов В. В. 2023. Кормовые растения северного оленя в Олоторском районе Корякского округа (Камчатский край). – Растительные ресурсы. 59(2): 109–128.
<https://doi.org/10.31857/S0033994623020085>
28. Технические указания по геоботаническому обследованию оленьих пастбищ. 1985. М. 136 с.

29. Нешатаев В. Ю. 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры. – Растительность России. 1: 62–70
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62>
30. Якубов В. В., Чернягина О. А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский. 165 с.
31. Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. – *The Bryologist*. 99(2): 137–169.
<https://doi.org/10.2307.3244545>
32. Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – *Arctoa*. 15: 1–130.
doi.org/10.15298/arctoa.15.01
33. Щелкунова Р. П. 1979. Прирост кормовых лишайников и их распространение на Енисейском Севере. – *Бот. журнал*. 64(8): 1111–1121.
34. Временные методические рекомендации по проведению ресурсной оценки территорий традиционного природопользования районов Крайнего Севера. ЕСДЗем.16-11-001-02. 2002. М. 160 с.
35. Карта оленьих пастбищ Камчатской области» М. 1: 500 000. 1981. Ангарская изыскательская экспедиция Объединения «Росземпроект» Министерства сельского хозяйства РСФСР. Братск.
36. Андреев В. Н. 1979. Кормовые растения и их рациональное использование. – В кн.: Северное оленеводство. М. С. 115–172

Vegetation of Reindeer Pastures in the Olyutorsky District of the Koryak Land (Kamchatka Territory)

© 2024. V. Yu. Neshataeva¹*, V. E. Kirichenko², K. I. Skvortsova¹

¹Komarov Botanical Institute, RAS, Saint Petersburg, Russia

²Kamchatka Branch of the Pacific Institute of Geography FEB RAS,

Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

*e-mail: vneshatayeva@binran.ru

Abstract – The economic and geobotanical typology of reindeer pastures of the Olyutorsky District of the Koryak Land of the Kamchatka Territory has been developed. Three groups of pastures (lichen-rich, shrub-rich, herb-grass-rich) were distinguished and divided into 17 types of forage lands. Their vegetation characteristics are presented, the species composition and structure of plant communities are discussed. The ratio of economic fractions of forage plants and their share in the total stock of feed were indicated. According to the characteristics of the plant communities of reindeer pastures, their compliance with the associations of dominant-determinant classification has been established.

Keywords: plant communities, associations, reindeer forage lands, Northern Koryakia

ACKNOWLEDGMENTS

Authors are cordially grateful to PhD V. V. Yakubov (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS) for determining vascular plant species, to PhD E. Yu. Kuzmina (Komarov Botanical Institute RAS) for determining bryophytes, to D. E. Himelbrant and PhD I. S. Stepanchikova (St. Petersburg State University) for determining lichens. We

REFERENCES

1. Lashov B. V. 2011. [Conditions of business activities in the traditional economy of the indigenous peoples of the North]. – *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta im. A.S. Pushkina*. 6(1): 28–34. (In Russian)
2. Andreev V. N. 1968. [Problems of rational use and improvement of reindeer pastures]. – *Problemy Severa*. Vol. 13. Moscow. P. 76–88. (In Russian)
3. Andreev V. N. 1977. [The role of anthropogenic factors in the development of northern biogeocoenoses]. – In: [Theoretical and applied problems of biology in the North-East of the USSR]. Yakutsk. P. 17–26. (In Russian)
4. Shchelkunova R. P. 1980. [Vegetation and forage resources for Taimyr reindeer husbandry: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Novosibirsk. 43 p. (In Russian)

5. *Zabrodin V. A., Lajshev K. A., Dubovik I. K.* 2015. [The development of reindeer husbandry in the framework of the implementation of Russia's Arctic interests]. – *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 40: 108–112. (In Russian)
6. *Baskin L. M.* 2016. Modern Reindeer Husbandry in Russia: Status, Mobility, Property Rights, State Paternalism. – *Etnograficheskoe obozrenie*. 2: 28–43. (In Russian)
7. *Korchmit V. A.* 2001. [Reindeer husbandry of Koryakia: stages of development, prospects of revival]. *Petropavlovsk-Kamchatsky*. 439 p. (In Russian)
8. *Sochava V. B.* 1932. [Across the tundras of the Penzhinskaya Bay Basin]. – *Izvestiya Gosudarstvennogo geograficheskogo obshchestva*. 64(4–5): 1–24. (In Russian)
9. *Gorodkov B. N.* 1933. [Natural pasture lands of the tundra zone of the Far East Krai]. – *Sovetskoe olenevodstvo*. 2: 119–165. (In Russian)
10. *Gorodkov B. N.* 1934. [About the bases and methods of economic classification and bonitization of reindeer pastures]. – *Sov. Botanika*. 1: 54–66. (In Russian)
11. *Gorodkov B. N.* 1935. [Geobotanical and soil essay of the Penzhinsky District of the Far Eastern Territory]. – *Trudy Dalnevostochnogo Filiala Akademii Nauk SSSR. Ser. Bot.* 1: 7–84. (In Russian)
12. *Tikhomirov B. A.* 1935. [A brief essay of the valley vegetation of Penzhinskiy District]. – *Trudy Dalnevostochnogo Filiala Akademii Nauk SSSR. Ser. Bot.* 1: 85–112. (In Russian)
13. *Vasil'ev V. N.* 1936. [Reindeer pastures of the Anadyr Region]. – *Trudy Arkticheskogo Instituta*. 62: 9–14. (In Russian)
14. *Vasilyev V. N.* 1956. [Vegetation of the Anadyr Region]. Moscow; Leningrad. 218 p. (In Russian)
15. *Andreev V. N.* 1961. [Rational use of reindeer pastures in the Kamchatka Region]. – In: [Raw materials of the Kamchatka region: Materials of the visiting session of the Commission on the Problems of the North in 1957]. Moscow. P. 176–182. (In Russian)
16. *Palmer L. J.* 1926. Progress of reindeer grazing investigations in Alaska. United States Department of Agriculture Bulletin. 1423. 37 p.
17. *Ustinov V. I.* 1970. [Development of commercial reindeer husbandry]. – In: [The North of the Far East]. Moscow. P. 437–449. (In Russian)
18. *Andreev V. N.* 1973. [The study of anthropogenic impacts on tundra vegetation in connection with the general direction of development of the tundra biome]. – In: [Soils and vegetation of permafrost regions of the USSR. Materials of the V All-Union Symposium "Biological problems of the North"]. Magadan. C. 173–179. (In Russian)
19. *Polezhaev A. N.* 1975. [Preliminary data on the current state of winter reindeer pastures in Chukotka]. – *Tr. Magadanskogo NIISKh Severo-Vostoka*. 5: 75–78. (In Russian)
20. *Polezhaev A. N.* 2005. [Growth and distribution of fruticose lichens in the North of the Russian Far East]. – *Vestnik Severo-Vostochnogo NTs DVO RAN*. 2: 56–63. (In Russian)
21. *Sinelnikova N. V.* 1993. [Vegetation and typological composition of reindeer pastures in the vicinity of Lake Elgygytgyn]. – In: [The nature of the basin of Lake Elgygytgyn]. Magadan. P. 83–94. (In Russian)
22. *Sinelnikova N. V., Mazhitova G. G.* 1993. [Typology of reindeer pastures, dynamics of their vegetation and soils]. – In: [Ecology of Amguema River Basin (Chukchi Land)]. Vol. 1. Vladivostok. P. 99–122. (In Russian)
23. *Lipski S. A.* 2018. [The state of reindeer pastures in the Arctic zone of the Russian Federation, the factors of their degradation and measures to improve the situation]. – *Izvestiya VUZov. Geodeziya i aerofotosjomka*. 62(6): 695–702. <https://doi.org/10.30533/0536-101X-2018-62-6-695-702> (In Russian)
24. *Climatic resources of agriculture of the USSR*. Map: M 1: 12 500 000. Moscow. 1961. (In Russian)
25. [Geobotanical zoning of the USSR]. 1947. Moscow; Leningrad. 152 p. (In Russian)
26. *Neshataeva V. Yu., Neshataev V. Yu., Kirichenko V. E.* 2020. Vegetation cover of the North of the Koryak Region (Kamchatsky Krai) and its geobotanical subdivision. – *Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences*. 65(2): 395–416. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210> (In Russian)
27. *Neshataeva V. Yu., Skvortsov K. I., Yakubov V. V.* 2023. Forage plants of reindeer pastures in the Olyutorsky District of the Koryak Region (Kamchatka Territory). – *Rastitelnye resursy*. 59(2): 109–128. <https://doi.org/10.31857/S0033994623020085>
28. [Technical instructions for the geobotanical survey of reindeer pastures]. 1985. Moscow. 136 p. (In Russian)

29. *Neshatayev V. Yu.* 2001. The Project of the All-Russian Code of phytocoenological nomenclature. – *Rastitel'nost' Rossii*. 1: 62–70. (In Russian).
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62>
30. *Yakubov V. V., Chernyagina O. A.* 2004. Catalogue of flora of Kamchatka (vascular plants). Petropavlovsk-Kamchatsky. 165 p. (In Russian)
31. *Andreev M., Kotlov Y., Makarova I.* 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. – *The Bryologist*. 99(2): 137–169.
<https://doi.org/10.2307.3244545>
32. *Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., et al.* 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
33. *Shchelkunova R. P.* 1979. [Growth of forage lichens and their distribution in the Yenisei North]. – *Bot. zhurn.* 64(8): 1111–1121. (In Russian)
34. [Temporary methodological recommendations for conducting a resource assessment of the territories of traditional nature management in the Far North. ESDZem.16-11-001-02]. 2002. Moscow. 160 p. (In Russian)
35. [Reindeer Pastures of Kamchatka Region. Map: M. 1: 500 000. 1981. – Angarsk Research Expedition, Alliance "Roszemproekt" of the Ministry of Agriculture of the RSFSR]. Bratsk. (In Russian)
36. *Andreev V. N.* 1979. [Forage plants and their rational usage]. – In: [North reindeer husbandry]. Moscow. P. 115–172. (In Russian)

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 581.522.5 : 582.475.2 : 581.14

МОРФОГЕНЕЗ И РОСТ ПОБЕГОВ *PICEA SCHRENKIANA* (PINACEAE) В СВЯЗИ С ВЫСОТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЗОНАЛЬНОСТЬЮ В ГОРАХ СЕВЕРНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ© 2024 г. В. Б. Скупченко¹, *¹Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: vlaskvs16579@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2024 г.

После доработки 08.07.2024 г.

Принята к публикации 02.08.2024 г.

Проведено сравнительное изучение морфогенеза апикальной меристемы побегов и их роста у деревьев ели Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.), произрастающих на различных высотах в горах Заилийского Алатау Северного Тянь-Шаня. Апикальная меристема ежегодно осуществляет формирование укороченного побега с кроющими чешуями новой почки и заложение меристематического зачатка удлиненного охвоенного побега. Перед каждым из этих двух этапов морфогенеза апекс осуществляет самостоятельный рост, связанный с формированием в периферической меристеме материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй почки и фитомеров хвои. Начало вычленения апексом примордиев кроющих чешуй новой почки у деревьев, произрастающих на высотах 1600, 2045 и 2600 м над ур. моря, происходит при накоплении суммы средней суточной положительной температуры воздуха, соответственно — 330, 275 и 185°C. Этап заложения меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации деревьев, произрастающих на высотах 1600, 2045 и 2600 м, начинается при накоплении средней суточной температуры воздуха выше 5 °C, соответственно — 650, 527 и 210°C. При увеличении высоты места произрастания деревьев от 1600 до 2600 м у меристематических зачатков охвоенных побегов происходит уменьшение числа ярусов заложённых примордиев хвои от 12 до 7.5. Весной в период пролиферативного продольного роста меристематического зачатка стебля о темпе деления клеток его основной паренхимы можно судить по скорости удвоения его длины. У деревьев, произрастающих на высоте 1600 м при температуре 5°C, скорость роста стебля охвоенного побега составляет 0.0066 цикла удвоения его длины за сутки, а на высоте 2600 м эта величина в 6.3 раза больше. Согласно уравнениям линейной зависимости средней суточной скорости удвоения длины стебля от температуры, температура, при которой начинается деление клеток зачатков стебля, при увеличении высоты места произрастания деревьев от 1600 до 2600 м уменьшается от 4.62 до 2.82°C. Адаптация процесса деления меристематических клеток к низким температурам частично снижает тормозящее действие комплекса экологических факторов на морфогенез и рост побегов при увеличении высоты места произрастания *P. schrenkiana*.

Ключевые слова: *Picea schrenkiana*, вегетативный побег, апикальная меристема, адаптация к низким температурам, Заилийский Алатау, Северный Тянь-Шань

DOI: 10.31857/S0033994624040027, EDN: PRNVYP

Ель Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.) растет в Средней Азии, на горных склонах в основном по ущельям Большого Тянь-Шаня, поднимаясь до высот 3 000–3 200 м над ур. моря, при этом нижняя граница ее распространения колеблется в зависимости от условий произрастания. Деревья достигают высоты 30–50 м, отличаются очень компактной кипарисовидной кроной. Хвоя довольно

длинная — 18–30 мм, ширина — 1 мм. Ель Шренка играет важную средозащитную роль и подлежит всемерной охране [1–3].

В Заилийском Алатау Северного Тянь-Шаня леса произрастают в интервале высот от 1200 м до 2700 м над ур. моря. Ель Шренка является преобладающей лесной породой, занимающей основную часть площади горных лесов. В нижнем поясе

расположены яблоневые леса, выше — осиновые и еще выше, примерно с 1500 м, начинаются еловые леса, которые доходят до абсолютной высоты 2700 м. В Заилийском Алатау леса из ели Шренка занимают преимущественно склоны северных экспозиций и почти полностью отсутствуют на южных склонах [4].

В горах при увеличении высоты наблюдается значительное изменение параметров всех экологических факторов: снижаются температуры, увеличиваются влажность воздуха и количество атмосферных осадков, снижается атмосферное давление, возрастает интенсивность солнечного света, происходит обогащение спектра коротковолновым излучением и др. В соответствии с имеющимся у растений физиологическим диапазоном толерантности к факторам окружающей среды, на различных высотах формируется определенный состав растительных сообществ [5]. Важную роль в адаптации растений к изменяющимся условиям окружающей среды выполняет процесс побегообразования. Апикальные меристемы, расположенные в почках, осуществляют морфогенез новых структур побегов с последующим ростом путем увеличения числа клеток и их объема. По мнению И. Г. Серебрякова [6], различия в величине побегов в кроне ели, а стало быть, и сама форма кроны, в решающей степени детерминированы уже в состоянии почек. В изучении причин различного развития почек следует искать раскрытие законов сложения кроны древесных пород, в частности хвойных.

Морфогенез и рост годичного охвоенного побега *Picea schrenkiana*, *P. abies* и *P. excelsa* осуществляется апикальной меристемой в продолжение двух лет [7, 8]. В первый вегетационный период апекс осуществляет следующие этапы морфогенеза: 1А. Рост апикальной меристемы перед началом морфогенеза укороченного побега почки с кроющими чешуями; 1Б. Морфогенез и рост укороченного побега с кроющими чешуями почки новой генерации; 2А. Рост апикальной меристемы под покровами молодой почки перед началом морфогенеза меристематического зачатка охвоенного побега; 2Б. Морфогенез меристематического зачатка удлиненного охвоенного побега.

После зимнего покоя в меристематическом зачатке охвоенного побега, сформированном в предшествующий год и расположенном под покровами зрелой вегетативной почки, все клетки представ-

ляют собой инициали соответствующих тканей стебля и хвои.

Во второй вегетационный период осуществляются следующие этапы морфогенеза: 3А. Продольный меристематический рост зачатка охвоенного побега путем увеличения числа клеток за счет их деления; 3Б. Продольный рост побега путем увеличения объема клеток стебля и хвои; 4Р. Радиальный рост стебля побега, который осуществляется в результате формирования камбием новых слоев клеток вторичной флоэмы, вторичной ксилемы, феллогеном феллемы и феллодермы перидермы.

Этап 3А начинается под покровами материнской почки при наступлении положительных температур. Он продолжается после раскрытия покровов материнской почки, до меристематического разрастания стебля в длину примерно на 40% от годичного прироста. Затем, во второй половине июня, наступает этап морфогенеза побега 3Б, на котором завершается процесс продольного роста стебля за счет увеличения объема клеток. На этапах 3А и 3Б осуществляется линейный тип роста стебля и листовых зачатков путем их равномерного удлинения [9]. К этому сроку завершается процесс заложения апексом структур укороченного побега молодой почки — этапы 1А и 1Б. Характерно, что сразу после вычленения из основания апекса меристематические зачатки фитомеров почки — кроющие чешуи и принадлежащие им стеблевые структуры, разрастаются и дифференцируются так же, как и расположенные ниже элементы стебля удлиненного охвоенного побега. Это подтверждает мнение о том, что кроющая чешуя почки представляет собой видоизмененное основание листа — листовую подушку. Листовые подушки плотно покрывают поверхность стебля охвоенного побега [9]. Это дает основание считать, что формируемая молодая почка в виде укороченного побега с недоразвитыми листьями — катафиллами представляет собой структурный элемент растущего удлиненного охвоенного побега.

Этап морфогенеза 4Р радиального роста стебля охвоенного побега осуществляется вторичными латеральными меристемами — камбием и феллогеном на протяжении второй половины вегетационного периода. Этап радиального роста стебля охвоенного побега в каждый следующий год его жизни протекает в продолжение всего вегетационного периода, создавая основу для формирования ствола и ветвей дерева.

Соматическое деление клетки осуществляется в результате сложных биохимических процессов пресинтетического, синтетического и премитотического периодов интерфазы митоза [10–13]. При этом происходит удвоение количества ДНК, увеличивается содержание РНК, структурных, энзиматических, двигательных белков [14]. В результате активизации процесса дыхания образуются строительные блоки — продукты неполного окисления сахаров, которые необходимы для синтеза разнообразных веществ [15]. Для осуществления деления меристематические клетки должны быть обеспечены продуктами фотосинтеза и достаточным количеством минеральных элементов — азота, фосфора, калия, магния, кальция и др. При объемном росте и дифференциации меристематические клетки должны быть обеспечены в большей мере продуктами фотосинтеза для построения углеводных оболочек и в меньшей мере, чем при митозе, минеральными элементами [16].

Температурный режим при увеличении высоты местности в горных условиях значительно изменяется и представляет собой один из доминирующих факторов, влияющих на деление, рост клеток и интенсивность процессов жизнедеятельности растений. Изучение влияния низких температур на деление и рост клеток меристем показало, что эти процессы замедляются многократно, однако их характер аналогичен тому, который наблюдается в условиях оптимальных температур [17–21]. В листьях арабидопсиса, кукурузы и подсолнечника при субоптимальных температурах продолжительность и скорость деления и роста клеток имеют сходный характер и линейно изменяются в соответствии со свободно изменяющейся температурой в полевых условиях и в камерах роста при постоянных температурах [22–24]. Митотическое деление клеток растений нарушается под влиянием широкой амплитуды колебания температуры, изменения суточного ритма освещения, в результате действия факторов, повреждающих митоз. Существует мнение, что регулирование температурой клеточного деления мало изучено [25].

В настоящей работе были поставлены задачи определить характер морфогенеза и роста побегов у деревьев ели Шренка, произрастающих в нижней, средней и верхней частях пояса ее естественного распространения в горах Заилийского Алатау Северного Тянь-Шаня; определить продолжительность периода этапов формирования апикальной меристемой структур укороченного

побега новой вегетативной почки и следующего за ним этапа формирования меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации при увеличении высоты места произрастания деревьев; оценить температурную зависимость процесса роста делением клеток меристематических зачатков охвоенных побегов в связи с уменьшением уровня теплообеспеченности при увеличении высоты места произрастания деревьев. Дать характеристику гистогенеза тканей стебля охвоенного побега и оценить причины различия его роста в длину на разных высотных уровнях произрастания деревьев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Опытные экземпляры ели Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.) в возрасте 80–100 лет, обладающие активным семеношением, были подобраны на склонах северной экспозиции хребта Заилийского Алатау Северного Тянь-Шаня (бассейн реки Малая Алма-Атинка, 43° с.ш.) в естественных древостоях полнотой 0.5–0.8 на высотах 1600, 2045 и 2600 м над ур. моря, что соответствует нижней, средней и верхней частям пояса естественного распространения вида.

В Заилийском Алатау, на северном склоне на территории распространения еловых лесов, по многолетним данным средние месячные и средние минимальные температуры характеризуется изменением соответственно на 0.5° и 0.7° на 100 м высоты (понижение температуры с высотой). В теплое время года (июль) градиент средней месячной температуры воздуха в поясе от 800 м до 3000 м составляет 0.6–0.7°C на 100 м высоты [26]. Самым жарким месяцем в году в поясе до 2600 м является июль, самый холодный месяц — январь (табл. 1).

Зона естественного распространения ели Шренка характеризуется довольно высоким средним годовым количеством осадков — 839–904 мм. Наибольшее среднее месячное количество осадков выпадает в мае — 168–179 мм. В теплый период года максимум количества осадков приходится на конец весны и начало лета — апрель, май, июнь. В августе количество осадков снижается до 39–48 мм в месяц. Затем в октябре, ноябре наблюдается подъем количества выпадающих осадков. Минимальное количество осадков приходится на холодное время года, в январе оно составляет 19–31 мм. Снеговая линия летом в Заилийском Алатау располагается на высоте 3400–3500 м.

Таблица 1. Средние месячные температуры воздуха (°C) в Заилийском Алатау (бассейн р. Малая Алма-Атинка)
Table 1. Average monthly air temperatures (°C) in the Trans-Ili Alatau mountains (the basin of the Malaya Alma-Atinka river)

Год /Year							
1968				1969			
Месяц Month	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.			Месяц Month	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.		
	1600	2045	2600		1600	2045	2600
01	-4.08	-4.87	-7.77	01	-11.39	-11.66	
02	-5.78	-6.59	-9.38	02	-10.89	-11.16	-13.56
03	1.15	-0.47	-3.24	03	-0.49	-0.89	-13.24
04	3.24	2.02	-0.71	04	5.54	4.19	-2.91
05	9.46	7.70	4.60	05	9.65	8.03	1.39
06	14.27	12.10	8.58	06	13.66	11.64	5.00
07	16.57	14.40	10.79	07	16.27	14.10	8.14
08	15.46	13.57	10.18	08	13.85	12.23	10.45
09	9.83	9.01	6.40	09	9.13	8.18	9.29
10	3.12	2.44	-0.06	10	4.53	3.71	5.41
11	0.23	-0.85	-3.82	11	-0.09	-0.36	1.14
12	-5.57	-6.52	-8.89	12	-0.77	-1.59	-2.66
Средняя за год Average for the year	4.84	3.49	0.56	Средняя за год Average for the year	3.93	2.98	-4.51 0.34

Средние месячные и годовые температуры воздуха в период исследования (1968–1969 гг.) незначительно отличались от многолетних данных, 1968 г. был несколько теплее, а 1969 г. — холоднее по отношению к средним многолетним температурным показателям. В теплое время года отклонение температуры воздуха от многолетних показателей было незначительным.

Почвы ельников, расположенных на разной высоте над ур. моря, по содержанию в верхнем горизонте гидролизующего азота довольно близки между собой и относятся к хорошо обеспеченным доступным азотом. Нижележащие горизонты содержат его меньше и могут быть отнесены только к среднеобеспеченным. По содержанию подвижного фосфора верхние горизонты почв низкогорных ельников относятся к среднеобеспеченным, а средние горизонты — к хорошо обеспеченным. Почвы ельников среднегорного и высокогорного поясов бедны подвижным фосфором. Наиболее богаты подвижным калием почвы средней части пояса еловых лесов. Почвы верхней части елового пояса относятся к категории хорошо обеспеченных

подвижным калием, а нижней части — к категории бедных. С увеличением высоты места произрастания еловых древостоев почва под ними заметно подкисляется: в нижней части елового пояса pH составляет 6.36, а в верхней — 5.40. По почвенному профилю во всех частях елового пояса pH почвы изменяется незначительно [27, 28].

Для анатомического исследования начиная от ранней весны до поздней осени, через промежутки времени в 1–2 недели, в каждый срок наблюдений в течение одного дня заготавливались побеги третьего порядка ветвления, содержащие вегетативные и репродуктивные почки. Отбор побегов проводился в верхней половине кроны деревьев, произраставших на высотах 1600 м, 2045 м, 2600 м над ур. моря. Параллельно проводились фенологические наблюдения.

Побеги фиксировали в 70%-ном этаноле. Срезы почек, стеблей и хвои толщиной 20–30 мкм получали на вибрационном микротоме без заливки в твердые среды, с использованием естественной структурной вязкости тканей [29]. В срезах гисто-

химически выявлялась ДНК реакцией Фельгена, и сумма ДНК + РНК реакцией с галлоцианинхромовыми квасцами и контрольным извлечением РНК рибонуклеазой [30–32]. Микропрепараты изучались под микроскопом МБИ-3. Измерения объектов под микроскопом выполнялись при помощи окулярного микрометра. При расчете средней суточной скорости удвоения длины стебля и хвои ($I_{удв.}$) в период их меристематического роста путем деления клеток использована формула:

$$I_{удв.} = (\log_2 N_2 - \log_2 N_1) / P,$$

где: N_1 — длина органа в начале периода наблюдения; N_2 — длина органа в конце периода наблюдения; P — продолжительность периода наблюдения в сутках.

Процесс подбора проб побегов и морфометрические измерения микропрепаратов выполнялись с ошибкой репрезентативности не более 5% [33].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В начале вегетационного периода апикальная меристема побега ели Шренка располагается под кроющими чешуями в зрелой перезимовавшей вегетативной почке на стебле меристематического зачатка охвоенного побега (почка и зачаток побега сформированы апексом в предыдущем году). В этот период апекс, зачаток стебля и примордии хвои представляют собой единую взаимосвязанную систему готовых к пролиферативному росту меристематических клеток. Меристематический зачаток побега непосредственно связан при помощи прокамбиальных пучков только с центральным цилиндром укороченного стебля почки, несущего кроющие чешуи, и отделен сердцевинной диафрагмой от ее зрелых структур. Зачаток побега сложен меристематическими клетками, представляющими собой инициали тканей развивающегося охвоенного побега. Поэтому все заложенные меристематические примордии фитомеров хвои развиваются синхронно, как самостоятельные зоны роста в начале пролиферативно, путем деления клеток, а затем объемным ростом и дифференциацией в соответствующие зрелые ткани. В связи с этим морфогенез апикальной меристемы находится в прямой зависимости от уровня обеспеченно-

сти продуктами питания и гормональным фоном расположенного под ней развивающегося меристематического зачатка охвоенного побега. Это обстоятельство обуславливает необходимость рассмотрения по срокам наблюдения роста и морфогенеза апикальной меристемы и формируемых ею меристематических структур параллельно с процессами роста и дифференциации развивающегося в ее основании зачатка охвоенного побега.

В первой декаде апреля (9 апреля 1968 г.) меристематические зачатки охвоенных побегов с апикальной меристемой в вегетативных почках в пределах всего пояса распространения ели сохраняют покоящееся зимнее состояние. У деревьев на высоте 1600 м над ур. моря при сумме положительных температур 51.3°C апикальная меристема побега имеет коническую форму с округлой терминальной частью (рис. 1, 1). Апикальные инициальные клетки и центральные материнские клетки крупные (20×23 мкм) с относительно рыхлыми, массивными ядрами (диаметром до 10 мкм) со слабо заметными ядрышками. Клетки однослойной протодермы по мере удаления от апикальных инициалей в направлении к основанию апекса приобретают антиклинальное удлинение (до 18–20 мкм) с более коротким тангенциальным диаметром (10–14 мкм). Они имеют плотные округлые ядра (диаметром до 8 мкм) с хорошо заметными ядрышками. Периферическая зона апикальной меристемы берет начало от зоны центральных материнских клеток и сложена в 3 слоя из относительно мелких клеток (диаметром около 14 мкм) с плотными ядрами. Она подстилается 2 слоями клеток инициалей прокамбия, следующих от центральных материнских клеток в цилиндр прокамбиальных пучков нижерасположенного стебля меристематического зачатка охвоенного побега. Осевая часть апекса сложена клетками сердцевинной меристемы, берущей начало от центральных материнских клеток. Ее осевые ряды клеток шириной около 20 мкм продолжают в сердцевинную меристему зачатка стебля охвоенного побега. Ядра в них мелкие (до 7 мкм диаметром) правильной округлой формы, с мало заметными ядрышками. В апикальных инициалах, центральных материнских клетках, протодерме и в периферической меристеме ядра клеток относительно слабо окрашиваются реакцией Фельгена на наличие ДНК. В отличие

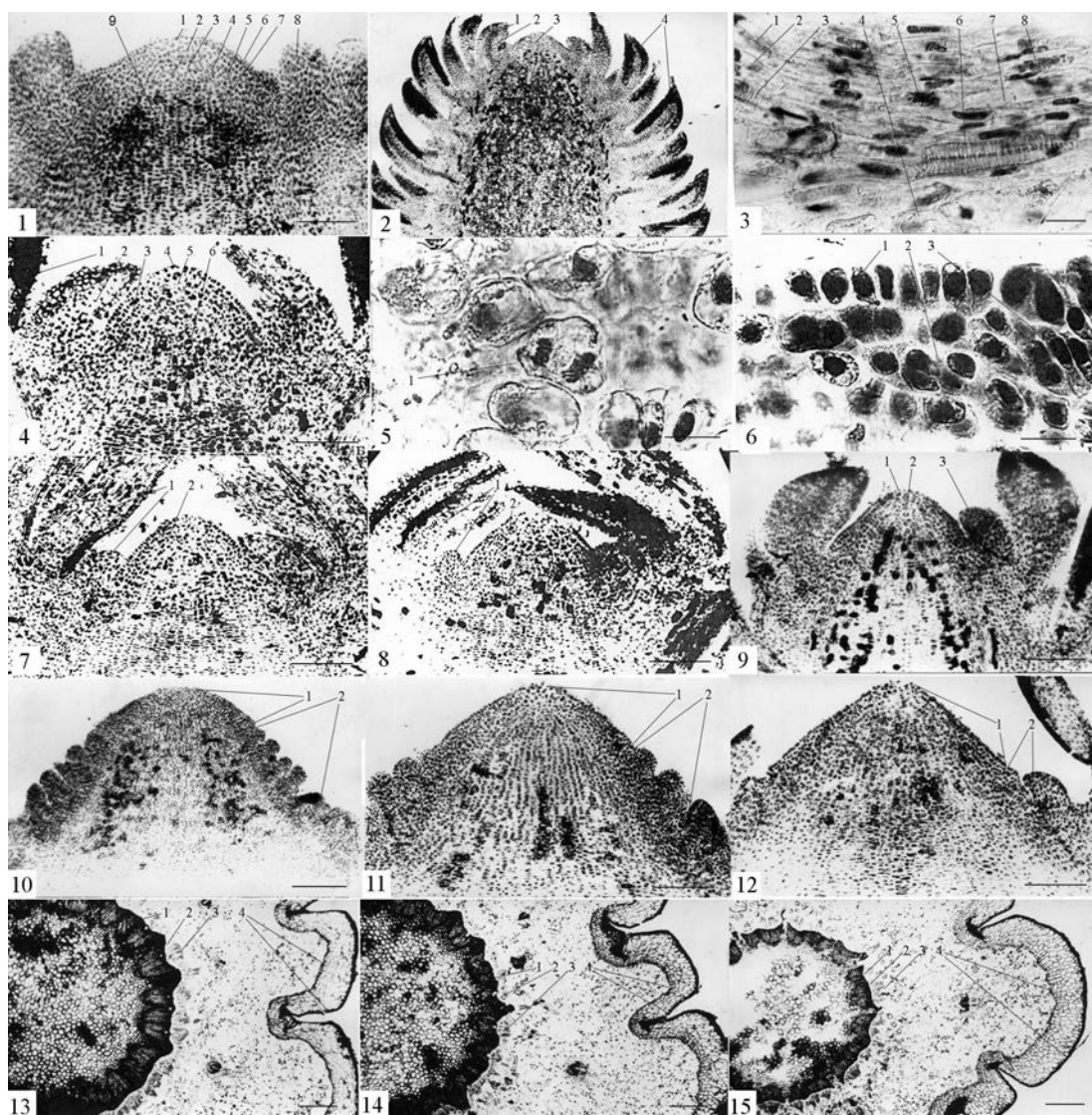


Рис. 1. Формирование апикальной меристемной структур вегетативного побега и их рост у *Picea schrenkiana* на различных высотах в горах Северного Тянь-Шаня. 1. Верхняя часть меристематического зачатка побега в покое зимнем состоянии. 1600 м над ур. моря (н. у. м.): 1 – апикальные инициальные клетки; 2 – центральные материнские клетки; 3 – сердцевинная меристема апекса; 4 – клетки прокамбия; 5 – периферическая меристема; 6 – протодерма; 7 – сердцевинная меристема охвоенного зачатка побега; 8 – примордий хвои верхнего яруса зачатка охвоенного побега; 9 – характерные для зимнего состояния компактные ядра клеток сердцевинной меристемы. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 250 мкм. 2. Зачаток охвоенного побега в начале этапа продольного меристематического роста. 1600 м н. у. м.: 1 – примордий хвои верхнего яруса; 2 – прокамбий примордия хвои; 3 – апикальная меристема. Окраска галлоцианинхромовыми квасцами (ГХК). Масштабная линейка: 500 мкм. 3. Проводящие пучки центрального цилиндра и листового следа зачатка охвоенного побега в начале этапа продольного меристематического роста. 1600 м н. у. м.: 1 – первичная флоэма листового следа; 2 – прокамбий листового следа; 3 – трахеида первичной ксилемы листового следа; 4 – сердцевинная меристема стебля; 5 – метафаза митоза прокамбиальной клетки проводящего пучка центрального цилиндра стебля; 6 – трахеиды первичной ксилемы проводящего пучка центрального цилиндра стебля; 7 – прокамбий проводящего пучка центрального цилиндра стебля; 8 – первичная флоэма проводящего пучка центрального цилиндра стебля. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 25 мкм. 4. Апикальная меристема побега в начале этапа заложения фитомеров укороченного побега почки. 1600 м н. у. м.: 1 – основание хвои верхнего яруса охвоенного побега; 2 – кроющая чешуя первого яруса новой почки; 3 – клетки прокамбия; 4 – апикальные инициальные клетки; 5 – центральные материнские клетки; 6 – таниновые клетки сердцевинной меристемы. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 200 мкм. 5. Центральные материнские клетки апикальной меристемы побега в начале этапа заложения фитомеров укороченного побега почки. 1600 м над ур. моря: 1 – анафаза митоза центральной материнской клетки. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 25 мкм. 6. Основание апекса побега в начале этапа заложения фитомеров укороченного побега почки. 1600 м н. у. м.: 1 – протодерма; 2 – периферическая меристема; 3 – клетки прокамбия. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 25 мкм. 7. Терминальный апекс побега на этапе формирования почки. 1600 м н. у. м.: 1 – кроющие чешуи новой почки; 2 – апекс побега. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм.

8. Терминальный апекс побега на этапе формирования почки. 2045 м н. у. м.: 1 — кроющие чешуи новой почки; 2 — апекс побега. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм. 9. Апекс побега в начале этапа формирования почки. 2600 м н. у. м.: 1 — апикальные инициальные клетки; 2 — центральные материнские клетки; 3 — зачаток кроющей чешуи новой почки. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм. 10. Апекс побега на этапе заложения меристематического зачатка охвоенного побега. 1600 м н. у. м.: 1 — апекс побега; 2 — меристематический зачаток побега с примордиями хвои. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 500 мкм. 11. Апекс побега на этапе заложения меристематического зачатка охвоенного побега. 2045 м н. у. м.: 1 — апекс побега; 2 — меристематический зачаток побега с примордиями хвои. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм. 12. Апекс побега на этапе заложения меристематического зачатка охвоенного побега. 2600 м н. у. м.: 1 — апекс побега; 2 — меристематический зачаток побега с примордиями хвои. Окраска ГХК. Масштабная линейка: 250 мкм. 13. Поперечный срез стебля годичного прироста охвоенного побега в конце вегетационного периода. 1600 м н. у. м.: 1 — вторичная ксилема; 2 — камбиальная зона; 3 — вторичная флоэма; 4 — перидерма. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 500 мкм. 14. Поперечный срез стебля годичного прироста охвоенного побега в конце вегетационного периода. 2045 м н. у. м.: 1 — вторичная ксилема; 2 — камбиальная зона; 3 — вторичная флоэма; 4 — перидерма. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 500 мкм. 15. Поперечный срез стебля годичного прироста охвоенного побега в конце вегетационного периода. 2600 м н. у. м.: 1 — вторичная ксилема; 2 — камбиальная зона; 3 — вторичная флоэма; 4 — перидерма. Окраска по Фельгену. Масштабная линейка: 500 мкм.

Fig. 1. Formation of vegetative shoot structures from the apical meristem and their growth in *Picea schrenkiana* at different elevations in the mountains of the Northern Tien Shan. 1. The upper part of meristematic shoot primordium in winter dormancy. 1600 m above sea level (a.s.l.): 1 — apical initial cells; 2 — central mother cells; 3 — apex ground meristem; 4 — procambium cells; 5 — peripheral meristem; 6 — protoderm; 7 — pith meristem of primordial shoot with needles; 8 — upper row primordial needles of the primordial shoot; 9 — compact cell nuclei of the pith meristem, common to winter. Feulgen stain. Scale bar — 250 μ m. 2. The primordium shoot with primordium needles at the beginning of the stage of longitudinal meristematic growth. 1600 m a.s.l.: 1 — primordial needles of the upper row; 2 — procambium of primordia needles; 3 — apical meristem. Gallocyanin-chrome alum (GCA) stain. Scale bar — 500 μ m. 3. Vascular bundles of stele and leaf scar of the primordium shoot with needles at the beginning of the stage of longitudinal meristematic growth. 1600 m a.s.l.: 1 — leaf gap primary phloem; 2 — leaf gap procambium; 3 — primary xylem tracheide of the leaf gap; 4 — pith meristem of the stem; 5 — metaphase of the procambial cell of mitosis in the vascular bundle of stem stele; 6 — primary xylem tracheides of the vascular bundle of the stem stele; 7 — procambium of the vascular bundle of the stem stele; 8 — primary phloem of the vascular bundle of the stem stele. Feulgen stain. Scale bar — 25 μ m. 4. Shoot apical meristem at the stage of initiation of the shortened bud shoot. 1600 m a.s.l.: 1 — the base of the upper row needles of primordium shoot; 2 — cataphyll of a new bud; 3 — procambium cells; 4 — apical initial cells; 5 — central mother cells; 6 — tannin cells of the pith meristem. GCA stain. Scale bar — 200 μ m. 5. Central mother cells of the apical shoot meristem at the beginning of the shortened bud shoot phytomers initiation. 1600 m a.s.l.: 1 — anaphase of mitosis of the central mother cell. Feulgen stain. Scale bar — 25 μ m. 6. Base of the shoot apex at the beginning of the shortened bud shoot phytomer initiation. 1600 m a.s.l.: 1 — protoderm; 2 — peripheral meristem; 3 — procambium cells. GCA stain. Scale bar — 25 μ m. 7. Shoot terminal apex at the stage of bud formation. 1600 m a.s.l.: 1 — cataphylls of a new bud; 2 — shoot apex. GCA stain. Scale bar — 250 μ m. 8. Shoot terminal apex at the stage of bud formation. 2045 m a.s.l.: 1 — cataphylls of a new bud; 2 — shoot apex. GCA stain. Scale bar — 250 μ m. 9. Shoot apex at the stage of bud initiation. 2600 m a.s.l.: 1 — apical initial cells; 2 — central mother cells; 3 — cataphyll primordium in a new bud. GCA stain. Scale bar — 250 μ m. 10. Shoot apex at the stage of shoot initiation. 1600 m a.s.l.: 1 — shoot apex; 2 — meristematic primordial shoot with needle primordia. GCA stain. Scale bar — 500 μ m. 11. Shoot apex at the stage of shoot initiation. 2045 m a.s.l.: 1 — shoot apex; 2 — meristematic primordial shoot with needle primordia. GCA stain. Scale bar — 250 μ m. 12. Shoot apex at the stage of shoot initiation. 2600 m a.s.l.: 1 — shoot apex; 2 — meristematic primordial shoot with needle primordia. GCA stain. Scale bar — 250 μ m. 13. Cross-section of an annual needle-baring shoot at the end of the growing season. 1600 m a.s.l.: 1 — secondary xylem; 2 — cambial zone; 3 — secondary phloem; 4 — periderm. Feulgen stain. Scale bar — 500 μ m. 14. Cross-section of an annual needle-baring shoot at the end of the growing season. 2045 m a.s.l.: 1 — secondary xylem; 2 — cambial zone; 3 — secondary phloem; 4 — periderm. Feulgen stain. Scale bar — 500 μ m. 15. Cross-section of an annual needle-baring shoot at the end of the growing season. 2600 m a.s.l.: 1 — secondary xylem; 2 — the cambial zone; 3 — secondary phloem; 4 — periderm. Feulgen stain. Scale bar — 500 μ m.

от этих тканей, ядра клеток сердцевинной меристемы имеют значительно более интенсивную окраску, что характерно для зимнего состояния апексов и зачатков побегов (рис. 1, 1, 9). Основание апекса окружено слабо развитыми листовыми примордиями, заложенными последними в прошедшем вегетационном периоде. Они сложены из четких слоев продольно удлинённых клеток с овальными ядрами. В ядрах имеются крупные ядрышки (диаметром до 3 мкм), что свидетельствует о повышенном уровне метаболизма. Аналогичную структуру имеют апексы побегов у деревьев на высотах 2045 м и 2600 м над ур. моря. На высотах 1600 м, 2045 м и 2600 м

у деревьев в почках меристематические зачатки охвоенных побегов имеют длину, соответственно 1.09, 1.59 и 1.50% от общего сезонного осевого прироста стебля побега.

К началу третьей декады апреля (23 апреля 1968 г.) у деревьев на высоте 1600 м над ур. моря при сумме положительных температур 119.3°C апикальная меристема еще не включилась в активный рост и сохраняет коническую форму. В то же время начались процессы пролиферативного роста у меристематического зачатка охвоенного побега, на котором расположен апекс. Примордии хвои осуществляют рост более активно по отношению к их стеблевой части.

В осевой части каждого примордия сформирован прокамбиальный пучок, имеющий повышенное содержание нуклеопротеидов, который связывает его с центральным цилиндром стебля. Нуклеопротеиды, в основном РНК, в наибольшей мере сконцентрированы в клетках меристемы мезофилла, в особенности на вентральной стороне примордиев хвой. В центральном цилиндре прокамбиальных пучков стебля зачатков побегов наряду с ростом первичной флоэмы дифференцировались первые 2 слоя кольчатых трахейд первичной ксилемы. Наблюдается деление клеток инициального слоя камбия (рис. 1, 2, 3). Отдельные трахеиды сформировались и на вентральной стороне прокамбиальных пучков зачатков хвой.

К началу мая (6 мая) на высоте 1600 м над ур. моря при сумме положительных температур воздуха 183°C началось активное деление клеток апекса (рис. 1, 4–6). В результате разрастания зон апикальных инициальных и центральных материнских клеток апекс приобрел удлиненную полуэллипсоидальную форму и увеличился по объему. Толщина периферической меристемы увеличилась до 4 слоев клеток. В ней сформировались цепочки удлиненных клеток прокамбия, следующих из центрального цилиндра к протодерме. Это свидетельствует о начале инициации материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй новой почки. Зачаток охвоенного побега, несущий апекс, за период 27 дней вырос по длине в 1.12 раза, зачатки хвой — в 1.33 раза. У деревьев в средней и верхней частях елового пояса к 6 мая в апексе побегов еще не произошло изменений относительно зимнего состояния. Апексы имеют правильную коническую форму.

В середине мая (18 мая) проявились морфологические различия апикальной меристемы побегов в почках деревьев, произрастающих на различных высотах в поясе естественного распространения ели Шренка. На высоте 1600 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила 287.2°C. Во всех зонах апекса происходит митотическое деление, включая центральные материнские клетки (рис. 1, 4–6). В результате разрастания зон апикальных инициальных и центральных материнских клеток апекс приобрел удлиненную полуэллипсоидальную форму и увеличился по объему. Толщина периферической меристемы

увеличилась до 4 слоев клеток. В ней сформировались цепочки удлиненных клеток прокамбия, следующих из центрального цилиндра к протодерме, что свидетельствует о процессе инициации материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй новой почки. Дифференцировались клетки инициалей прокамбия на внутреннем крае периферической меристемы. В сердцевинной меристеме в основании апекса увеличились в объеме таниновые клетки. Апекс приступил к этапу заложения новой почки и сформировал первые зачатки ее кроющих чешуй. Характерно, что после вычленения из апекса примордии кроющих чешуй сразу включаются в объемный рост клеток и дифференциацию. У меристематического зачатка охвоенного побега, который расположен в почке предыдущей генерации, над апексом сомкнулись разросшиеся прошлогодние листовые примордии верхнего яруса. Длина его стебля по отношению к началу вегетации увеличилась в 2.07 раза, а примордиев хвой — в 2.9 раза. У деревьев на высоте 2045 м над ур. моря при сумме положительных температур воздуха 193.2°C также, но в меньшей мере, чем на уровне 1600 м, над апексом разрослись прошлогодние листовые примордии верхнего яруса зачатка меристематического побега, приступившего к весеннему внутрипочечному росту. В результате разрастания зон апикальных инициалей и центральных материнских клеток апекс также приобрел полуэллипсоидальную форму. Митозы обнаруживаются в тканях верхушки апекса, протодерме, периферической меристеме, а также в первых бугорках кроющих чешуй почки новой генерации. Зачаток охвоенного побега, несущий апекс, по отношению к началу вегетации увеличился в длину в 1.87 раза, а примордии хвой — в 2.24 раза. В почках деревьев в верхней части елового пояса, где сумма положительных температур воздуха составила лишь 72.8°C, в апексе не отмечено морфологических изменений относительно зимнего состояния. Так же, как и зимой, в клетках сердцевинной меристемы ядра остаются мелкими и более плотными, чем в остальных тканях (аналогичные показанным на рис. 1, 1, 9). Ядрышки слабо различимы на светомикроскопическом уровне. Такое состояние апекса свидетельствует о его относительно физиологическом покое. Ме-

Таблица 2. Сравнительная характеристика меристематических зачатков в вегетативных почках *Picea schrenkiana* на разных высотах в горах Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань) в первой половине вегетационного периода 1968 г.
Table 2. Comparative characteristics of meristematic rudiments in vegetative buds of *Picea schrenkiana* at different heights in the mountains of the Trans-Ili Alatau (Northern Tien Shan) in the first half of the growing season of 1968

Показатель Indicator	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.	9 апреля April 9	6 мая May 6	18 мая May 18	3 июня June 3	18 июня June 18	3 июля July 3
Высота апекса, мм Apex height, mm	1600 2045 2600	0.17 ± 0.008 0.16 ± 0.007 0.14 ± 0.005	0.20 ± 0.01 0.18 ± 0.009 0.17 ± 0.007	0.25 ± 0.01 0.23 ± 0.01 0.19 ± 0.009	0.30 ± 0.01 0.28 ± 0.01 0.22 ± 0.1	0.40 ± 0.02 0.33 ± 0.01 0.29 ± 0.01	0.36 ± 0.02 0.31 ± 0.01 0.33 ± 0.01
Длина зрелого побега, мм / Длина зачатка побега, мм Length of mature shoot, mm / Length of primordial shoot, mm	1600 2045 2600	2.33 ± 0.11 1.88 ± 0.08 1.46 ± 0.07	2.64 ± 0.10 2.33 ± 0.10 1.46	4.83 ± 0.25 3.51 ± 0.17 1.51 ± 0.07	15 ± 0.41 9.3 ± 0.35 2.63 ± 0.13	82.51 ± 2.84 45.17 ± 2.77 6.5 ± 0.19	214.57 ± 11.03 $/0.58 \pm 0.03$ 118.52 ± 6.14 $/0.43 \pm 0.02$ 27.49 ± 1.38 $/0.33 \pm 0.01$
Длина листовых зачатков, мм Length of primordial leaf, mm	1600 2045 2600	0.61 ± 0.02 0.63 ± 0.02 —	0.81 ± 0.03 0.87 ± 0.03 0.56 ± 0.021	1.63 ± 0.07 1.45 ± 0.07 0.63 ± 0.019	5.88 ± 0.19 4.51 ± 0.19 1.01 ± 0.023	18.1 ± 0.83 16.7 ± 0.071 2.175 ± 0.081	— — 14.1 ± 0.63
Число слоев кроющих чешуй новой почки Number of primordial cataphyll layers	1600 2045 2600	— — —	— — —	— — —	3.0 ± 0.1 1.5 ± 0.1 —	7.5 ± 0.4 5.5 ± 0.3 1.5 ± 0.1	7.5 ± 0.3 6.5 ± 0.3 3.5 ± 0.2
Число ярусов листовых зачатков Number of primordial leaf rows	1600 2045	— —	— —	— —	— —	— —	2.5 ± 0.1 2.0 ± 0.1
Сумма положительных температур, °C Positive accumulated temperature, °C	1600 2045 2600	51.3 14.6 0	182.5 108.7 25	287.2 193.2 72.8	465 340.6 168.3	668 512.1 288	894 705.5 428.1
Сумма температур выше 5 °C Accumulated effective temperature > 5 °C	1600 2045 2600	0 0 0	74.9 27.3 0	179.5 111.7 0	357.3 259.2 98	560.3 430.7 209.4	786.2 624.1 249.5

ристематический зачаток охвоенного побега, несущий апекс, не обнаруживает значительно-го прироста по отношению к началу вегетации.

К началу июня (3 июня) в нижней части елового пояса сумма положительных температур воздуха составила 465°C. В результате усиленного роста тканей основания апекс побегов деревьев, произрастающих в этом поясе, приобрел правильную коническую форму.

Терминальный апекс находится на этапе формирования почки и заложил 3–4 яруса кроющих чешуй (рис. 1, 7). Удлиненный охвоенный побег, на верхушке которого расположен апекс, по отношению к ранневесеннему состоянию (9 апреля) вырос по длине в 4.23 раза, а примордии хвои — в 8.64 раза. Материнская зрелая почка прежней генерации, в которой находится зачаток охвоенного побега с меристематическим апексом, находится в состоянии

Таблица 3. Сравнительная характеристика меристематических зачатков в вегетативных почках *Picea schrenkiana* на разных высотах в горах Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань) во второй половине вегетационного периода 1968 г.

Table 3. Comparative characteristics of meristematic primordia in vegetative buds of *Picea schrenkiana* from provenances at different elevations in the mountains of the Trans-Ili Alatau (Northern Tien Shan) in the second half of the growing season of 1968

Показатель Indicator	Высота, м над ур. моря Elevation, m a.s.l.	18 июля July 18	3 августа August 3	18 августа August 18	3 сентября September 3	9 октября October 9
Высота апекса, мм Apex height, mm	1600 2045 2600	0.29 ± 0.02 0.25 ± 0.01 0.44 ± 0.02	0.25 ± 0.011 0.26 ± 0.01 0.29 ± 0.01	0.23 ± 0.01 0.24 ± 0.01 0.23 ± 0.01	0.20 ± 0.01 0.22 ± 0.01 0.21 ± 0.01	0.18 ± 0.01 0.17 ± 0.01 0.15 ± 0.01
Длина зачатка побега, мм Length of primordial shoot, mm	1600 2045	1.06 ± 0.04 0.64 ± 0.03	1.90 ± 0.1 1.49 ± 0.06	1.92 ± 0.08 1.53 ± 0.075	2.18 ± 0.1 1.65 ± 0.081	2.30 ± 0.011 1.79 ± 0.07
Длина зрелого побега, мм /Длина зачатка побега, мм Length of mature shoot, mm / Length of primordial shoot, mm	2600	97.54 ± 4.73 $/0.44 \pm 0.02$	0.84 ± 0.04	1.31 ± 0.04	1.37 ± 0.06	1.44 ± 0.7
Число ярусов листовых зачатков Number of primordial leaf rows	1600 2045 2600	5.0 ± 0.2 3.5 ± 0.18 1.0 ± 0.1	7.0 ± 0.4 6.0 ± 0.3 4.0 ± 0.2	10.5 ± 0.4 8.5 ± 0.3 7.0 ± 0.4	11.5 ± 0.6 10.0 ± 0.5 8.0 ± 0.4	12.0 ± 0.7 9.5 ± 0.4 7.5 ± 0.4
Сумма положительных температур, °C Positive accumulated temperature, °C	1600 2045 2600	1134 913.7 582.8	1387.3 1135.3 748.9	1616.7 1336.2 898.7	1805 1505.5 1021.9	2115.4 1778.3 1227.2
Сумма температур выше 5 °C Accumulated effective temperature > 5 °C	1600 2045 2600	1026 823.3 555.6	1279.7 1053.9 670.4	1509 1254.8 820.1	1697.2 1424.1 843.3	2032.5 1709.3 1090.7

окончания фазы набухания. На высоте 2045 м над ур. моря к началу июня сумма положительных температур воздуха составила 340.6°C. У деревьев, произрастающих здесь, терминальный апекс также приобрел коническую форму, но сформировал лишь 1–2 яруса кроющих чешуй почки новой генерации (рис. 1, 8). Обнаружилось отставание роста и морфогенеза зачатков побегов в почках деревьев по сравнению с нижней частью елового пояса. На высоте 2600 м над ур. моря к началу июня

сумма положительных температур воздуха составила лишь 168.3°C, обнаружились первые признаки роста апексов (рис. 1, 9). В результате разрастания зон апикальных инициалей и центральных материнских клеток верхушка апекса побегов у деревьев, произрастающих на этой высоте, приобрела округлую форму. В базальной части апекса началось вычленение первого яруса примордиев кроющих чешуй, что можно рассматривать как начало процесса формирования укороченного побега почки.

Начались процессы внутрипочечного роста меристематического зачатка охвоенного побега, длина стебля которого увеличилась лишь в 1.80 раза, а примордиев хвои — в 1.63 раза по отношению к их ранневесеннему состоянию.

К середине июня (18 июня) в нижней и средней частях елового пояса у деревьев произошло распускание вегетативных почек прежней генерации и продолжался вне почек пролиферативный рост молодых охвоенных побегов текущего сезонного прироста. На высоте 1600 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила 668°C. Здесь на растущих удлинённых молодых охвоенных побегах апекс продолжал формировать структуры укороченного побега почек, число ярусов кроющих чешуй которых достигло 7.5. Апекс вырос до наибольшей величины (высота 0.40 мм) за вегетационный период (табл. 2). Несущий почку новой генерации охвоенный молодой побег по отношению к началу вегетационного периода вырос в длину в 35.41 раза, а хвоя — в 29.67 раза. При этом стебель достиг длины 82.5 мм, а хвоя — 18.1 мм, что составляет соответственно 38.45 и 100% от общего сезонного прироста. В середине июня на высоте 2045 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила 512.1 °C. По сравнению с деревьями нижней части елового пояса, здесь обнаружилось отставание в темпе роста апекса и его органогенеза. Апекс имеет высоту 0.33 мм. Он заложил широкий укороченный стебель и лишь 5.5 ярусов кроющих чешуй почки новой генерации. Длина стебля молодого охвоенного побега по отношению к началу вегетации увеличилась в 29.35 раз, а хвои в 26.51 раз. При этом стебель достиг длины 55.17 мм, а хвоя — 16.7 мм, что составляет соответственно 46.5 и 100% от общего сезонного прироста. В верхней части елового пояса к середине июня накопилась сумма положительных температур воздуха, составляющая лишь 288°C, что соответствует 43% от соответствующей величины в нижней части елового пояса. В этих условиях произошло только набухание вегетативных почек прежней генерации. Продолжался рост структур апексов, достигших высоты 0.29 мм, и они приступили к вычленению примордиев кроющих чешуй (1.5 слоя) и стеблевых структур укороченного побега почек новой генерации. Длина стебля меристематического зачатка охвоенного побега по отношению к началу ве-

гетации увеличилась в 4.26 раз, а примордиев хвои — в 3.73 раз. При этом стебель достиг длины 6.26 мм, а примордии хвои — 2.175 мм, что составляет соответственно 6.41 и 15.42% от их общего сезонного прироста.

Начало заложения первого слоя кроющих чешуй почки новой генерации у деревьев верхней части елового пояса относится к 4–6 июня. Отставание от деревьев нижней части елового пояса составляет 13–15 дней, а от деревьев средней части — 8–10 дней. При этом начало процессов вычленения примордиев кроющих чешуй новой почки у деревьев, произрастающих на высотах 1600 м, 2045 м и 2600 м над ур. моря происходит при накоплении суммы положительных температур воздуха соответственно порядка 330, 275 и 185°C.

Во второй половине июня на высотах 1600 м и 2045 м над ур. моря молодые охвоенные побеги закончили осевой рост и в них завершилась дифференциация большинства тканей. В этот период у деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, произошло раскрытие вегетативных почек, и побеги выросли в длину на 1/3 сезонного прироста. Гистогенез побегов деревьев в верхней части елового пояса имеет сходный характер с таковым у деревьев, растущих на высоте 2045 м и 1600 м над ур. моря. Наиболее значительный темп осевого прироста побегов на высоте 2600 м над уровнем моря наблюдался в первой половине июля, когда они и достигли своей полной длины.

К началу июля (3 июля) на высотах 1600 м и 2045 м над ур. моря сумма положительных температур воздуха составила соответственно 894 и 705.5°C. Завершился продольный рост молодых охвоенных побегов. Их терминальный апекс сформировал полный набор кроющих чешуй почки новой генерации. После чего он приступил к росту своего объема, который достиг максимальной сезонной величины. На обеих высотах апекс начал вычленение структур меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации — примордиев хвои и стеблевых, число ярусов которых достигло соответственно 2.5 и 2.0. Процесс вычленения листовых примордиев осуществляется путем пролиферации клеток протодермы, периферической меристемы и прокамбиальных пучков листовых следов. Наряду с этим формируется стеблевая часть ли-

стовых примордиев за счет роста периферической меристемы, а также увеличения диаметра сердцевинной меристемы. Появляющиеся примордии хвои осуществляют пролиферативный рост, в отличие от примордиев кроющих чешуй почки, клетки которых сразу после вычленения из апекса включаются в объемный рост и дифференциацию. Зачатки охвоенных побегов имеют заметно большую длину стебля (в 1.32–1.38 раза) в нижней части елового пояса, чем в его середине. При этом на обеих высотах началось уменьшение высоты апексов.

На высоте 2600 м над ур. моря к 3 июля сумма положительных температур воздуха составила 428.1°C. На молодых охвоенных побегах терминальный апекс сформировал по 3–4 яруса кроющих чешуй почки. Апекс побегов приобрел более остроконическую форму (угол с осью апекса порядка 35–40°), в отличие от тупоконической у побегов в средней и нижней частях елового пояса. Остроконическая форма апекса в верхней части елового пояса формируется в результате слабого роста объема сердцевинной меристемы. В сравнении с почками деревьев из нижней и средней части елового пояса, у которых сердцевинная меристема сложена клетками, приплюснутыми по оси апекса, на высоте 2600 м над ур. моря, эти клетки почти квадратного сечения, а некоторая часть из них даже удлинена вдоль оси апекса. Это является следствием слабой активности деления клеток сердцевинной меристемы перегородками, поперечными оси апекса. Также характерно, что клетки зоны периферической меристемы имеют периклинальное удлинение в направлении к верхушке апекса, слабее развита зона центральных материнских клеток. Кроющие чешуи почек покрыты значительно более плотным слоем трихом, которые содержатся также на чешуях внутренних слоев, в то время как у деревьев, произрастающих на 1600 м и 2045 м над ур. моря, трихомы формируются только на чешуях поверхностных слоев. Возможно, что усиление развития покрова из трихом кроющих чешуй почек представляет собой адаптационную реакцию к суровым условиям окружающей среды верхней границы распространения ели Шренка в горах.

У деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, в течение первой половины июля завершился этап заложения почки.

К середине июля (18 июля) апекс побегов достиг максимальной сезонной величины, в его основании заложился 1 ярус примордиев хвои зачатка побега новой генерации. Клетки сердцевинной меристемы вытянулись поперек оси апекса при относительно небольшом изменении размеров клеток остальных меристематических тканей.

Процесс заложения апексом структур новой почки — ее кроющих чешуй и укороченного стебля происходит в продолжение роста меристематического зачатка охвоенного побега в период от начала сезона вегетации до завершения продольного роста его стебля. При этом рост всех структур стебля и хвои зачатка побега под покровами материнской почки предыдущей генерации и в начале периода после распускания почки осуществляется преимущественно пролиферативно путем деления клеток, до достижения длины 30–40% от общего сезонного прироста стебля. В последующем удлинение молодого стебля обеспечивается главным образом путем объемного роста клеток основной паренхимы с последующей их дифференциацией. В дальнейшем зоны пролиферации клеток стебля продолжают функционирование только в латеральной меристеме — камбии центрального цилиндра и листовых следов, продуцирующем вторичные флоэму и ксилему, а также в феллогене, формирующем перидерму.

К середине июля во всем еловом поясе в молодых почках начался процесс заложения меристематических зачатков охвоенных побегов новой генерации (рис. 1, 10–12). Наибольшее отставание по срокам начала этого этапа органогенеза у вегетативных апексов побегов обнаруживается у деревьев на высоте 2600 м. По сравнению с высотой 1600 м над ур. моря, оно составляет 20–22 дня; на высоте 2045 м отставание существенно меньше — всего 5–7 дней.

В Гималаях на высоте 2500 над ур. моря у *Picea smithiana* период удлинения побега продолжается от марта до середины июня. Период образования катафиллов — середина мая — начало августа. Период развития листовых примордиев — середина июля — середина ноября [34].

В середине июля (18 июля) у деревьев ели Шренка на разных высотах наблюдается значительное различие по степени созревания тканей

стеблей побегов. В стеблях побегов деревьев на высотах 1600 м и 2045 м над ур. моря произошла полная дифференциация клеток сердцевин. При этом, наряду со склереидами, лигнифицируется оболочка также и обычных тонкостенных паренхимных клеток. На обеих высотах в стебле охвоенного побега ксилема проводящих пучков центрального цилиндра образовала сплошное кольцо. Флоэма центрального цилиндра остается сложенной в виде отдельных тяжей, но также имеет тенденцию тангенциального роста. В проводящих пучках центрального цилиндра обнаруживается существенное преобладание в развитии ксилемы над флоэмой. В то же время в листовых следах в толще коровой паренхимы наблюдается меньшее различие по площади сечения ксилемы и флоэмы. На обеих указанных высотах к середине июля началась деятельность феллогена, который сформировал 1–2 слоя зрелых клеток пробки под паренхимой листовых подушек и гиподермой в местах их примыкания. Оболочка клеток пробки и паренхимы листовых подушек сильнее суберинизируется на высоте 1600 м над ур. моря, чем на высоте 2045 м. В нижней части елового пояса выявляется также наибольшая степень лигнификации оболочек клеток гиподермы и эпидермы.

Этап заложения меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации на высотах 1600, 2045 и 2600 м над ур. моря начинается при накоплении суммы средних суточных температур воздуха выше 5°C соответственно 650, 527 и 210°C. Таким образом, обнаруживается весьма существенная термическая адаптация процессов заложения апексами почек структур побегов новой генерации по мере увеличения высоты произрастания деревьев.

В процессе заложения новых ярусов листовых бугорков в тех из них, которые вычленились из апекса ранее, обнаруживаются признаки небольшого роста путем клеточных делений. При этом в осевой части примордиев дифференцируется прокамбиальный пучок, который объединяется с прокамбиальной системой стебля. В дальнейшем до конца вегетационного периода наблюдается устойчивая тенденция уменьшения размеров апекса побегов.

К началу августа (3 августа) на высотах 1600 и 2045 м над ур. моря температура заложения листовых зачатков снижается, в результате чего каждый последующий их ярус закладывается при более значительном, чем ранее, пролифе-

ративном разрастании примордиев предыдущих ярусов. Разрастание примордиев хвои приводит к изменению общей конфигурации зачатков побегов, которые принимают полуэллипсоидальную форму, с четко выделяющимся тупоконическим апексом. В отличие от мест произрастания ели Шренка на высотах 1600 и 2045 м, на высоте 2600 м над ур. моря зачатки ее побегов в почках к началу августа имеют заметно меньшее число ярусов (4 яруса) листовых примордиев. Последние имеют незначительный рост, поэтому общий контур зачатков побегов сохраняет конусовидную форму (угол с осью порядка 50°). При этом наблюдается обособление зон апикальных инициалей и центральных материнских клеток, которые образуют полусферический бугорок на вершущке апекса. В течение первой половины августа во всем еловом поясе продолжается заложение примордиев хвои на зачатках побегов. Наибольший темп их заложения сохраняется на высоте 2600 м над ур. моря.

К началу сентября (3 сентября) завершается заложение примордиев хвои в вегетативных почках деревьев во всем поясе естественного распространения ели Шренка. Наряду с этим во второй половине августа продолжается пролиферативный рост заложенных ранее листовых зачатков. В течение сентября и октября происходит незначительное увеличение размеров листовых примордиев в меристематических зачатках охвоенных побегов в почках деревьев во всем еловом поясе. На высоте 1600 м над ур. моря наблюдается наибольшая степень разрастания листовых примордиев, они формируются более заостренными и сильнее изогнутыми к вершущке зачатка побега. Примордии сложены из продольно удлиненных меристематических клеток с коэффициентом прозенхимности 2–3. Разрастание листовых примордиев в нижней и средней частях елового пояса сопровождается незначительным изменением объема стеблевой части зачатков охвоенных побегов, ввиду чего боковая поверхность последних приобретает форму близкую к остроконечному усеченному конусу. На высоте 2600 м над ур. моря зачатки охвоенных побегов в почках имеют полуэллипсоидальную форму, поскольку в них в меньшей степени, чем на высотах 1600 м и 2045 м, разрастаются листовые примордии верхних ярусов. Апекс меристематических зачатков охвоенных побегов на всех высотах елового пояса приобре-

тает правильную тупоконическую форму и минимальную сезонную величину.

У деревьев, произрастающих на высоте 1600 м над ур. моря, за вегетационный период закладываются самые крупные зачатки охвоенных побегов с наибольшим числом ярусов листовых примордиев (12). Зачатки побегов у деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, в общей сложности имеют минимальные общие размеры и число ярусов листовых примордиев (7.5). Во всем еловом поясе в терминальных почках концевых побегов ветвей в верхней части кроны деревьев число спиралей листовых зачатков побегов новой генерации изменяется в пределах от 8 + 13 до 13 + 21 контактных парастих. В последующем до наступления устойчивой отрицательной зимней температуры в зачатках охвоенных побегов вегетативных почек деревьев в пределах всего елового пояса не наблюдается морфологических изменений. В таком состоянии они зимуют.

За вегетационный период в проводящем цилиндре стебля годичного побега деревьев, произрастающих в нижней части елового пояса формируется в два раза больше слоев трахеид вторичной ксилемы в радиальном направлении (23 ± 1), чем у деревьев, произрастающих в верхней его части (11.0 ± 0.6) (рис. 1, 13, 14, 15). Общая толщина ксилемы в проводящем цилиндре стебля изменяется у побегов от нижней к верхней части елового пояса в виде такой последовательности: 0.410 ± 0.019 мм, 0.312 ± 0.015 мм и 0.203 ± 0.010 мм. Парциальный объем проводящего цилиндра ксилемы по отношению к общему объему тканей стебля годичных побегов по мере увеличения высоты от 1600 м до 2045 м и 2600 м над ур. моря уменьшается в последовательности: 41 ± 2 , 38 ± 1 , $30 \pm 1\%$. На высотах 1600 и 2045 м над ур. моря за вегетационный период в центральном цилиндре стебля побегов происходит полное смыкание ксилемы проводящих пучков. На высоте 2600 м ксилема проводящих пучков не смыкается в общее кольцо и имеет меньшую среднюю ширину в тангенциальном направлении. В поздней части годичного слоя ксилемы в побегах на высотах 2045 м и особенно — 1600 м над ур. моря в каждом проводящем пучке образуется по 1–2 осевых смоляных канала сечением 0.04–0.05 мм. У деревьев, произрастающих на высоте 2600 м над ур. моря, в ксилеме побегов смоляные каналы не обнаружены. С увеличением высоты места

произрастания происходит уменьшение степени суберинизации слоев пробки. Аналогично изменяется и степень лигнификации тонкостенных клеток сердцевинной паренхимы.

Основная паренхима представляет собой важную ткань, которая обеспечивает в весенний период продольный осевой рост меристематических зачатков стебля и хвои под покровами кроющих чешуй материнской почки и их рост после раскрытия почки. В этот период ее инициальные клетки осуществляют продольный меристематический рост путем деления клеточными пластинками, ориентированными строго поперек продольной оси стебля и хвои. Благодаря этому формируются колонки дочерних клеток, расположенных строго параллельно продольной оси органа, которые создают механический вектор его продольного роста. У *Picea abies* установлено, что продольный рост стебля в основном осуществляется путем клеточных делений основной паренхимы, начиная от ранней весны под покровами почки и после ее распускания до достижения порядка 39% от полной длины годичного прироста побега [35]. Установлено также, что скорость роста корней растений при разных температурах достаточно точно соответствует скорости митотического цикла [19]. Это обстоятельство дает основание оценить скорость клеточных делений стебля и хвои ели Шренка в начале вегетационного периода в разных условиях произрастания в горах на основе анализа скорости удвоения длины этих органов.

Пролиферативный весенний рост меристематических зачатков охвоенных побегов под покровами кроющих чешуй в почках и в начальный период после их распускания проявляет значительную адаптацию к низким температурам при увеличении высоты произрастания ели Шренка от 1600 м до 2600 м над ур. моря (рис. 2, 1–6). При температуре 9°C средняя суточная скорость удвоения осевого роста стебля охвоенного побега в интервале высот 1600, 2045 и 2600 м возрастает и составляет соответственно 0.0766, 0.0955 и 0.118. При данной температуре, на высоте 2600 м скорость деления клеток в 1.541 раз выше, чем на высоте 1600 м. При температуре 5°C средняя суточная скорость удвоения осевого роста стебля охвоенного побега в интервале высот 1600 м, 2045 м и 2600 м увеличивается в еще большей мере и составляет, соответственно 0.0066, 0.0271, 0.0416. Различие в скорости при температуре 5°C на высоте 1600 м и 2600 м составля-

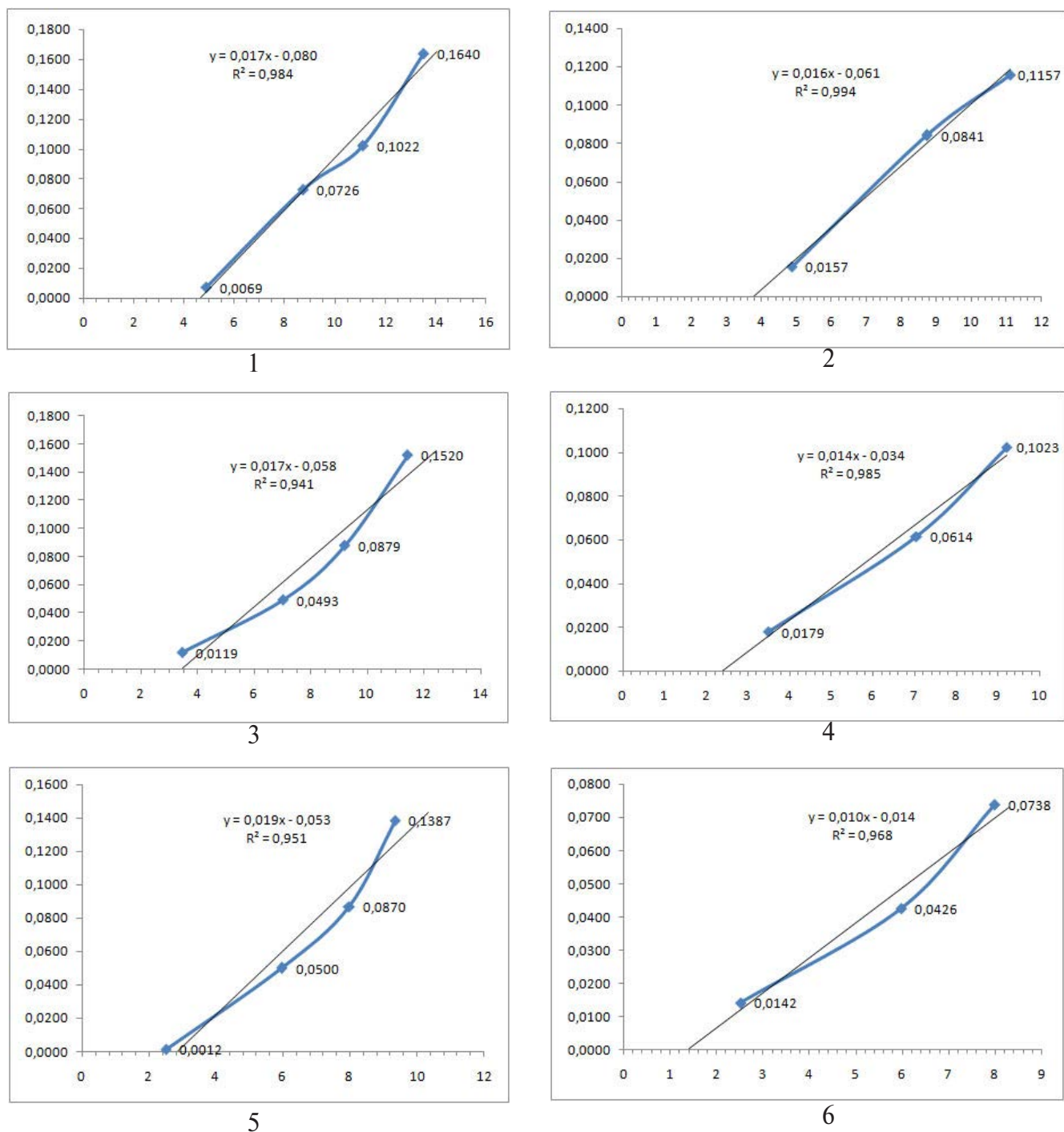


Рис. 2. Температурная зависимость средней суточной скорости удвоения длины стебля и хвои зачатка охвоенного побега *Picea schrenkiana* в начале вегетационного периода на разной высоте произрастания в Заилийском Алатау (Северный Тянь-Шань).

По горизонтали: средняя суточная температура воздуха, °C.

По вертикали: 1, 3, 5 – средняя суточная скорость удвоения длины стебля зачатка охвоенного побега; 2, 4, 6 – средняя суточная скорость удвоения длины хвои зачатка охвоенного побега. Высота над ур. моря: 1, 2 – 1600 м; 3, 4 – 2045 м; 5, 6 – 2600 м.

Fig. 2. The relationship between average daily air temperature and average daily rate of primordial stem and needle length doubling in *Picea schrenkiana* at the beginning of the growing season in the Trans-Ili Alatau mountains (Northern Tien Shan).

X-axis: 1–6 – the average daily air temperature, °C. Provenance elevations, m a. s. l.: 1, 2 – 1600; 3, 4 – 2045; 5, 6 – 2600;

Y-axis: 1, 3, 5 – the average daily rate of stem length doubling in primordial shoot; 2, 4, 6 – the average daily rate of needle length doubling in primordial shoot.

ет 6,303 раза. Согласно уравнениям линейной зависимости средней суточной скорости удвоения длины стебля от температуры, теоретически начало деления клеток зачатков стебля на высотах 1600, 2045 и 2600 м регистрируется соответственно при температуре 4.623, 3.415 и 2.822°C. Таким образом, меристематический рост стебля побегов ели Шренка обнаруживает существенные признаки адаптации к низким температурам при увеличении высоты места произрастания. Листовые зачатки обнаруживают в процессе меристематического роста признаки большей адаптации к низким температурам при увеличении высоты места произрастания деревьев ели, чем стебли. По сравнению со стеблем, зачатки хвои начинают деление клеток при более низкой температуре: на высотах 1600 м, 2045 м и 2600 м соответственно при 3.795, 2.161 и 1.386°C.

В арборетуме Санкт-Петербургского лесотехнического университета у ели обыкновенной (*Picea abies*) удвоение скорости меристематического роста стебля зачатков охвоенных побегов при температуре 9°C составляет 0.0869, а при 5°C — 0.0337, что аналогично величинам, установленным у ели Шренка в нижней и средней частях пояса ее естественного распространения на Тянь-Шане. Минимальная температура возможного начала деления клеток меристем зачатков стебля побегов ели обыкновенной составляет 2.466°C, как это наблюдается у ели Шренка на высоте 2600 м над ур. моря [35]. В этих же условиях произрастания у псевдотсуги Мензиса в Санкт-Петербурге скорость удвоения длины стебля меристематических зачатков побегов при температуре 9°C составляет 0.0609, а при температуре 5°C — 0.0209, а начало деления клеток фиксируется при температуре 2.91°C. По сравнению с зачатками стебля меристематические примордии хвои псевдотсуги Мензиса также проявляют большую адаптацию процесса деления клеток к низким температурам: при температуре 9°C удвоение клеток осуществляется со средней суточной скоростью 0.104, а при 5°C — 0.0504, минимальная температура возможного начала деления клеток зачатков хвои у псевдотсуги составляет 1.239°C [36].

Адаптация ростовых процессов к условиям низких температур носит комплексный характер. Так, при выращивании проростков пшеницы при пониженной температуре оболочки клеток мезофилла «холодных» растений значительно толще, чем «теплых». Клетки мезофилла растений, выращенных

при пониженной температуре, имеют значительно больше митохондрий, хлоропластов, пероксисом, диктиосом и менее развитые вакуоли. Единица площади листа, сформировавшегося на холоде, содержит больше сырой и сухой массы мезофилла, при этом отмечается более высокая интенсивность дыхания и фотосинтеза в широком диапазоне температур. Увеличение численности оргanelл в клетке представляет собой один из путей адаптации растений в процессе онтогенеза к пониженной температуре [37]. У растений о. Врангель установлена более высокая дыхательная способность, чем у родственных видов, произрастающих в зоне умеренного климата [38]. Снижение атмосферного давления может стимулировать интенсивность фотосинтеза, транспирации и продуктивности, что обнаружено по мере подъема в горы до высот 2000–2500 м над ур. моря у ряда растений Восточного Памира [39, 40]. Высказано мнение, что это явление связано с улучшением развития эндоплазматической сети клеток, функционирования плазмодесм, вследствие чего стимулируется фотосинтез, транспорт ассимилятов и рост растений [41, 42]. Изучение ультраструктуры фотосинтетического аппарата наиболее типичных для Восточного Памира высокогорных древесных форм (кустарничков, полукустарничков, подушек) показало, что у них проявляется ряд признаков, характерных для светолюбивых растений, таких, например, как небольшие размеры пластид и слабое развитие их гранальной мембранной системы [43]. Донорно-акцепторные отношения в организме растений играют важную роль в функционировании фотосинтетического аппарата. В частности, установлено, что любое снижение массы образующихся ассимилятов вызывает еще более резкое обострение конкуренции за их получение, причем, прежде всего, от этого страдают корни [44]. Возможно, что снижение ростовой функции побегов ели Шренка при увеличении высоты ее произрастания в горах может быть связано с нарушением распределения ассимилятов между органами дерева и снижением их поступления в корневую систему. При морфогенезе процессам поляризации клеток и тканей принадлежит определяющее значение, поскольку возникающие при этом градиенты морфогенетических факторов являются основой для дифференциальной активности генома на разных этапах развития растения [45]. Вероятно, полярные механизмы, действующие при морфогенезе апикальных меристем побегов, обеспечивают формирование оптимальной структуры ассимиляционного аппарата и побеговой системы кроны дерева, соответствующей

щей комплексу экологических факторов на различных высотах произрастания деревьев ели Шренка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Снижение длины годичных побегов у деревьев ели Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.) по мере увеличения высоты их произрастания в горных условиях вызывается целым рядом факторов. Прежде всего, это обуславливается неодинаковым температурным режимом и продолжительностью периода меристематического развития зачатков побегов. При увеличении высоты местности снижается теплообеспеченность растений. В условиях района исследований это выражается в сокращении продолжительности периода с суммой температур выше 5°C на высотах 1600, 2045, 2600 м над ур. моря. В частности, в 1968 г. к 9 октября она составляла соответственно: 166, 156, 125 дней. Аналогичным образом изменяется и длительность вегетационного периода. На разной высоте у деревьев существует значительный сдвиг фаз развития побегов. В начале вегетационного периода в верхней части елового пояса (2600 м н.у.м.) по сравнению с нижней наблюдается их запаздывание, а во второй половине — более раннее завершение. Вследствие этого по мере увеличения высоты места произрастания деревьев в вегетативных почках затормаживается развитие апексов. Из них формируются укороченные побеги почек и меристематические зачатки удлиненных охвоенных побегов с меньшим числом листовых фитомеров, как по периметру основания, так по числу их ярусов в продольном направлении. В следующий вегетационный период те же особенности температурного режима по мере подъема в горы приводят к тому, что ослабляется рост фитомеров хвои, которые формируются меньшими по размерам. В совокупности это приводит к торможению развития ассимиляционного аппарата и в целом прироста побегов и органической массы дерева по мере увеличения высоты его произрастания в еловом поясе на Тянь-Шане.

После окончания пролиферативного продольного роста стебля зачатка охвоенного побега его клетки приступают к завершающему объемному росту и дифференциации. Эти процессы зависят от экологических условий места произрастания деревьев ели Шренка. В частности, после завер-

шения митотического деления клеток сердцевинной паренхимы стебля побега их объемный рост, протекающий в первой половине вегетационного периода, практически не лимитируется, что подтверждается отсутствием существенного различия величины диаметра этих клеток у побегов деревьев, произрастающих в разных частях елового пояса. То же самое относится и к трахеидам ранней древесины. Торможение объемного роста клеток трахеид ксилемы наступает в конце вегетационного периода в поздней части радиального годичного прироста центрального цилиндра стебля побега. С увеличением высоты места произрастания деревьев в перидерме стебля охвоенных побегов, которая формируется во второй половине вегетационного периода, обнаруживается возрастание числа слоев пробки с 3.167 ± 0.182 на высоте 1600 м над ур. моря до 4.571 ± 0.321 на высоте 2600 м. При этом клетки лучше растут по объему в нижней части елового пояса.

Начало деления клеток меристематического зачатка охвоенного побега и пролиферативный рост стебля и хвои при увеличении высоты места произрастания деревьев проявляет значительную степень адаптации к низким температурам. Температурная адаптация роста меристем побегов при увеличении высоты произрастания деревьев в поясе естественного распространения ели Шренка только частично снижает отрицательное влияние всего комплекса экологических факторов на морфогенез и рост побегов.

Есть основание считать, что у ели Шренка на каждой высоте в зоне естественного произрастания в Заилийском Алатау Северного Тянь-Шаня развиваются специфические экологические формы деревьев, приспособленные к данным экологическим условиям. Поэтому при проведении работ по созданию высокопроизводительных древостоев ели Шренка необходимо осуществлять сбор семян с экземпляров деревьев на тех же высотах, на которых из них будут выращиваться лесные культуры.

Материалы данного исследования могут быть использованы при выполнении исследований в области экологического мониторинга изменений климата, а также биоиндикации окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. 1986. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л.: 192 с.
2. Крюсман Г. 1986. Хвойные породы. М. 256 с.
3. Березин Э. Л. 1969. Об изменчивости в систематике елей Казахстана и Средней Азии в связи с задачами селекции. – В кн.: Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата. С. 28–30.
4. Гудочкин М. В., Чабан П. С. 1958. Леса Казахстана. Алма-Ата. 323 с.
5. Вайнерт Э., Вальтер Р., Ветцель Т., Егер Э., Клауснитцер Б., Клоц С., Ман Э. Г., Прасе И., Ручке Э., Темброк Г., Титце Ф., Фриче В., Хенцель П., Хильбиг В., Шлее Д., Шу Й., Штёккер Г., Шуберт Р. 1988. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. Перевод с нем. М. 350 с.
6. Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
7. Скупченко В. Б. 1985. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л. 80 с.
8. Скупченко В. Б. 1998. Формирование побегов и репродуктивных органов ели в связи с эндогенными и экологическими факторами. Сыктывкар. 62 с.
9. Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 334 с.
10. Мэзия Д. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. Перевод с англ. М. 427 с.
11. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Д. 1994. Молекулярная биология клетки. 2-е изд. Т. 1. Пер. с англ. М. 517 с. http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol1.pdf
12. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Д. 1994. Молекулярная биология клетки: 2-е изд. Т. 2. Пер. с англ. М. 539 с. http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol2.pdf
13. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Д. 1994. Молекулярная биология клетки. 2-е изд. Т. 3. Пер. с англ. М. 504 с. http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol3.pdf
14. Hall J. L., Flowers T. J., Roberts R. M. 1981. Plant cell structure and metabolism. Ed. 2. London, New York. 543 p.
15. Galston A. W., Davies P. J., Satter R. L. 1980. The life of the green plant. Ed. 3. Englewood Cliffs. NJ. 552 p.
16. Гамалей Ю. В. 1972. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л. 144 с.
17. Гриф В. Г. 1956. О возможности деления клеток у растений при отрицательных температурах. – Докл. АН СССР. 108(4): 734–737.
18. Гриф В. Г. 1963. Действие низких температур на митоз и хромосомы растений. – Цитология. 5(4): 404–413.
19. Гриф В. Г. 1981. Применение коэффициента температурной зависимости при изучении митотического цикла у растений. – Цитология. 23(2): 166–173.
20. Гриф В. Г., Валович Е. М. 1973а. Действие низких положительных температур на рост и деление клеток при прорастании семян. – Цитология. 15(11): 1362–1369.
21. Гриф В. Г., Валович Е. М. 1973б. Митотический цикл клеток растений при минимальной температуре митоза. – Цитология. 15(12): 1510–1514.
22. Ben-Haj-Salah H., Tardieu F. 1995. Temperature effects expansion rate of maize leaves without change in spatial distribution of cell length (analysis of the coordination between cell division and cell expansion). – Plant Physiol. 109(3): 861–870. <https://doi.org/10.1104/pp.109.3.861>
23. Granier C., Tardieu F. 1998. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? – Plant Cell Environ. 21(7): 695–703. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00319.x>
24. Granier C., Massonnet C., Turc O., Muller B., Chenu K., Tardieu F. 2002. Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana*: a stable thermal-time-based programme. – Ann Bot. 89(5): 595–604. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf085>
25. Гриф В. Г., Иванов В. Б., Мачс Е. М. 2002. Клеточный цикл и его параметры у цветковых растений. – Цитология. 44(10): 936–980.
26. Справочник по климату СССР. 1966. Вып. 17. Температура воздуха и почвы. Л. Гидрометеиздат. 327 с.
27. Соколов С. И., Ассинг И. А., Бурмангалиев А. Б., Сериков С. Н. 1962. Почвы Алма-Атской области. Алма-Ата. 251 с.
28. Уваров Ю. П. 1971. Эколого-физиологическая характеристика основных форм и экотипов ели Шренка. – Автореф. дис. канд. биол. н. Алма-Ата. 28 с.

29. Скупченко В. Б. 1979. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сер. препринт. сообщ. «Новые научные методики». Коми фил. АН СССР. Вып. 2. Сыктывкар. 56 с.
30. Пирс Э. 1962. Гистохимия. Теоретическая и прикладная. Пер. с англ. М. 963 с.
31. Einarson L. 1951. On the theory of gallocyanin-chromalum staining and its application for quantitative estimation of basophilia. A selective staining of exuiste progressivity. — Acta Pathol. Microbiol. Scand. 28(1): 82–102.
<https://doi.org/10.1111/j.1699-0463.1951.tb05005.x>
32. Зандриттер В., Кифер Г., Рик В. 1969. Галлоциани-хромовые квасцы. – В кн.: Введение в количественную гистохимию. М. С. 240–264.
33. Лакин Г. Ф. 1980. Биометрия. М. 293 с.
34. Pillai S. K., Chacko B. 1978. Growth periodicity and structure of the shoot apex of *Picea smithiana* (Wall) Boiss.: An anatomical and histochemical study. – Flora. 167(6): 515–524.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31149-0](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31149-0)
35. Скупченко В. Б. 2019. Клеточный рост основной паренхимы стебля в морфогенезе побега *Picea abies* (Pinaceae). – Раст. ресурсы. 55(2): 195–212.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>
36. Скупченко В. Б. 2022. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге. – Раст. ресурсы. 58(1): 43–57.
<https://elibrary.ru/lblbtv>
37. Мирославов Е. А., Кислюк И. М., Шухтина Г. Г. 1984. Ультраструктура клеток, дыхание и фотосинтез листьев озимой пшеницы, выращенной в контролируемых условиях при разной температуре. – Цитология. 26(6): 672–677.
38. Иванова Т. И., Васьковский М. Д. 1976. Дыхание растений острова Врангель. – Бот. журн. 68(3): 324–331.
39. Глаголева Т. А., Филиппова Л. А. 1965. Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. – Пробл. Бот. 7: 121–132.
40. Измайлова Н. Н. 1965. Интенсивность транспирации высокогорных растений в зависимости высоты произрастания. – Пробл. Бот. 7: 205–212.
41. Гамалей Ю. В. 1996. Отток ассимилятов в природных и экспериментальных условиях. – Физиология растений. 43(3): 328–343.
42. Курсанов А. Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растении. М. 647 с.
43. Вознесенская Е. В. 1996. Структура фотосинтетического аппарата представителей древесной флоры высокогорий Восточного Памира. – Физиология растений. 43(3): 391–398.
44. Чиков В. И. 1987. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М. 185 с.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=35298635>
45. Медведев С. С. 2013. Полярность и ее роль в регуляции роста и морфогенеза растений. 73-е Тимирязевские чтения. Издательство «Наука». 77 с.

Morphogenesis and Growth of *Picea Schrenkiana* (Pinaceae) Shoots in Relation to the High-Altitude Ecological Zonality in the Mountains of the Northern Tien Shan

© 2024. V. B. Skupchenko^{1, *}

¹St. Petersburg State Forestry Engineering University named after S.M. Kirov, St. Petersburg, Russia

*e-mail: vlaskvs16579@mail.ru

Abstract — A comparative study of the shoot apical meristem morphogenesis and shoot growth in Schrenk's spruce (*Picea schrenkiana* F. et M.) from the provenances at different elevations within its natural distribution range in the mountains of the Trans-Ili Alatau mountains of the Northern Tien Shan was conducted. Each year, the apical meristem undergoes a stage of forming a shortened shoot with covering scales of a new bud, and the stage of initiation of the meristematic primordium of an elongated needle shoot. Before each stage of morphogenesis, the apex goes through an independent growth phase associated with the formation of the mother cell groups of the bud scale and needle phytomers from the peripheral meristem. The initiation of the bud scales primordia in trees growing at elevations of 1600 m, 2045 m, and 2600 m above sea level occurs when positive accumulated temperatures reach 330, 275, and 185°C respectively. In trees growing at 1600 m, 2045 m, and 2600 m, the stage of the initiation of new meristematic primordial needle-bearing shoots begins when the accumulated effective temperature (above + 5°C) reaches 650, 527, and 210°C respectively. With the site elevation increase from 1600 m to 2600 m, the number of the initiated rows of primordial needles decreases from 12.0 to 7.5. In spring, during the proliferative longitudinal growth of the meristematic stem primordia, the rate of ground tissue cell division can be estimated by the rate of the stem length doubling. At 5°C, in trees growing at 1,600 m, the stem growth rate of needle-bearing shoots is 0.0066 length doubling cycles per day, while it is 6.3 times greater at 2 600 m. According to the equations for the linear relationship between the average daily rate of stem length doubling and temperature, the temperature of the initiation of primordial shoot cell division decreases with an increase in the provenance elevation from 4.62°C at 1 600 m to 2.82°C at 2 600 m. The adaptation of the meristematic cell division process to low temperatures helps to reduce the inhibitory effect of altitudinal environmental factors on the morphogenesis and shoot growth in Schrenk's spruce.

Keywords: *Picea schrenkiana*, vegetative shoot, apical meristem, adaptation of cell division to low temperatures, the Trans-Ili Alatau mountains, the Northern Tien Shan

REFERENCES

1. Kozubov G. M., Muratova E. N. 1986. [Modern gymnosperms (morphological and systematic review and karyology)]. Leningrad. 192 p. (In Russian)
2. Krusman G. 1986. [Coniferous species]. Moscow. 256 p. (In Russian)
3. Berezin E. L. 1969. [On the variability in the taxonomy of the spruces of Kazakhstan and Central Asia in relation to the objectives of breeding]. – In: [Forest breeding, seed production and introduction in Kazakhstan]. Alma-Ata. P. 28–30. (In Russian)
4. Gudochkin M. V., Chaban P. S. 1958. [Forests of Kazakhstan]. Alma-Ata. 323 p. (In Russian)
5. Vajnert E., Val'ter R., Vetcel' T., Eger E., Klausnitser B., Kloc S., Man E. G., Prasse I., Ruchke E., Tembrok G., Titce F., Friche V., Henchel' P., Hil'big V., SHlee D., SHu J., SHtyokker G., SHubert R. 1988. Bioindikation in Terrestrischen Ökosystemen [Bioindikation in terrestrial ecosystems]. Transl. from German. Moscow. 350 p. (In Russian)
6. Serebryakov I. G. 1962. [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
7. Skupchenko V. B. 1985. [Organogenesis of vegetative and reproductive structures of spruce]. Leningrad. 80 p. (In Russian)
8. Skupchenko V. B. 1998. [Formation of shoots and reproductive organs of spruce in connection with endogenous and environmental factors]. Syktyvkar. 62 p. (In Russian)
9. Serebryakov I. G. 1952. [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow. 334 p. (In Russian)
10. Mazia D. 1963. Mitosis and physiology of cell division. Transl. from Engl. Moscow. 427 p. (In Russian)
11. Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D. 1994. [Molecular biology of the cell]. – T. 1. Transl. from Engl. Moscow. 517 p. (In Russian)
http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol1.pdf
12. Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D. 1994. [Molecular biology of the cells]. – T. 2. Transl. from Engl. Moscow. 539 p. (In Russian)

- http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol2.pdf
13. *Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D.* 1994. [Molecular biology of the cells]. – T. 3. Transl. from Engl. Moscow. 504 p. (In Russian)
http://biology.org.ua/files/lib/Alberts_et_al_vol3.pdf
 14. *Hall J. L., Flowers T. J., Roberts R. M.* 1981. Plant cell structure and metabolism. Ed. 2. London, New York. 543 p.
 15. *Galston A. W., Davies P. J., Satter R. L.* 1980. The life of the green plant. Ed. 3. Englewood Cliffs. NJ. 552 p.
 16. *Gamaley Yu. V.* 1972. [Cytological basis of xylem differentiation]. Leningrad. 144 p. (In Russian)
 17. *Grif V. G.* 1956. [On the possibility of cell division in plants at subzero temperatures]. – Dokl. USSR Academy OF Sciences. 108(4): 734–737.
 18. *Grif V. G.* 1963. [The effect of low temperatures on mitosis and plant chromosomes]. – Tsyтологиya. 5(4): 404–413. (In Russian)
 19. *Grif V. G.* 1981. [Application of the temperature dependence coefficient in the study of the mitotic cycle in plants]. – Tsyтологиya. 23(2): 166–173. (In Russian)
 20. *Grif V. G., Valovich E. M.* 1973a. [The effect of low positive temperatures on cell growth and division during seed germination]. – Tsyтологиya. 15(11): 1362–1369. (In Russian)
 21. *Grif V. G., Valovich E. M.* 1973b. [The mitotic cycle of plant cells at a minimum mitotic temperature]. – Tsyтологиya. 15(12): 1510–1514. (In Russian)
 22. *Ben-Haj-Salah H., Tardieu F.* 1995. Temperature effects expansion rate of maize leaves without change in spatial distribution of cell length (analysis of the coordination between cell division and cell expansion). – Plant Physiol. 109(3): 861–870.
<https://doi.org/10.1104/pp.109.3.861>
 23. *Granier C., Tardieu F.* 1998. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? – Plant Cell Environ. 21(7): 695–703.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00319.x>
 24. *Granier C., Massonnet C., Turc O., Muller B., Chenu K., Tardieu F.* 2002. Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana*: a stable thermal-time-based programme. – Ann Bot. 89(5): 595–604.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcf085>
 25. *Grif V. G., Ivanov V. B., Machs E. M.* 2002. [Cell cycle and its parameters in flowering plants]. – Tsyтологиya. 44(10): 936–980.
 26. [Handbook of climate of the USSR]. 1966. Issue. 17. [Air and soil temperature]. Leningrad. 327 p. (In Russian)
 27. *Sokolov S.I., Assing I.A., Burmangaliev A.B., Serikov S.N.* 1962. [Soils of the Alma-Ata region]. Alma-Ata. 251 p. (In Russian)
 28. *Uvarov Yu. P.* 1971. [Ecological and physiological characteristics of the main forms and ecotypes of the Schrenk's spruce: Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Alma-Ata. 28 p. (In Russian)
 29. *Skupchenko V. B.* 1979. [Vibrational microtomy of soft tissues]. — In: Novye nauchnye metodiki. Iss. 2. Syktyvkar. 56 p. (In Russian)
 30. *Pierce E.* 1962. Histochemistry. Theoretical and applied. Transl. from Engl. Moscow. 963 p. (In Russian)
 31. *Einarson L.* 1951. On the theory of gallocyanin-chromalum staining and its application for quantitative estimation of basophilia. A selective staining of exuiste progressivity. — Acta Pathol. Microbiol. Scand. 28(1): 82–102.
<https://doi.org/10.1111/j.1699-0463.1951.tb05005.x>
 32. *Zandritter V., Kiefer G., Rick V.* 1969. [Gallocyanin-chrome alum]. – In: [Introduction to quantitative histochemistry]. Moscow. P. 240–264. (In Russian)
 33. *Lakin G. F.* 1980. [Biometrics]. Moscow. 293 p. (In Russian)
 34. *Pillai S. K., Chacko B.* 1978. Growth periodicity and structure of the shoot apex of *Picea smithiana* (Wall) Boiss.: An anatomical and histochemical study. – Flora. 167(6): 515–524.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31149-0](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31149-0)
 35. *Skupchenko V. B.* 2019. Cell growth and proliferation in ground tissue of developing terminal shoot in *Picea abies* (Pinaceae). – Rastitelnye Resursy. 55(2): 195–212.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092> (In Russian)
 36. *Skupchenko V. B.* 2022. Morphogenesis and growth in vegetative shoot of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced in St. Petersburg. – Rastitelnye Resursy. 58(1): 43–57. <https://elibrary.ru/lbltv> (In Russian)
 37. *Miroslavov E. A., Kislyuk I. M., Shukhtina G. G.* 1984. [Ultrastructure of cells, respiration and photosynthesis of leaves of winter wheat grown under controlled conditions at different temperatures]. – Tsyтологиya. 26(6): 672–677. (In Russian)
 38. *Ivanova T. I., Vaskovsky M. D.* 1976. Respiration of plants of the Wrangel Island. – Bot. Zhournal. 61(3): 324–331. (In Russian)

39. *Glagoleva T. A., Filippova L. A.* 1965. [Features of plant photosynthesis in the conditions of the Pamir highlands]. – [Problems of Botany. Issues of biology and physiology of plants of high mountain regions]. Vol. 7. P. 121–132. (In Russian)
40. *Izmailova N. N.* 1965. [The intensity of transpiration of Alpine plants depending on the height of growth]. – [Problems of botany. Vol. 7. Issues of biology and physiology of Alpine plants]. P. 205–212. (In Russian)
41. *Gamalei Yu. V.* 1996. Assimilate export under natural and experimental conditions. – Russ. J. Plant Physiol. 43(3): 282–296.
42. *Kursanov A. L.* 1976. [Transport of assimilates in the plant]. Moscow. 647 p. (In Russian)
43. *Voznesenskaya E. V.* 1996. Structure of photosynthetic apparatus in arborescent plants inhabiting the Eastern Pamir highlands. – Russ. J. Plant Physiol. 43(3): 342–348.
44. *Chikov V. I.* 1987. Photosynthesis and assimilate transport. Moscow. 185 p. <https://elibrary.ru/item.asp?id=35298635> (In Russian)
45. *Medvedev S. S.* 2013. [Polarity and its role in the regulation of plant growth and morphogenesis. 73rd Timiryazev readings]. St. Petersburg. 77 p. (In Russian)

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 58.02:581.14

РИТМИЧНОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ АПИКАЛЬНОГО РОСТА СТВОЛА И БОКОВЫХ ВЕТВЕЙ *ABIES SIBIRICA* (PINACEAE) В ЕКАТЕРИНБУРГЕ

© 2024 г. С. А. Шавнин^{1, *}, Д. Ю. Голиков¹,
А. А. Монтиле^{1, **}, А. И. Монтиле¹

¹Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

*e-mail: sash@botgard.uran.ru

**e-mail: org17@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.2024 г.

После доработки 18.03.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

У деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), произрастающих в Екатеринбурге, изучали сезонные изменения количественных характеристик апикального роста ствола и боковых ветвей разных ярусов кроны, включая их анализ, направленный на выявление признаков ритмичности роста, а также определение степени влияния температуры воздуха и осадков на динамику ростовых процессов. В динамике роста существуют четыре этапа продолжительностью 2–3 недели каждый. Установлено, что изменение скорости роста на интенсивном и дополнительном этапах происходит квазиритмично. Среднее количество наблюдаемых колебаний составляет 4 — у ствола и 4–5 — у ветвей и не зависит от изменений погодных условий. Период колебаний составляет 8–9 суток, что соответствует инфрадианным ритмам. Рост ствола начинается на одну неделю позже, чем боковых ветвей, и на этапе интенсивного роста обгоняет их по скорости. Побег ветвей одного яруса кроны разделяются на две группы, отличающиеся по степени совпадения фаз колебаний у ветвей и ствола. Температура в большей, а количество осадков — в меньшей степени влияют на начало и продолжительность этапов роста и не влияют на количество колебаний. Ритмы роста ствола и ветвей имеют значительное сходство и связаны с эндогенной (генетической и гормональной) системой регуляции развития апикальной меристемы. Их существование объясняется наличием в тканях апикальной меристемы значительных по количеству клеток групп, у которых циклы «деление — растяжение» синхронны.

Ключевые слова: *Abies sibirica*, морфогенез, апикальный рост ствола и ветвей, сезонная динамика, инфрадианные ритмы, скорость роста, влияние температуры и осадков

DOI: 10.31857/S0033994624040038, EDN: PRIN5T

Исследование ритмов роста является одним из перспективных подходов к изучению механизмов и закономерностей морфогенеза и развития растений. Наличие ритмов в процессе морфогенеза древесных растений было установлено преимущественно с помощью традиционных анатомо-морфологических методов [1, 2]. Выделяют следующие основные группы ритмических процессов: циркадные — суточные колебания скоростей фотосинтеза и дыхания; сезонно-годовые — изменения физиолого-морфологических и физиологических характеристик растений, вызванные последовательной сменой погодных-климатических условий в течение года в условиях умеренного кли-

мата [3–7]. К числу последних относятся широко применяемые в дендрохронологических исследованиях изменения характеристик радиального роста ствола [8–11].

Помимо перечисленных, у древесных растений в вегетационный период наблюдаются также инфрадианные ритмы. На их существование указывает периодичность в заложении листовых примордиев у нескольких видов дуба и формирование в течение одного вегетационного периода нескольких элементарных побегов у ряда древесных растений [12, 13]. Так, у сеянцев *Quercus robur* L. их наблюдалось три. S. Hermann с соавторами [14]

наблюдали у дуба эпизодический рост на разных фенофазах через каждые 28–38 дней и изучили его молекулярно-генетические механизмы. При этом, основываясь на результатах морфологических исследований, большинство авторов указывает на преимущественно эндогенную природу ритмичности роста побегов. Следует отметить, что ряд исследователей считает, что существует согласованность роста отдельных побегов и ветвей кроны, а также древесного растения в целом (включая корневую систему), механизмы которой до настоящего времени слабо изучены [13].

Известно также, что колебания скорости роста и развития апикальной меристемы существуют у побегов хвойных видов растений. Они наблюдались при изучении динамики апикального роста у *Pinus resinosa* Aiton [15], *Picea meyeri* Rehder [16] и *Picea abies* (L.) H. Karst. [17, 18]. В числе факторов, влияющих на скорость и динамику ростовых процессов, рассматриваются сезонность развития [19, 20], биоритмы [21], отношения между верхушечным и радиальным ростом [21–23], температура текущего и предыдущего сезонов [24], влияние фитогормонов [25–28]; температура, влага и фотопериод [29–31]. В результате цитолого-гистологических исследований зарегистрировано наличие циклов удвоения числа клеток в паренхиме апекса побегов боковых ветвей у *Picea abies* (5–6 циклов в течение сезона роста) [32]. При этом установлено, что скорость прохождения циклов изменяется и в начальный период роста зависит от температуры среды (увеличивается при повышении температуры).

Существование инфрадианных ритмов в виде колебаний скорости роста древесных растений было выявлено с помощью гармонического анализа при исследовании динамики апикального роста побегов трех видов ив, у которых периоды колебаний составляют несколько недель и могут отличаться в разные годы [33–36]. Непосредственно инфрадианные ритмы апикального роста побегов формирования и ветвления наблюдали у *Forsythia ovata* Nakai [37] и *Salix bullata* Späth [38] в виде затухающих по амплитуде и изменяющихся по продолжительности (около семи дней у *Forsythia ovata* и до 14 дней у *Salix bullata*) фаз колебаний скоростей (ускорений). Сезонная динамика роста у растений этих видов также различна по продолжительности (*Forsythia ovata* завершила апикальный рост в июле, а *Salix bullata* — в сентябре). Кроме того, рост побегов формирования у *Forsythia ovata* начинался

на три недели, а у *Salix bullata* — на одну неделю позже, чем побегов ветвления. Следует отметить, что форма кривых сезонной динамики роста у этих видов растений различались, однако у разных типов побегов одного вида была аналогична, из чего был сделан вывод о сходстве начинающихся в разное время процессов их образования. При этом у растений обоих видов было установлено наличие слабой связи колебаний скорости апикального роста с погодными условиями среды.

Несмотря на накопленные сведения о природе и молекулярно-генетических механизмах регуляции процесса развития апикальной меристемы побегов растений [39–41], динамика этих процессов во времени изучена недостаточно. В строении апикальной меристемы выделяют центральную, периферическую и подстилающую (rib) зоны [42–45]. Центральная зона включает медленно делящиеся плюрипотентные стволовые клетки. Клетки центральной зоны в процессе роста формируют периферическую зону, в которой клетки делятся быстрее [46–48] и в дальнейшем участвуют в образовании боковых органов, включая листовые примордии. У растений *Arabidopsis thaliana* в центральной зоне апикальной меристемы находятся медленно делящиеся инициали и их дочерние клетки, которые могут перемещаться в периферическую зону, где они дифференцируются, образуя зачаток органа примерно каждые 24 часа [49]. Проведенный в этой работе анализ распределения частот выявил широкий диапазон продолжительностей клеточного цикла (от 12–18 до 90–96 часов). Однако у большинства клеток время между делениями составляет 12–36 часов. Продолжительность клеточного цикла была короче в клетках, расположенных в периферической зоне, по сравнению с центральной зоной. Продолжительность цикла в центральной зоне составляла не менее 36–72 часов. В другой работе [50] максимальное увеличение числа и размеров клеток в апикальных меристемах арабидопсиса наблюдалось между 5-м и 7-м днем. Известно также, что относительная скорость растяжения клеток в корнях травянистых растений в 5–7 раз больше скорости их образования [2].

Анализ приведенных выше сведений указывает на принципиальное сходство основных механизмов развития апикальной меристемы у растений разных видов и позволяет предположить существование в апикальной меристеме групп клеток с согласованными клеточными циклами.

При этом факты одновременности начала и окончания роста побегов у растения, а также наличия чередований периодов увеличения и уменьшения скорости апикального роста побега указывают на высокую вероятность ритмичности прохождения этого этапа морфогенеза. На основании данных предположений при планировании нашего исследования были выдвинуты три рабочие гипотезы: 1) в сезонной динамике апикального роста ствола (АРст) и боковых ветвей (АРбв) деревьев пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. существуют колебания, соответствующие инфрадианным ритмам роста; 2) сезонная динамика АРст и АРбв дерева аналогична по ритмам роста, но имеет отличия, связанные с анатомическими особенностями и разными функциями этих частей дерева в процессах роста и морфогенеза; 3) квазиритмичность сезонной динамики АРст и АРбв древесных растений обусловлена преимущественно эндогенными факторами и слабо зависит от изменений температуры воздуха и количества осадков.

В связи с проверкой этих гипотез целью настоящей работы являлось исследование сезонных изменений количественных характеристик АРст и АРбв деревьев пихты сибирской. Задачи исследований включали: 1) на основании результатов измерений характеристик АРст и АРбв разных ярусов кроны деревьев пихты сибирской (I–II классов возраста) определить сезонную динамику скорости и ускорения роста в 2022 и 2023 гг.; 2) провести сравнительный анализ сходства сезонных динамик АРст и АРбв и установить наличие или отсутствие в них ритмических процессов, конкретизируя их особенности; 3) оценить связь сезонных динамик АРст и АРбв деревьев пихты сибирской с влиянием эндогенных и экзогенных (погодно-климатических) факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований были деревья пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. семенного происхождения, произрастающие в условиях умеренного затенения под пологом материнского насаждения на границе участка с коллекционными посадками растений рода *Abies* (дендрарий Ботанического сада УрО РАН). Изученные особи находятся в имматурном (полувзрослом) онтогенетическом состоянии (im_2) [51]. Их возраст на начало вегетационного периода 2022 г. составлял 14–24 года (средний — 16 лет). Диаметр деревьев у шейки

корня — 17–43 мм, высота — 80–203 см, а максимальный возраст хвои — 10–12 лет. В течение периода измерений побеги прошли четыре фенофазы: Пб1 — набухание вегетативных почек; Пб2 — распускание почек; Пб3 — начало роста побегов; Пб4 — окончание роста побегов [52, 53]. Начинали измерения в период завершения фенофазы Пб1, при этом фенофаза Пб2 протекает в среднем в течение 1–2 дней, после чего наступает Пб3.

В 2022 г. у 20 деревьев измеряли линейный рост главного осевого побега (ствола) текущего вегетационного периода. Завершение почечного роста и начало видимого роста побегов определяли визуально на основании морфологических признаков и регистрировали фотографированием. У восьми деревьев из этой выборки измеряли длину осевых побегов четырех боковых ветвей (терминальных побегов второго порядка), находящихся с разных сторон ствола в средней (центральной) части кроны. В 2023 г. у этих экземпляров дополнительно проводили измерения осевых побегов боковых ветвей, расположенных в верхней и нижней частях кроны, а также боковых побегов почечной коронки (ярус 0). В начале вегетационного сезона 2023 г. средний возраст измеряемых боковых ветвей составлял: верхний ярус (ярус 1) — 2 года, средний (ярус 2) — 7 лет, нижний (ярус 3) — 11 лет. Почечная коронка первой терминальной мутовки главного побега формируется в течение предыдущего вегетационного сезона и состоит из 2–3 боковых и одной центральной почек. Все измерения начинали в период, соответствующий фенофазе начала почечного роста в текущем году, по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова [54] с точностью ± 1 мм.

В 2022 г. измерения проводили с 12 мая по 27 июля с периодичностью один раз в неделю. Дополнительное измерение было проведено 16 августа. Всего было измерено 20 главных осевых побегов (стволов) и 32 осевых побега боковых ветвей (ярус 2). В 2023 г. Измерения проводились с 26 апреля по 15 июля (80 дней). В результате предварительного анализа данных 2022 г. было установлено наличие перегибов кривых скорости АРбв, которое указывает на возможность существования колебаний скорости с периодом, не совпадающим с продолжительностью интервалов между измерениями. С целью проверки данного предположения программа проведения измерений в 2023 г. была изменена, а также дополнительно проведены измерения ростовых характеристик у ветвей разных

частей кроны. Период наблюдений делился на три части: два периода роста, характеризующиеся относительно небольшими приростами (26.04–16.05 и 16.06–15.07 соответственно), в течение которых измерения проводили один раз в неделю, и период быстрого роста (16.05–16.06), когда приросты измеряли один раз в 3–4 дня. Всего в 2023 г. были измерены приросты у 19 осевых побегов ствола, а также у 17, 19, 28 и 23 осевых побегов боковых ветвей (ярусы 0–3 соответственно).

При анализе данных использовали сведения о температуре воздуха и количестве осадков в периоды наблюдений (табл. 1).

Данные обрабатывали статистическими методами в пакетах Microsoft Excel и Statsoft Statistica 8.0. На графиках приведена динамика средних величин прироста (скорости) и ускорения апикального роста со стандартными ошибками, соответствующими

кривые — стандартные сглаживающие кривые пакета Excel. Величину скорости и ускорения определяли независимо для каждого измерения, после чего проводили стандартную процедуру статистической обработки данных. По оси абсцисс на графиках обозначены номера дней с начала года. Влияние погодных условий на АРст и АРбв оценивали с помощью корреляционного и дисперсионного (ANOVA) анализов по среднему значению величины температуры и количества осадков за период времени между наблюдениями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 2022 г. начало почечного роста ветвей (фенофаза Пб2) зарегистрировано в период 131–138 дней года. Видимый рост побегов (фенофаза Пб3) начался на 138–145 день года, после завершения фазы почечного роста (рис. 1). Увеличение ско-

Таблица 1. Температура воздуха (средняя за неделю) и суммарное количество осадков (за неделю) в 2022 и 2023 гг. (Данные Метеостанции Екатеринбурга, <https://rp5.ru/Погода> в Екатеринбурге [55])

Table 1. Air temperature (weekly average) and total precipitation (weekly average) in 2022 and 2023. (Yekaterinburg Meteorological Station data, website <https://rp5.ru> [55])

2022 г.				2023 г.			
День года Day of the year	Дата Date	Средняя температура, °C Average t, °C	Сумма осад., мм Total precipitation, mm	День года Day of the year	Дата Date	Средняя температура, °C Average t, °C	Сумма осад., мм Total precipitation, mm
123	03.05.22	9.3	1.8	123	03.05.23	12.5	1.0
128	08.05.22	9.6	17.4	130	10.05.23	12.9	0.0
132	12.05.22	11	21.9	136	16.05.23	12.0	0.0
139	19.05.22	11.9	11	139	19.05.23	14.4	0.0
145	25.05.22	8.9	31.5	143	23.05.23	18.7	0.0
153	02.06.22	14.9	8.3	146	26.05.23	22.9	0.0
160	09.06.22	14.4	16.9	150	30.05.23	24.2	0.0
167	16.06.22	16.1	23	153	02.06.23	24.6	0.0
173	22.06.22	18.2	37.6	157	06.06.23	22.2	10.5
181	30.06.22	13.6	8.4	160	09.06.23	13.0	20
188	07.07.22	15.3	5.1	164	13.06.23	13.4	3.3
195	14.07.22	24.8	2.2	167	16.06.23	19.3	0.0
202	21.07.22	22.2	2	174	23.06.23	11.2	17.6
208	27.07.22	21.5	2.4	181	30.06.23	16.8	9.3
228	16.08.22	19.5	0	188	07.07.23	24	5.0
				196	15.07.23	23.6	17.3
				203	22.07.23	17.6	45.8
				210	29.07.23	21.2	0.0
				217	05.08.23	22.1	23.1
				224	12.08.23	19.4	10.8
				228	16.08.23	21.6	0.0

рости АРбв наблюдалось в период 145–153 день, при этом скорость роста быстро возросла и достигла максимальной величины в сезоне. В период 153–160 дней эти значения скорости сохраняются. На пятой неделе измерений (160–167 день) наблюдались достоверное снижение скорости роста и последующая ее стабилизация на шестой неделе (167–173 день). В течение седьмой недели измерений (июнь, 173–181 день) произошло снижение величин приростов, за которым последовало временное (181–188 день) их увеличение. Окончательное прекращение АРбв наблюдалось в период (188–195 день). Таким образом, общая продолжительность АРбв составила семь недель.

Анализ сезонной динамики ускорений АРбв (рис. 2) показал, что на этапе 1 их величины в сравнении с почечным ростом не изменялись, а в период 145 – 153 дней возросли и достигли максимальных для сезона величин. На протяжении следующих 14 дней ускорение последовательно уменьшается и становится отрицательным в период 160 – 167 дней. Начиная с шестой недели наблюдений (167–173 день) ускорение совершает ряд колебаний (наблюдается 2 максимума). Их окончание происходит на 202 день.

Величина ускорения АРст начинает увеличиваться на 145–153 день (рис. 2). В течение недели (153–160 день) она сохраняется на до-

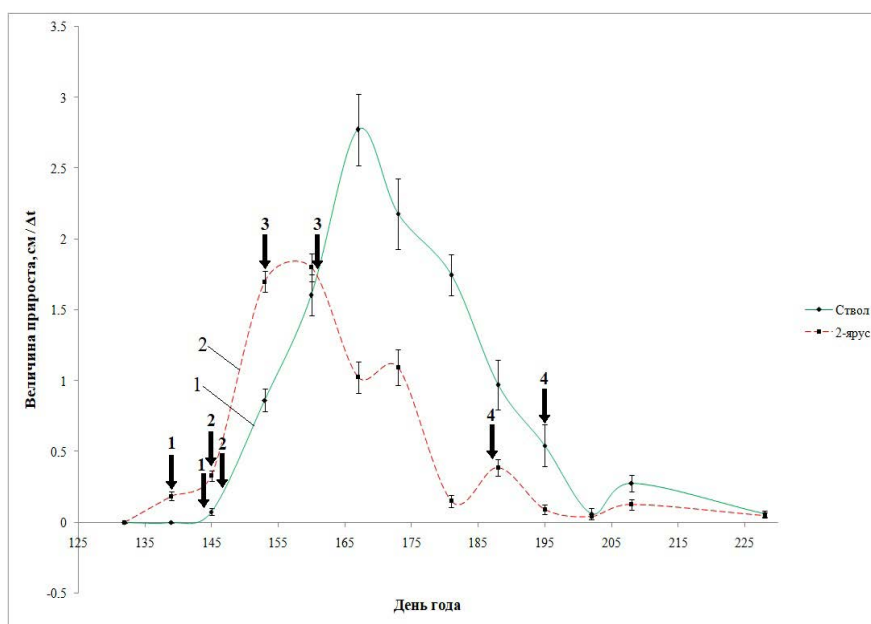


Рис. 1. Сезонная динамика еженедельных приростов (скорости роста) ствола (1) и боковых ветвей (2) *Abies sibirica* в 2022 г. По горизонтали – день года; по вертикали – величина прироста, см/Δt. Стрелками указаны точки начала 1–4 этапов роста, описанных в тексте.

Fig. 1. Seasonal dynamics of weekly measured apical growth rates of stem (1) and lateral branches (2) in 2022.

X-axis – day of year; y-axis – growth rate, cm/Δt. Arrows indicate the starting points of growth stages 1–4, described in the text.

АРст начался на одну неделю позже, чем АРбв (145–153 день). На протяжении трех недель скорость АРст увеличивалась (рис. 1). На 167 день был достигнут абсолютный максимум значений в сезоне. После этого значения скорости роста снижались вплоть до его полного прекращения на 208 день. На графике сезонной динамики скорости АРст наблюдаются два перегиба (замедления роста), первый – на второй неделе, а второй – на пятой. Общая продолжительность АРст составила 8 недель.

стигнутым уровне. С 160 по 167 день наблюдалось дополнительное увеличение, в результате которого максимум значений ускорения АРст пришелся на пятую неделю (160–167 день). В течение шестой недели (167–173 день) произошло резкое снижение величины ускорения до отрицательных значений и в течение последующего времени наблюдений она остается в отрицательной области вплоть до прекращения АРст (208 день).

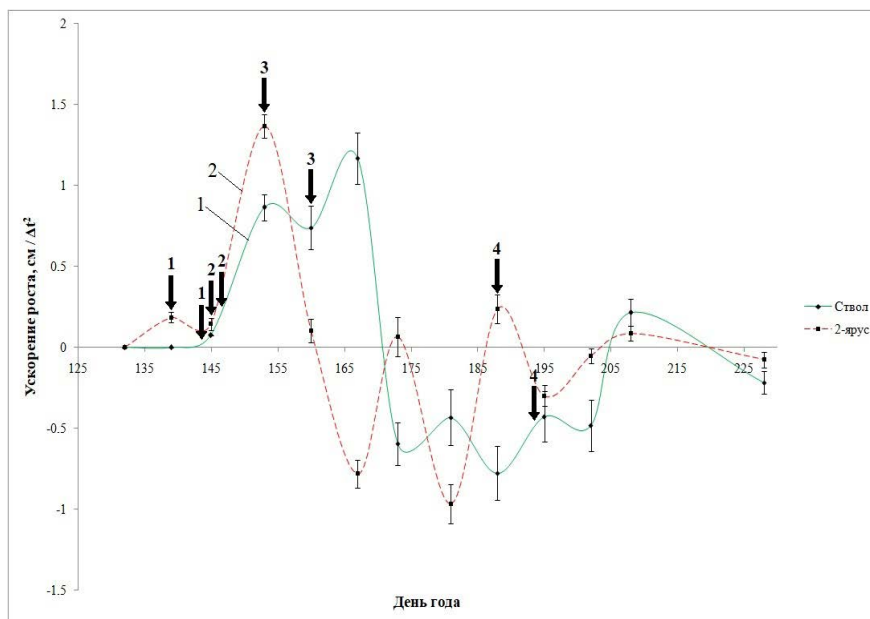


Рис. 2. Сезонная динамика ускорения апикального роста ствола (1) и боковых ветвей (2) *Abies sibirica* в 2022 г. По горизонтали — день года; по вертикали — ускорение роста, см/Δt². Стрелками указаны точки начала 1–4 этапов роста, описанных в тексте.

Fig. 2. Seasonal dynamics of apical growth accelerations of stem (1) and lateral branches (2) in 2022. X-axis — day of year; y-axis — growth acceleration, cm/Δt². Arrows indicate the starting points of growth stages 1–4, described in the text.

При визуальном наблюдении за состоянием почек в 2022 г. стадия набухания почек ствола не наблюдалась. По-видимому, набухание произошло в течение нескольких дней первой недели начала видимого роста. При этом АРбв начался на одну неделю раньше АРст, что указывает на более поздний выход из покоя терминальной почки ствола. АРбв начинается раньше АРст и достигает максимума в период замедления АРст на третьей неделе. В дальнейшем АРст достигает максимума в период снижения АРбв. Таким образом, в описанный период и далее изменения скорости АРст и АРбв имеют вид колебаний, совершаемых в противофазе. В 2022 г. АРст начался на 149 день, а закончился — на 198 день. АРбв начался и закончился на одну неделю раньше, чем АРст, при этом их продолжительность была одинаковой и составляла 49 дней.

В 2023 г. АРст начался на 133 день года (рис. 3). Его скорость возрастала в течение 14 дней (первый максимум на кривой сезонной динамики), после чего в течение трех дней снизилась и вновь возросла через 4 дня до величины, близкой к максимальной. В дальнейшем она уменьшилась на протяжении недели и сохраняла относительно небольшие значения в течение трех недель, а через две недели (на 195 день) АРст прекратился. Таким образом, кривая сезонной динамики скорости

АРст содержит экстремумы и перегибы, и имеет вид колебаний с продолжительностью отдельных фаз от трех дней до двух недель.

На кривой сезонной динамики ускорения АРст (рис. 5) наблюдается четыре достоверных максимума. В начальный период роста (первые два максимума на этапе 2) и в последующий, когда наблюдался третий максимум (этап 3), продолжительность фаз колебаний составляла три — семь дней. В дальнейшем она увеличилась.

В 2023 г. АРбв на всех ярусах кроны начался после завершения почечного роста на 127 день года (рис. 3, 4). Увеличение скорости АРбв началось на одну неделю раньше и происходило дольше, чем АРст. Максимумы скорости АРбв наблюдались одновременно с первым максимумом АРст на 150 день. При этом динамика скорости АРбв отдельных ярусов кроны отличалась уже в начальный период. Наибольшая скорость, превышающая или равная скорости АРст, наблюдалась на ярусе 0. В ярусах 1–3 зарегистрировано последовательное уменьшение скорости роста боковых ветвей на протяжении всего периода роста. АРбв на ярусах 1–3 прекратился на 167 день, а на ярусе 0 — позднее (одновременно с АРст). После достижения максимальных значений скорости АРбв в течение одной недели (152–160 день) снижались.

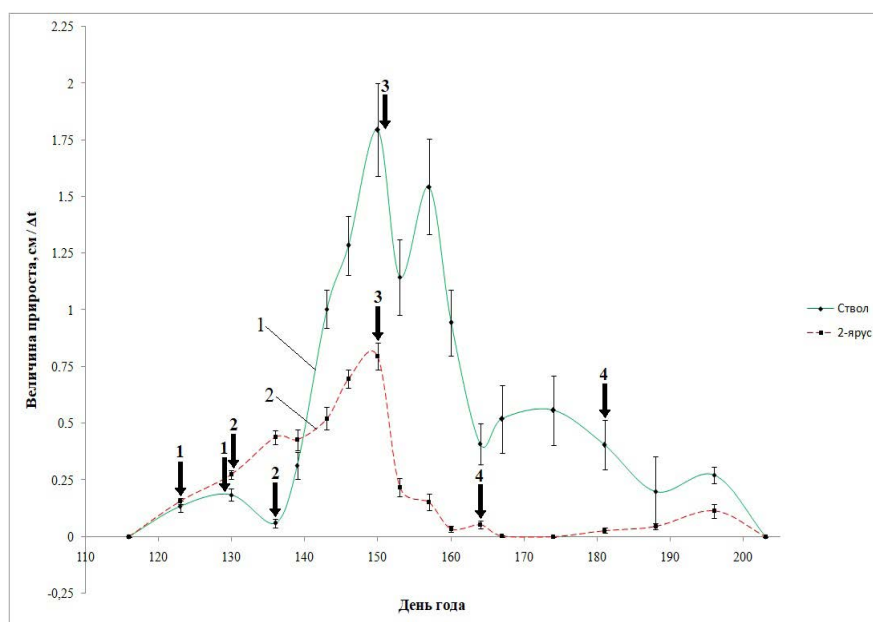


Рис. 3. Сезонная динамика еженедельных приростов (скорости роста) ствола (1) и боковых ветвей 2-го яруса кроны (2) *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — величина прироста, см/Δt. Стрелками указаны точки начала 1–4 этапов роста, описанных в тексте.

Fig.3. Seasonal dynamics of apical growth rates of stem (1) and lateral branches (2) at the crown level 2 in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth rate, cm/Δt. Arrows indicate the starting points of growth stages 1–4, described in the text.

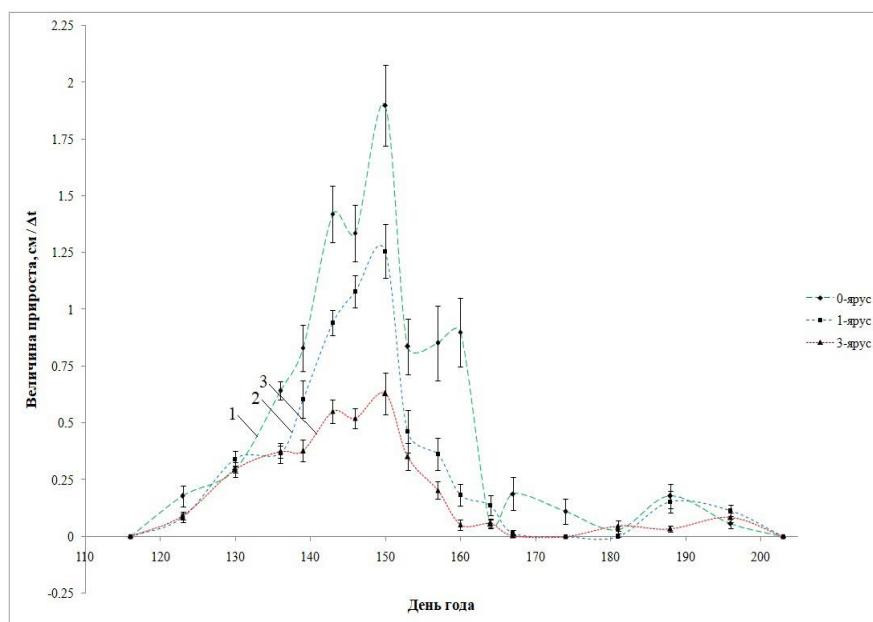


Рис. 4. Сезонная динамика еженедельных приростов (скорости роста) боковых ветвей 0-го (обозначено 1), 1-го (2) и 3-го (3) ярусов кроны *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — величина прироста, см/Δt.

Fig. 4. Seasonal dynamics of apical growth rates of lateral branches at crown levels 0 (marked as 1), 1 (2) and 3 (3) in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth rate, cm/Δt.

На всех графиках сезонной динамики ускорения АРбв разных ярусов кроны наблюдаются колебания (рис. 5). На ярусе 0 положения четырех основных максимумов АРбв совпадают по срокам наблюдений с максимумами АРст, но в начале роста существует дополнительный максимум (на 136 день года). Экстремумы кривых ускорений в начальный период АРбв (два последовательных максимума и три минимума) на остальных ярусах кроны синхронны экстремумам ускорения АРст вплоть до 153 дня, после чего достоверных колебаний не наблюдалось до завершения роста. Таким образом, в 2023 г. АРст начался, по сравнению с 2022 г., примерно на две недели раньше (на 133 день года) и закончился на 192 день. АРбв, как и в 2022 г., начался на неделю раньше АРст (на 127 день) и закончился на 167 день. Продолжительность АРст в 2023 г. составила около 65 дней, а АРбв — 40 дней.

Сравнение результатов изучения сезонной динамики скорости и ускорения АРст и АРбв в 2022 г. и 2023 г. (АРбв только побегов яруса 2) позволяет выделить в период прохождения этих фаз четыре этапа (рис. 1, 3): 1 — предварительный рост (скорость низкая, близкая к скорости завершения почечного роста); 2 — интенсивный рост (скорость быстро увеличивается, в динамике ускорений

АРст и АРбв наблюдаются синфазные колебания); 3 — дополнительный рост (средняя скорость снижается, в динамике ускорений АРст и АРбв наблюдаются происходящие в противофазе колебания); 4 — окончание роста (скорость продолжает уменьшаться до нуля, колебания не достоверны). Описанная последовательность событий отражает основные закономерности сезонных изменений ростовой активности апикальной меристемы, совпадающие у ствола и боковых ветвей.

Между динамикой скорости роста в 2022 г. и 2023 г. существуют признаки сходства и различия. Признаки сходства: 1) в динамиках выделяются 4 этапа роста; 2) АРст начинается на одну неделю позже, чем АРбв; 3) скорость АРст на этапе 2 превышает скорость АРбв, и это соотношение сохраняется на этапе 3; 4) на этапе 2 наблюдается перегиб кривой АРст; 5) на этапе 3 наблюдаются слабо выраженные перегибы кривой АРбв. Признаки отличия динамик: 1) в 2023 г. начало и окончание роста ствола и ветвей происходят раньше, чем в 2022 г.; 2) в 2023 г. уменьшение приростов и прекращение роста боковых ветвей наступает раньше и происходит быстрее, чем соответствующие изменения роста ствола; 3) в 2023 г. на этапе 3 на кривых скорости АРбв не наблюдается перегиба, указывающего на временную стабилизацию.

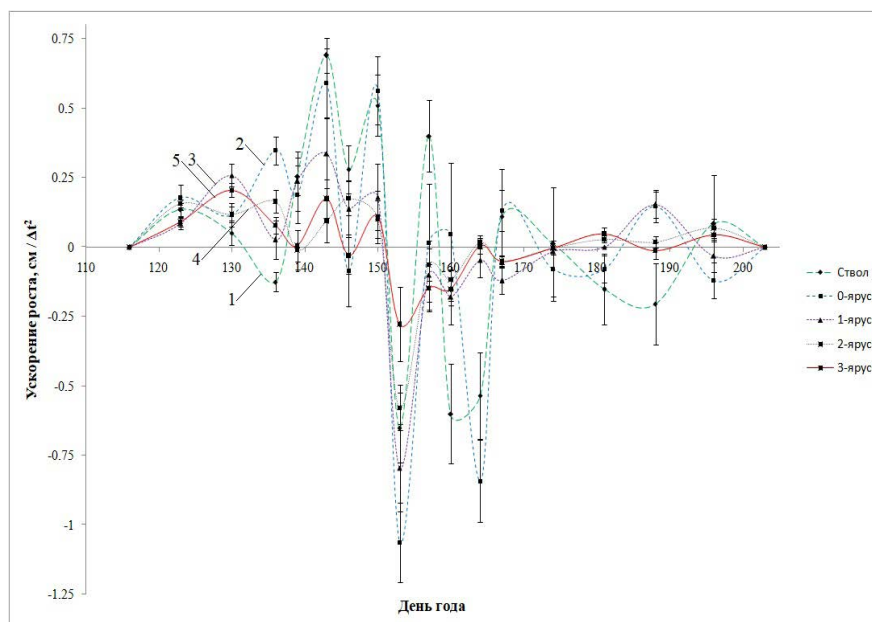


Рис. 5. Сезонная динамика ускорения апикального роста ствола (1) и боковых ветвей 0-го (2), 1-го (3), 2-го (4) и 3-го (5) ярусов кроны *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — ускорение роста, см/Δt².

Fig. 5. Seasonal dynamics of stem (1) and lateral branches apical growth acceleration at different crown levels (crown levels 0–3 are marked as 2–5, respectively) in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth acceleration, cm/Δt².

В ходе изучения отличий сезонной динамики скорости и ускорения АРБв разных ярусов кроны был проведен кластерный анализ по методу Уорда. С его помощью было установлено, что на ярусе 2 по характеру сезонной динамики боковые ветви можно разделить на две группы. Наиболее явные отличия между группами наблюдаются в сезонной динамике ускорения роста. Из числа изученных объектов в группу 1 попали побеги с 12 ветвей, а в группу 2 — с 16. Колебания ускорения АРБв группы 2 происходили синфазно с колебаниями ускорения АРст, а у группы 1 — в противофазе (рис. 6). Так, на 2-м этапе роста наблюдается два максимума кривой АРст, между которыми в группе 1 боковых ветвей существует один максимум апикального роста, а в группе 2 наблюдаются два максимума, которые совпадают по срокам наблюдения с максимумами АРст.

данных следует, что на всех ярусах ниже яруса 0 ветви с динамикой АРБв, синфазной АРст более многочисленны, чем с противофазной. При этом более существенные отличия наблюдаются в форме кривых, описывающих сезонную динамику АРст и АРБв, по сравнению с кривыми АРБв разных ярусов кроны.

Изучение влияния погодных факторов на рост апикальной меристемы выявил следующее. Корреляционный анализ данных показал, что в 2022 г. коэффициенты корреляции скорости АРст и АРБв с температурой воздуха ниже либо недостоверны, а с суммой осадков — выше, чем в 2023 г. (табл. 2). Динамика средних за неделю значений температуры и количества осадков в 2022 г. и 2023 г. (табл. 1) в период с апреля до середины июня значительно различались. В 2022 г. рост ствола и ветвей происходил на фоне более низких, по сравнению с 2023 г., температур. Дальнейшее их повышение

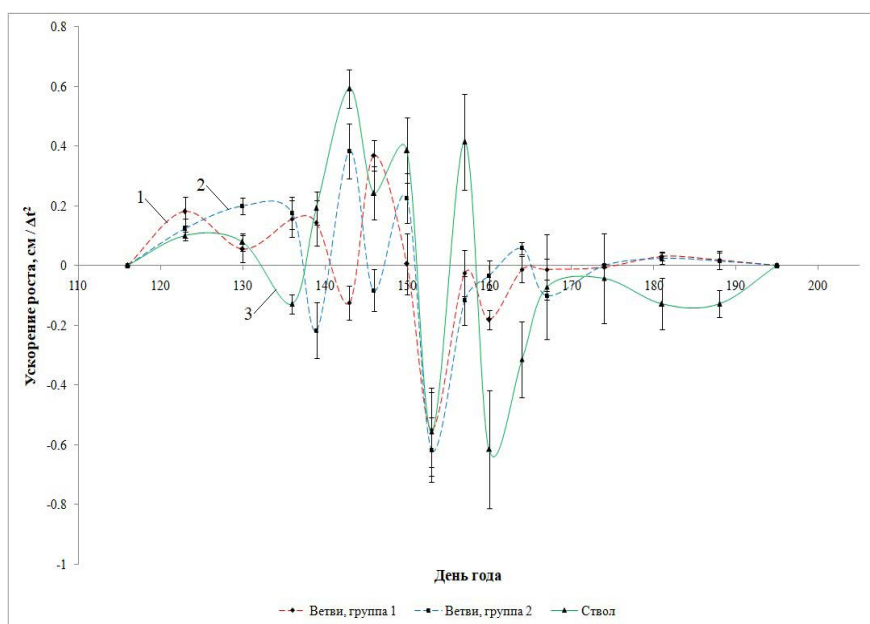


Рис. 6. Сезонная динамика ускорения апикального роста двух групп боковых ветвей 2-го яруса кроны (1, 2) и ствола (3) *Abies sibirica* в 2023 г. По горизонтали — день года; по вертикали — ускорение роста, см/Δt².

Fig. 6. Seasonal dynamics of apical growth acceleration of stem (3) and two groups of lateral branches (1, 2) at the crown level 2 in 2023. X-axis — day of year; y-axis — growth acceleration, cm/Δt².

Изучение характеристик АРБв у двух групп побегов ярусов 1 и 3 дало аналогичные результаты. При этом на ярусе 0 соответствующие группы не выделяются. На ярусе 1 количество ветвей в первой группе составило 9, во второй — 11. На ярусе 2 количество ветвей в соответствующих группах было 12 и 16, а на ярусе 3—11 и 16. Из сопоставления этих

совпало по времени с периодом торможения ростовых процессов (этапы 3 и 4), а осадки при этом стабильно выпадали до середины июля. В 2023 г. повышение температур произошло раньше, чем в 2022 г., и по времени совпало с периодом интенсивного роста (этап 2), однако в этот период (май 2023 г.) осадки практически отсутствовали.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между величинами скорости АРст и АРбв деревьев пихты сибирской и погодными факторами в 2022 и 2023 гг.**Table 2.** Correlation coefficients between the growth rate values of the stem and lateral branches of Siberian fir and weather factors in 2022 and 2023

Год Year	Показатель Indicator	Температура Temperature	Сумма осадков Total precipitation
2022	Приросты ствола Stem growth	-0.050	0.382**
	Приросты ветвей Lateral branches growth	-0.158*	0.314**
2023	Приросты ствола Stem growth	0.572**	0.132*
	Приросты ветвей Lateral branches growth	0.414**	-0.260**

Примечание. Уровень значимости: * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$.
 Note. * — significance level $p < 0.05$, ** — significance level $p < 0.01$.

Анализ влияния погодных факторов на скорость АРст и АРбв яруса 2 кроны деревьев пихты сибирской с помощью ANOVA (табл. 3) показал, что влияние фактора температуры на АРст статистически значимо как в 2022 г. ($F = 39.4$; $p < 0.01$), так и в 2023 г. ($F = 35.04$; $p < 0.01$). Влияние фактора осадков значимо в 2022 г. ($F = 14.0$; $p < 0.00001$) и в 2023 г. ($F = 6.47$; $p = 0.0018$). Величины критерия различаются по годам почти в 2 раза. При этом влияние температуры в 2022 и 2023 гг. на АРбв также значимо ($F = 40.61$; $p < 0.01$ и $F = 14.32$; $p < 0.00001$ соответственно), но величины критерия различаются по годам почти в 3 раза. Влияние осадков на АРбв в 2022 г. и 2023 г. значимо ($F = 13.06$; $p < 0.00001$ и ($F = 8.05$; $p < 0.0004$ соответственно) и величины критерия F различаются по годам почти в 2 раза. Таким образом, влияние фактора осадков выражено в целом слабее, чем фактора температуры.

Сопоставление степени влияния факторов температуры воздуха и количества осадков на скорость АРст и АРбв (табл. 4) показало, что в 2022 г. оно было больше, чем в 2023 г. При этом влияние температуры на АРст и АРбв в несколько раз больше, чем осадков.

Следует отметить, что сопоставление экстремумов и перегибов на графиках сезонной динамики скорости и ускорения АРст и АРбв на этапах 2 и 3 с изменениями средних за соответствующий период величин температуры воздуха и количества осадков в 2022 и 2023 гг. не выявило наличия прямой связи между ними.

Важным различием сезонной динамики роста ствола и ветвей является более раннее (на одну неделю) начало АРбв по сравнению с АРст. В начале видимого роста (этап 1) скорости АРбв минимальны. В 2022 г. в динамике АРст фаза почечного роста не наблюдалась, а на этапе 1 скорость АРст была незначительной. В 2023 г. почечный рост в динамике АРст зафиксирован, а на этапе 1 скорость АРст была низкой. Эти факты позволяют предположить, что этап 1 АРст и АРбв соответствует первой стадии видимого роста, характеризующейся интенсивными клеточными делениями в центральной паренхиме и относительно небольшим удлинением побега, как это было выявлено у *Picea abies* и *Pseudotsuga menziesii* [32, 56]. В этих работах указывается также на прямую связь скорости роста побега и деления клеток паренхимы, а также на зависимость этих процессов на начальных этапах роста побега от температуры среды. В 2023 г. в начале этапа 2 АРбв обгоняет по скорости АРст, а в конце этапа 2 — отстает от него. На дальнейших этапах роста АРст обгоняет АРбв, по-видимому, за счет усиления притока ресурсов в терминальный побег ствола. Кроме того, более раннее начало роста ветвей позволяет задержать начало известного явления апикального доминирования в стволе, связанного с появлением градиентов ауксинов в тканях и органах растений после активации роста [57]. Этот процесс объясняет также уменьшение скорости АРбв в кроне, наблюдаемое при удалении от вершины (рис. 3, 4)

Таблица 3. Результаты оценки влияния погодных факторов на скорость роста ствола и ветвей деревьев пихты сибирской в 2022 и 2023 гг.

Table 3. Assessment of the weather factors influence on the growth rate of stem and lateral branches of Siberian fir in 2022 and 2023

Год Year	Погодный фактор Weather factor	Эффект Effect	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
2022	Ствол/Stem				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	26.7	39.40	< 0.01
		Случайная ошибка Random error	0.68		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	13.8	14.00	< 0.00001
		Случайная ошибка Random error	0.98		
	Ветви/ Lateral branches				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	14.2	40.61	< 0.01
		Случайная ошибка Random error	0.35		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	6.23	13.06	< 0.00001
		Случайная ошибка Random error	0.48		
2023	Ствол/Stem				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	14.14	35.04	< 0.01
		Случайная ошибка Random error	0.40		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	3.82	6.47	0.0018
		Случайная ошибка Random error	0.59		
	Ветви/ Lateral branches				
	Температура Temperature	Влияние фактора Effect of the factor	1.66	14.32	< 0.00001
		Случайная ошибка Random error	0.116		
	Осадки Precipitation	Влияние фактора Effect of the factor	1.048	8.050	0.0004
		Случайная ошибка Random error	0.13		

Примечание. *MS* – средняя дисперсия межгрупповая и внутригрупповая; *F* – критерий Фишера; *p* – уровень значимости
Note. *MS* – average intergroup and intragroup variance; *F* – Fisher criterion; *p* – significance level

Дальнейший анализ полученных результатов предполагает попытку объяснения биологических механизмов, обуславливающих обнаруженные закономерности. С точки зрения авторов пред-

ставляет интерес установление взаимосвязи процессов, определяемых морфометрическими показателями (измерения на уровне органов), с процессами на клеточном и тканевом уровне,

Таблица 4. Результаты оценки степени влияния факторов температуры воздуха и количества осадков на скорость апикального роста ствола и ветвей деревьев пихты сибирской в 2022 и 2023 гг.**Table 4.** Estimation of the share of air temperature and precipitation factors impact on the rate of apical growth of stem and lateral branches of Siberian fir trees in 2022 and 2023

Год Year	Доля влияния фактора, % Effect of the factor, %	
2022	Ствол/Stem	
	Температура Temperature	42.8
	Осадки Precipitation	16.5
	Ветви/ Lateral branches	
2023	Температура Temperature	35.4
	Осадки Precipitation	11.6
	Ствол/Stem	
	Температура Temperature	35.4
2023	Осадки Precipitation	4.8
	Ветви/ Lateral branches	
	Температура Temperature	16.4
	Осадки Precipitation	5.2

что позволит объяснить наблюдаемую динамику роста. Связующим звеном может служить совпадение темпоральных характеристик процессов, наблюдаемых на различных уровнях изучаемой биологической системы (клетка; ткань; орган). При анализе сезонной динамики АРст и АРбв использовали следующее предположение. В клеточном цикле участвующих в росте побега стволовых клеток паренхимы апикальной меристемы выделяются два основных процесса — деление и последующее их растяжение. Увеличение размеров побега является результатом растяжения клеток [58]. Следующее деление участвующих в росте побега клеток происходит после завершения необходимого этапа подготовки. Клеточные циклы у отдельных групп клеток не синхронны. В зависимости от положения в периферической зоне апикальной меристемы побега часть клеток после деления начинает дифференцироваться, а другая проходит фазу деления. Рост побега начинается после поступления соответствующего сигнала в организационный центр апикальной меристемы [39,59], после чего в него включаются группы клеток периферической зоны, имеющие меньшие продолжительности клеточных циклов, чем у клеток организационного центра [40, 41, 60]. Увеличение скорости наблюдаемого роста побега связано с доминированием процессов растяжения клеток апикальной меристемы, а ее замедление — с фазой деления. Повторения циклов «деление—растяжение» приводят к чередованию

этапов ускорения и замедления скорости роста, проявляющемуся в виде экстремумов или перегибов на кривой скорости апикального роста. Дифференциация отдельных групп клеток и гистогенез в апикальной меристеме являются дополнительными (модифицирующими) факторами, влияющими на ростовые характеристики. Последовательность прохождения отдельных этапов роста и количество этих фаз, по-видимому, находятся под контролем генома. При этом между скоростями роста побега и деления клеток паренхимы существует прямая связь [32, 56].

Инфраниантные колебания скоростей (квазиритмичность ускорений) определяются изменениями количества групп клеток, в которых доминируют процессы деления, относительно количества групп клеток с доминирующими процессами растяжения. Соответствующие количества групп и их вклад в интегральный рост побега зависят от длительности фазы деления клеток и скорости растяжения. Процессы деления, растяжения и дифференциации клеток регулируются локальной концентрацией фитогормонов (цитокинин, ауксин), ассимилятов, воды и других веществ, соотношения которых определяют как количество делящихся клеток, так и скорость растяжения/дифференциации. Специфические характеристики группы клеток (с точки зрения ее «вклада» в интегральный рост) — это количество делящихся в определенный интервал времени клеток и длительность фазы деления клетки. Между

ними существует взаимосвязь: длительность фазы деления — количество клеток, делящихся в фиксированный интервал времени.

Приведенное выше предположение позволяет рассматривать нелинейные участки сезонной динамики скорости апикального роста (колебания и перегибы на кривых) в качестве информации о доминирующих в отдельные периоды роста процессах. При рассмотрении сезонной динамики скорости апикального роста побега необходимо учитывать, что на интегральную динамику роста накладываются различия клеточных циклов разных групп клеток. Этап 2 видимого роста побега (интенсивный рост) связан с растяжением совокупности разделившихся ранее в ходе завершения почечного роста и этапа 1 (предварительный рост) клеток апикальной меристемы. Он наступает после достижения определенной длины светового дня и необходимых температурных условий среды. Наличие максимумов и перегибов на кривых сезонной динамики АРст и АРбв и отсутствие полных остановок роста связано с тем, что согласованное чередование фаз делений и растяжений происходит у значительной по количеству группы клеток апикальной меристемы. При этом клеточные циклы остальных клеток менее согласованы с ростом данной группы в связи с процессами дифференциации. Еще одним фактором, влияющим на форму кривых сезонной динамики АРст и АРбв, является индивидуальная изменчивость объектов. Так, у отдельных деревьев и ветвей максимумы и минимумы наблюдаются в более явной форме, чем после усреднения в ходе статистической обработки данных по выборке объектов в целом.

В соответствии с ранее высказанным предположением, количество максимумов на кривой ускорений АРст и АРбв характеризует количество определяющих рост побега в целом циклов «деление—растяжение» клеток, и их продолжительность может быть определена. В течение обеспечивающих за сезон вегетации основных приросты этапов 2 и 3 у АРст наблюдалось четыре цикла, а у АРбв — пять. С учетом длительности этих этапов средний период одного цикла составляет около 8 суток у АРст и 9 суток — у АРбв. Близость полученных оценок позволяет предположить, что в течение периода роста количество клеточных циклов стволовых клеток в апикальной меристеме ствола и боковых ветвей примерно одинаково и регулируется аналогичными эндогенными программами роста. Следует отметить, что установленные количества

циклов «деление—растяжение» и величины их продолжительности соответствуют характеристикам циклов удвоения числа клеток средней части паренхимы в процессе развития апикальной меристемы побегов *Picea abies* [32]. Как следует из приведенных в таблице 1 этой работы данных, за период 17.04—16.06 (61 день) общее число циклов удвоения клеток составило 5.637, а средняя продолжительность одного цикла — 10.82 дня.

Количество колебаний скорости АРст на этапе 2 меньше, чем скорости АРбв, что объясняется, по-видимому, запрограммированным более ранним началом АРбв. В дальнейшем отставание АРст по срокам начала от АРбв компенсируется увеличением его скорости на этапах 2 и 3. На существование механизма регуляции прохождения отдельных этапов АРст и АРбв указывает также факт наличия на этапе 2 роста происходящих в противофазе колебаний скорости роста ствола и ветвей группы 1 (рис. 6). При этом у наибольшей по численности группы 2 ветвей на всех ярусах колебания ускорений апикального роста синхронны ускорениям АРст. Установленный эффект двух групп ветвей с разной сезонной динамикой апикального роста может быть объяснен перераспределением потоков веществ между разными ветвями одного яруса кроны (а также между ветвями и стволом), которое с необходимостью возникает в условиях дефицита ростовых ресурсов, вызванного низкой освещенностью под пологом.

Основная динамическая составляющая программы развития апикальной меристемы включает: рост побега на этапе 1, на котором образуются клетки, дополнительные к уже сформированным в фазе почечного роста, а также последующий быстрый рост (этапы 2 и 3), имеющий колебательный характер. При этом колебания возникают за счет синхронности циклов "деление—растяжения" значительных по количеству групп стволовых клеток. После этого наступает прекращение роста (этап 4), на котором скорость роста (увеличения объема) функционально и морфологически разных групп клеток апикальной меристемы последовательно уменьшается до полной остановки пролиферации. Наиболее явно выраженные колебания (ритмичность) АРст и АРбв наблюдаются на этапах 2 и 3. При этом АРст имеет, по-видимому, преимущества в обеспечении ресурсами перед АРбв. На существование эндогенной (генетической и гормональной) регуляции ритмичности развития

апикальной меристемы указывают следующие факты: продолжительность этапов 2 и 3 АРст и АРбв одинакова; этап 2 динамики АРст начинается, а этап 3 заканчивается на одну неделю позже, чем соответствующие этапы АРбв; завершение роста происходит в середине лета до наступления неблагоприятных для роста условий среды; количество колебаний скорости роста АРст и АРбв на этапах 2 и 3 и их продолжительность одинаковы в разные годы. Таким образом, приведенные выше результаты анализа данных подтверждают выдвинутые рабочие гипотезы: 1 — наличие колебаний в сезонной динамике АРст и АРбв деревьев пихты сибирской, соответствующих инфрадианным ритмам роста и 2 — сезонная динамика АРст и АРбв дерева аналогична по ритмам роста, но имеет различия, связанные с анатомическими особенностями и разными функциями этих частей дерева в процессах роста и морфогенеза.

Анализ влияния метеоусловий на характеристики АРст и АРбв в течение двух лет показал следующее:

1. Погодные условия вегетационных периодов сравниваемых двух лет существенно различались. Весна и начало лета 2023 г. были более жаркими и сухими, что привело к более раннему началу вегетации и окончанию АРбв, а поздние осадки продлили продолжительность АРст. В 2022 г. сухая и жаркая погода наступила во второй половине лета и продолжалась позднее. Более высокая (в сравнении с 2023 г.) скорость АРбв в 2022 г. на этапе 3 объясняется, по-видимому, достаточным количеством влаги. В 2023 г. осадки выпали позднее, чем в 2022 г., в результате чего АРбв прекратился раньше АРст, имеющего приоритеты в обеспечении водой и другими ростовыми ресурсами.

2. Особенности погоды обусловили существенное различие результатов анализа связи погодных условий с характеристиками апикального роста в разные годы исследований. Величины коэффициентов корреляции варьируют в широком диапазоне и в отдельных случаях изменяют знак.

3. Более существенное, по сравнению с 2023 г., влияние факторов погоды в 2022 г. (табл. 4) объясняется низкими температурами и обильными осадками в период активного роста побегов в этом году.

4. Преобладание доли влияния фактора температуры на апикальный рост в течение двух лет, а также различия сроков начала и окончания АРст и АРбв

в 2022 г. и 2023 г. указывают на более значимое, по сравнению с осадками, влияние температуры среды.

Приведенные результаты анализа позволяют заключить, что рабочая гипотеза 3 — ритмичность сезонной динамики АРст и АРбв древесных растений обусловлена преимущественно эндогенными факторами и слабо зависит от изменений температуры воздуха и количества осадков, подтверждена частично. При этом температура оказывает значительное влияние на сроки начала и завершения роста и частичное — на скорость АРст и АРбв.

Установленные особенности сезонной динамики АРст и АРбв деревьев пихты сибирской, по-видимому, сформировались в процессе естественного отбора. Они возникли в результате прохождения молодыми деревьями ранних стадий роста и развития в условиях низкой освещенности под пологом леса. При этом относительно замедленный рост ствола (задержка начала АРст) и формирование развитой кроны за счет регуляции распределения ростовых ресурсов у молодых деревьев обеспечивает им конкурентные преимущества по сравнению с ускоренным вертикальным ростом других видов хвойных (например, сосны обыкновенной), обеспечивает их выживание и в конечном итоге дает возможность образовывать разновозрастной древостой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В сезонной динамике апикального роста терминальных побегов ствола и боковых ветвей молодых (1 и 2 класса возраста) деревьев пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb., произрастающих под пологом древостоя, существуют четыре этапа роста: предварительный, интенсивный, дополнительный и завершающий. Продолжительность каждого этапа составляет 2–3 недели.

2. Изменение скорости АРст и АРбв на этапах интенсивного и дополнительного роста происходит квазиритмично. Среднее количество наблюдаемых за период вегетации колебаний на этапах интенсивного и дополнительного роста составляет 4 — у ствола и 4–5 — у ветвей. Средний период колебаний составляет 8–9 суток, что соответствует инфрадианным ритмам. Амплитуды отдельных колебаний на протяжении вегетационного периода уменьшаются.

3. Сезонная динамика АРст и АРбв разных ярусов кроны имеют, наряду с общими закономерностями, ряд отличий. Видимый рост ствола начина-

ется на одну неделю позже, чем боковых ветвей, и на этапе интенсивного роста обгоняет его по скорости. На этапах дополнительного и завершающего роста скорость АРст выше, чем АРбв, при этом АРбв прекращается раньше при неблагоприятных погодных условиях. Различия форм кривых сезонной динамики АРст и АРбв увеличиваются с возрастом ветвей (при удалении от верхнего яруса кроны) за счет уменьшения скорости АРбв.

4. Побег боковых ветвей одного яруса кроны пихты сибирской можно разделить на две группы, отличающиеся по степени совпадения фаз колебаний скорости в сезонной динамике АРбв и АРст. Колебания скорости АРбв у доминирующей по количеству группы побегов каждого яруса на этапах интенсивного и дополнительного роста синхронны с колебаниями АРст. У другой группы побегов колебания скорости АРбв происходят в противофазе с колебаниями скорости АРст. Разделение боковых ветвей на два типа по характеру динамики апикального роста происходит на второй год их формирования.

5. Количество колебаний скорости АРст и АРбв на этапах интенсивного и дополнительного роста не зависит от изменений погодных условий в течение периода роста. Температура в большей, а количество осадков — в меньшей степени влияют на начало и продолжительность этапов роста.

6. Инфраниантные ритмы АРст и АРбв имеют близкую природу, но имеют отличия, указывающие на связь процессов, обеспечивающих колебания скорости развития апикальной меристемы этих частей дерева, с их разными функциями в процессах роста и морфогенеза. Возникновение колебаний скорости АРст и АРбв объясняется, по-видимому, существованием в тканях апикальной меристемы значительных групп клеток, у которых повторяющиеся циклы «деление — растяжение» синхронны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук на объектах Уникальной научной установки № USU_673947 «Коллекции растений открытого и закрытого грунта Ботанического сада УрО РАН».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Luttge U., Hertel B. 2009. Diurnal and annual rhythms in trees. — *Trees*. 23(4): 683–700. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
2. Жуковская Н. В., Быстрова Е. И., Лунькова Н. Ф., Иванов В. Б. 2020. Сравнительный анализ роста корней разных видов растений на клеточном уровне. — *Физиология растений*. 67(4): 369–377. <https://doi.org/10.31857/S0015330320040211>
3. Ваганов Е. А., Шиятов С. Г. 2005. Дендроклиматические и дендрозоологические исследования в Северной Евразии. — *Лесоведение*. 4: 18–27. EDN: HSWNEP
4. Rossi S., Rathgeber C. B. K., Deslauriers A. 2009 Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy. — *Ann. For. Sci.* 66(2): 206. <https://doi.org/10.1051/forest/2008088>
5. Moser L., Fonti P., Büntgen U., Esper J., Luterbacher J., Franzen J., Frank D. 2010. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. — *Tree Physiol.* 30(2): 225–233. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp108>
6. Cuny H. E., Rathgeber C. B., Lebourgeois F., Fortin M., Fournier M. 2012. Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: example of three conifer species in a temperate forest in north-east France. — *Tree Physiol.* 32(5): 612–625. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps039>
7. Zhang Y., Jiang Y., Wen Y., Ding X., Wang B., Xu J. 2019. Comparing primary and secondary growth of co-occurring deciduous and evergreen conifers in an Alpine habitat. — *Forests*. 10(7): 574. <https://doi.org/10.3390/f10070574>
8. Cook E. R., Kairiukstis L. A. 1990. *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. Dordrecht. 394 p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0>
9. Schweingruber F. H., Aellen-Rumo K., Weber U., Wehrli U. 1990. Rhythmic growth fluctuations in forest trees of Central Europe and the Front Range in Colorado. — *Trees*. 4(2): 99–106. <https://doi.org/10.1007/BF00226072>
10. Ваганов Е. А., Смирнов В. В., Терсков И. А. 1975. О возможности определения скорости сезонного роста ствола в толщину и изменений в водном режиме дерева по фотометрической кривой. — *Экология*. 2: 45–53. EDN: NDIQYD

11. Ваганов Е. А., Шашкин А. В. 2000. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. 232 с.
12. Михалевская О. Б. 1987. Ритмичность процессов роста и морфогенеза побегов в роде *Quercus* L. — В кн.: Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: Изд-во МГПИ. С. 33–38.
13. Михалевская О. Б. 2008. Ритмы роста на разных этапах морфогенеза побега у древесных растений. — Онтогенез. 39(2): 85–93. http://ontogenez.org/archive/2008/2/Mihalevskaya_2008_2.pdf
14. Herrmann S., Recht S., Boenn M., Feldhahn L., Angay O., Fleischmann F., Tarkka M. T., Grams T. E. E., Buscot F. 2015. Endogenous rhythmic growth in oak trees is regulated by internal clocks rather than resource availability. — J. Exp. Bot. 66(22): 7113–7127.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erv408>
15. Hilton R. J., Khatamian H. 1973. Diurnal variation in elongation rates of roots of woody plants. — Can. J. Pl. Sci. 53(3): 699–700.
<https://doi.org/10.4141/cjps73-138>
16. Ding X., Jiang Y., Xue F., Zhang Y., Wang M., Kang M., Xu H. 2021. Intra-annual growth dynamics of *Picea meyeri* needles, shoots, and stems on Luya Mountain, North-central China. — Trees. 35(2): 637–648.
<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02065-9>
17. Vince-Prue D., Clapham D., Ekberg I., Norell L. 2001. Circadian timekeeping for the photoperiodic control of budset in *Picea abies* (Norway spruce) seedlings. — Biol. Rhythm Res. 32(4): 479–487.
<https://doi.org/10.1076/brhm.32.4.479.1336>
18. Gyllenstrand N., Karlgren A., Clapham D., Holm K., Hall A., Gould P., Källman Th., Lagercrantz U. 2014. No time for spruce: rapid dampening of circadian rhythms in *Picea abies* (L. Karst). — Pl. Cell Physiol. 55(3): 535–550.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pct199>
19. Lanner R. M. 2017. Primordium initiation drives tree growth. — Ann. For. Sci. 74: 11.
<https://doi.org/10.1007/s13595-016-0612-z>
20. Schiestl-Aalto P., Nikinmaa E., Mäkelä A. 2013. Duration of shoot elongation in Scots pine varies within the crown and between years. — Ann. Bot. 112(6): 1181–1191.
<https://doi.org/10.1093/aob/mct180>
21. Huang J. G., Deslauriers A., Rossi S. 2014. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity. — New Phytol. 203(3): 831–841.
<https://doi.org/10.1111/nph.12859>
22. Antonucci S., Rossi S., Deslauriers A., Lombardi F., Marchetti M., Tognetti R. 2015. Synchronisms and correlations of spring phenology between apical and lateral meristems in two boreal conifers. — Tree Physiol. 35(10): 1086–1094.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv077>
23. Begum S., Nakaba S., Yamagishi Y., Oribe Y., Funada R. 2013. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. — Physiol. Plant. 147(1): 46–54.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x>
24. Salminen H., Jalkanen R. 2007. Intra-annual height increment of *Pinus sylvestris* at high latitudes in Finland. — Tree Physiol. 27(9): 1347–1353.
<https://doi.org/10.1093/treephys/27.9.1347>
25. Aloni R. 2013. The role of hormones in controlling vascular differentiation. — In: Cellular aspects of wood formation. Plant Cell Monographs, 20. P. 99–139.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4_4
26. Sundberg B., Uggla C. 1998. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris*. — Physiol. Plant. 104(1): 22–29.
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040104.x>
27. Little C. H. A., MacDonald J. E. 2003. Effects of exogenous gibberellin and auxin on shoot elongation and vegetative bud development in seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea glauca*. — Tree Physiol. 23(2): 73–83.
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.2.73>
28. MacDonald J. E., Little C. H. 2006. Foliar application of GA3 during terminal long-shoot bud development stimulates shoot apical meristem activity in *Pinus sylvestris* seedlings. — Tree Physiol. 26(10): 1271–1276.
<https://doi.org/10.1093/treephys/26.10.1271>
29. Jackson S. D. 2009. Plant responses to photoperiod. — New Phytol. 181(3): 517–531.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x>

30. Ren P., Rossi S., Gricar J., Liang E., Cufar K. 2015. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau? — *Ann. Bot.* 115(4): 629–639.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu259>
31. Zhang J., Gou X., Pederson N., Zhang F., Niu H., Zhao S., Wang F. 2018. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. — *Tree Physiol.* 38(6): 840–852.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx160>
32. Скупченко В. Б. 2019. Клеточный рост основной паренхимы стебля в морфогенезе побега *Picea abies* (Pinaceae). — *Раст. рес.* 55(2): 195–212.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>
33. Афонин А. А., Зайцев С. А. 2016. Цикличность среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Брянского лесного массива. — *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал.* 3: 66–76.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.66>
34. Афонин А. А. 2019а. Сезонная динамика нарастания побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*). — *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки.* 4(28): 26–34.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-3>
35. Афонин А. А. 2019б. Ритмичность линейного прироста однолетних побегов ивы трехтычинковой. — *Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки.* 1: 10–16. EDN: ZABIYX http://www.nauteh-journal.ru/index.php/3/2019/№1/80bc8b4e-f1ee-4e42-93a0-20d461002813?lang=ru_RU
36. Афонин А. А. 2021. Эпигенетическая изменчивость структуры сезонной динамики развития побегов ивы трехтычинковой (*Salix triandra*, Salicaceae). — *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета.* 2(38): 1–14.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2021.38.1>
37. Шавнин С. А., Монтиле А. А., Семкина Л. А., Монтиле А. И. 2023. Сезонная динамика роста побегов у растений *Forsythia ovata* Nakai: ритмичность апикального и радиального роста. — *Журнал общей биологии.* 84(3): 229–240. <https://doi.org/10.31857/S0044459623020057>
38. Шавнин С. А., Монтиле А. А., Тишкина Е. А., Епанчинцева О. В. 2023. Сезонная динамика и ритмичность роста побегов растений *Salix 'Bullata'*. — *Аграрный вестник Урала.* 23(12): 94–110. <https://elibrary.ru/item.asp?id=56661423>
39. Shi B., Vernoux T. 2022. Hormonal control of cell identity and growth in the shoot apical meristem. — *Cur. Op. Plant Biol.* 65: 102111.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102111>
40. Torres-Martínez H. H., Hernández-Herrera P., Corkidi G., Dubrovsky J. G. 2020. From one cell to many: Morphogenetic field of lateral root founder cells in *Arabidopsis thaliana* is built by gradual recruitment. — *PNAS.* 117: 20943–20949.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2006387117>
41. Torres-Martínez H. H., Napsucialy-Mendivil S., Dubrovsky J. G. 2022. Cellular and molecular bases of lateral root initiation and morphogenesis. — *Cur. Op. Plant Biol.* 65: 102115.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102115>
42. Srivastava L. M. 2002. Plant growth and development. Hormones and the environment. Oxford. 772 p.
43. Xue Z., Liu L., Zhang C. 2020. Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants. — *Int. J. Mol. Sci.* 21(8): 2917.
<https://doi.org/10.3390/ijms21082917>
44. Лутова Л. А., Ежова Т. А., Додуева И. Е., Осипова М. А. 2010. Генетика развития растений: для биологических специальностей университетов. 2-е изд. перераб. и доп. СПб.: Изд-во Н-Л. 432 с.
45. Творогова В. Е., Осипова М. А., Додуева И. Е., Лутова Л. А. 2012. Взаимодействие транскрипционных факторов и фитогормонов в регуляции активности меристем у растений. — *Экологическая генетика.* 10(3): 28–40.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=18844581>
46. Kuehny J. S., Miller W. B., Decoteau D. R. 1997. Changes in carbohydrate and nitrogen relationships during episodic growth of *Ligustrum japonicum* Thunb. — *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 122(5): 634–641.
<https://doi.org/10.21273/jashs.122.5.634>
47. McCown B. H. 2000. Special symposium: *In vitro* plant recalcitrance. Recalcitrance of woody and herbaceous perennial plants: Dealing with genetic predeterminism. — *In Vitro Cell. Den. Biol. Plant.* 36(3): 149–154.
<https://doi.org/10.1007/s11627-000-0030-6>

48. Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Ann. Bot.* 99(3): 375–407.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
49. Smyth D. R., Bowman J. L., Meyerowitz E. M. 1990. Early flower development in *Arabidopsis*. — *Plant Cell*. 2(8): 755–67. PMID: 2152125; PMCID: PMC159928;
<https://doi.org/10.1105/tpc.2.8.755>
50. Kinoshita A., Vayssières A., Richter R., Sang Q., Roggen A., van Driel A. D., Smith R. S., Coupland G. 2020. Regulation of shoot meristem shape by photoperiodic signaling and phytohormones during floral induction of *Arabidopsis*. — *eLife*. 9: e60661.
<https://doi.org/10.7554/eLife.60661>
51. Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — *Биологические науки*. 2: 7–34.
52. Юркевич И. Д., Голод Д. С., Ярошевич Э. П. 1980. Фенологические исследования древесных и травянистых растений (методическое пособие). Мн.: Наука и техника. 88 с.
53. Desprez-Loustau M., Dupuis F. 1994. Variation in the phenology of shoot elongation between geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) — implications for the synchrony with the phenology of the twisting rust fungus, *Melampsora pinitorqua*. — *Ann. For. Sci.* 51(6): 553–568.
<https://doi.org/10.1051/forest:19940602>
54. Молчанов А. А., Смирнов В. В. 1967. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука. 95 с.
55. Архив погоды в Екатеринбурге. https://rp5.ru/Погода_в_Екатеринбурге
56. Скупченко В. Б. 2022. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsugamenziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге. — *Раст. рес.* 58(1): 43–57. <https://elibrary.ru/item.asp?id=48050563>
57. Медведев С. С., Шарова Е. И. 2014. Биология развития растений. Том 2. Рост и морфогенез. Учебник. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. Гос. ун-та. 235 с.
58. Vernoux T., Besnard F., Godin C. 2021. What shoots can teach about theories of plant form. — *Nat. Plants*. 7(6): 716–724.
<https://doi.org/10.1038/s41477-021-00930-0>
59. Yang W., Cortijo S., Korsbo N., Roszak P., Schiessl K., Gurzadyan A., Wightman R., Jönsson H., Meyerowitz E. 2021. Molecular mechanism of cytokinin-activated cell division in *Arabidopsis*. — *Science*. 371(6536): 1350–1355.
<https://doi.org/10.1126/science.abe2305>
60. Ivanov V., Dubrovsky J. 1997. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth. — *Int. J. Plant Sci.* 158(6): 757–763.
<https://doi.org/10.1086/297487>

The Rhythmicity of Seasonal Dynamics in *Abies Sibirica* (Pinaceae) Stem and Lateral Branches Apical Growth in Yekaterinburg

© 2024. S. A. Shavnin¹ *, D. Yu. Golikov¹, A. A. Montile¹ **, A. I. Montile¹

¹Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the
Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

*e-mail: sash@botgard.uran.ru

**e-mail: org17@mail.ru

Abstract — Seasonal changes in the quantitative characteristics of the apical growth of the stem and lateral branches of different levels of the crown were studied in young Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) trees growing under the forest canopy in Yekaterinburg (Middle Urals, Russia). The analysis of the obtained data included the describing of seasonal growth dynamics, identifying the rhythm signs and determining the degree of air temperature and precipitation influence on the rate of growth processes. In the growth dynamics there were found four stages lasting 2–3 weeks each. There also has been established, that the change in growth rates at the intensive and additional stages occurs quasi-rhythmically. The average numbers of observed oscillations is 4 — at the stem and 4–5 — at the branches and is not dependent on the changes in weather conditions. The oscillation's period is 8–9 days. It allows refer them to infradian rhythms. The growth of the stem begins one week later than the lateral branches. At the stage of intensive growth stems growth rate overtakes branches. Shoots of branches at one level of the crown are divided into two groups, differing in the degree of oscillation phase coincidence. In these groups fluctuations in growth rates occur in opposite phases. In a quantitatively larger group of branches the apical growth rhythms are synchronous with the rhythms of tree stems. The temperature influence on the

onset and the duration of growth stages is stronger than of the precipitation amount. The growth rhythms of the stem and branches have significant similarities. Their nature is associated with the work of endogenous (genetic and hormonal) system of the apical meristem development regulation. The dynamic component of seasonal growth rate changes includes the stage of preliminary shoot growth, on which cells are formed in addition to those already formed during the bud growth phase. Further stages of intensive and additional growth begin. They have an oscillatory character. Apical growth rate oscillations arise due to the synchronicity of the “division-extension” cycles of large groups of cells in the meristem parenchyma. At the stage of shoot growth cessation the number of capable to division cells decreases until proliferation completely stops.

Keywords: *Abies sibirica*, morphogenesis, apical growth of stem and branches, seasonal dynamics, infradian rhythms, growth rates, the influence of temperature and precipitation

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the objects of the Unique scientific installation No. USU_673947 “Collections of open and protected ground plants of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.”

REFERENCES

1. Luttge U., Hertel B. 2009. Diurnal and annual rhythms in trees. — *Trees*. 23(4): 683–700.
<https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
2. Zhukovskaya N. V., Bystrova E. I., Lunkova N. F., Ivanov V. B. 2020. Root growth at the cellular level in plants of different species: comparative analysis. — *Rus. J. Plant Phys.* 67(4): 618–625.
<https://doi.org/10.1134/S1021443720040214>
3. Vaganov E. A., Shiyatov S. G. 2005. Dendroclimatic and dendroecological studies in Northern Eurasia. — *Rus. J. Forest Sci. (Lesovedenie)*. 4: 18–27. (In Russian)
4. Rossi S., Rathgeber C. B. K., Deslauriers A. 2009 Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy. — *Ann. For. Sci.* 66(2): 206.
<https://doi.org/10.1051/forest/2008088>
5. Moser L., Fonti P., Büntgen U., Esper J., Luterbacher J., Franzen J., Frank D. 2010. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. — *Tree Physiol.* 30(2): 225–233.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp108>
6. Cuny H. E., Rathgeber C. B., Lebourgeois F., Fortin M., Fournier M. 2012. Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: example of three conifer species in a temperate forest in north-east France. — *Tree Physiol.* 32(5): 612–625.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tps039>
7. Zhang Y., Jiang Y., Wen Y., Ding X., Wang B., Xu J. 2019. Comparing primary and secondary growth of co-occurring deciduous and evergreen conifers in an Alpine habitat. — *Forests*. 10(7): 574.
<https://doi.org/10.3390/f10070574>
8. Cook E. R., Kairiukstis L. A. 1990. *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. Dordrecht. 394 p.
<http://dx.doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0>
9. Schweingruber F. H., Aellen-Rumo K., Weber U., Wehrli U. 1990. Rhythmic growth fluctuations in forest trees of Central Europe and the Front Range in Colorado. — *Trees*. 4(2): 99–106.
<https://doi.org/10.1007/BF00226072>
10. Vaganov E. A., Smirnov V. V., Terskov I. A. 1975. [On the possibility of determining the rate of seasonal increment in trunk thickness and variations in water regime of trees from photometric curves]. — *Ekologiya*. 2: 45–53. (In Russian)
11. Vaganov E. A., Shashkin A. V. 2000. [Growth and structure of the conifers' tree rings]. Novosibirsk. 232 p. (In Russian)
12. Mikhalevskaya O. B. 1987. [Rhythmicity of growth processes and morphogenesis of shoots in the genus *Quercus* L.]. — In: [Morphogenesis and rhythm of development of higher plants]. Moscow. P. 33–38.
13. Mikhalevskaya O. B. 2008. Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants. — *Rus. J. Dev. Biol.* 39(2): 65–72.
<https://doi.org/10.1134/S106236040802001X>

14. Herrmann S., Recht S., Boenn M., Feldhahn L., Angay O., Fleischmann F., Tarkka M. T., Grams T. E. E., Buscot F. 2015. Endogenous rhythmic growth in oak trees is regulated by internal clocks rather than resource availability. — J. Exp. Bot. 66(22): 7113–7127.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erv408>
15. Hilton R. J., Khatamian H. 1973. Diurnal variation in elongation rates of roots of woody plants. — Can. J. Pl. Sci. 53(3): 699–700.
<https://doi.org/10.4141/cjps73-138>
16. Ding X., Jiang Y., Xue F., Zhang Y., Wang M., Kang M., Xu H. 2021. Intra-annual growth dynamics of *Picea meyeri* needles, shoots, and stems on Luya Mountain, North-central China. — Trees. 35(2): 637–648.
<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02065-9>
17. Vince-Prue D., Clapham D., Ekberg I., Norell L. 2001. Circadian timekeeping for the photoperiodic control of budset in *Picea abies* (Norway spruce) seedlings. — Biol. Rhythm Res. 32(4): 479–487.
<https://doi.org/10.1076/brhm.32.4.479.1336>
18. Gyllenstrand N., Karlgren A., Clapham D., Holm K., Hall A., Gould P., Källman Th., Lagercrantz U. 2014. No time for spruce: rapid dampening of circadian rhythms in *Picea abies* (L. Karst). — Pl. Cell Physiol. 55(3): 535–550.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pct199>
19. Lanner R. M. 2017. Primordium initiation drives tree growth. — Ann. For. Sci. 74: 11.
<https://doi.org/10.1007/s13595-016-0612-z>
20. Schiestl-Aalto P., Nikinmaa E., Mäkelä A. 2013. Duration of shoot elongation in Scots pine varies within the crown and between years. — Ann. Bot. 112(6): 1181–1191.
<https://doi.org/10.1093/aob/mct180>
21. Huang J. G., Deslauriers A., Rossi S. 2014. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity. — New Phytol. 203(3): 831–841.
<https://doi.org/10.1111/nph.12859>
22. Antonucci S., Rossi S., Deslauriers A., Lombardi F., Marchetti M., Tognetti R. 2015. Synchronisms and correlations of spring phenology between apical and lateral meristems in two boreal conifers. — Tree Physiol. 35(10): 1086–1094.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv077>
23. Begum S., Nakaba S., Yamagishi Y., Oribe Y., Funada R. 2013. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. — Physiol. Plant. 147(1): 46–54.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x>
24. Salminen H., Jalkanen R. 2007. Intra-annual height increment of *Pinus sylvestris* at high latitudes in Finland. — Tree Physiol. 27(9): 1347–1353.
<https://doi.org/10.1093/treephys/27.9.1347>
25. Aloni R. 2013. The role of hormones in controlling vascular differentiation. — In: Cellular aspects of wood formation. Plant Cell Monographs, 20. P. 99–139.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4_4
26. Sundberg B., Uggla C. 1998. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris*. — Physiol. Plant. 104(1): 22–29.
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040104.x>
27. Little C. H. A., MacDonald J. E. 2003. Effects of exogenous gibberellin and auxin on shoot elongation and vegetative bud development in seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea glauca*. — Tree Physiol. 23(2): 73–83.
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.2.73>
28. MacDonald J. E., Little C. H. 2006. Foliar application of GA3 during terminal long-shoot bud development stimulates shoot apical meristem activity in *Pinus sylvestris* seedlings. — Tree Physiol. 26(10): 1271–1276.
<https://doi.org/10.1093/treephys/26.10.1271>
29. Jackson S. D. 2009. Plant responses to photoperiod. — New Phytol. 181(3): 517–531.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x>
30. Ren P., Rossi S., Gricar J., Liang E., Cufar K. 2015. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau? — Ann. Bot. 115(4): 629–639.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu259>
31. Zhang J., Gou X., Pederson N., Zhang F., Niu H., Zhao S., Wang F. 2018. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. — Tree Physiol. 38(6): 840–852.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx160>

32. Skupchenko V. B. 2019. Cell growth and proliferation in ground tissue of developing terminal shoot in *Picea abies* (Pinaceae). — Rastitelnye Resursy. 55(2): 195–212.
<https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>. (In Russian)
33. Afonin A. A., Zaytsev S. A. 2016. Cyclicity of the average daily radial growth of bearing shoots of European willow (*Salix alba* L.) in the Bryansk forestland. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 3: 66–76.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.66> (In Russian)
34. Afonin A. A. 2019a. Seasonal dynamics of basket willow shoots growth (*Salix viminalis*). — University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences. 4(28): 26–34.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-3> (In Russian)
35. Afonin A. A. 2019b. Rhythm of linear growth of annual shoots of almond willow. — Modern Science: actual problems of theory and practice. Natural and Technical Sciences. 1: 10–16. http://www.nauteh-journal.ru/index.php/3/2019/№1/80bc8b4e-f1ee-4e42-93a0-20d461002813?lang=en_EN (In Russian)
36. Afonin A. A. 2021. [Epigenetic variability in the structure of seasonal dynamics of shoot development of almond willow (*Salix triandra*, Salicaceae)]. — Vestnik of Orenburg State University. 2(38): 1–14.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2021.38.1> (In Russian)
37. Shavnin S. A., Montile A. A., Semkina L. A., Montile A. I. 2024. Seasonal dynamics of shoot growth in Forsythia ovata Nakai plants: rhythmicity of apical and radial growth. — Biology Bulletin Reviews. 14(1): 85–95.
<https://doi.org/10.1134/S2079086424010092>
38. Shavnin S. A., Montile A. A., Tishkina E. A., Epanchinceva O. V. 2023. Seasonal dynamics and growth rhythm of shoots of *Salix 'Bullata'* plants. — Agrarian Bulletin of the Urals. 23(12): 94–110. <https://elibrary.ru/item.asp?id=56661423> (In Russian)
39. Shi B., Vernoux T. 2022. Hormonal control of cell identity and growth in the shoot apical meristem. — Cur. Op. Plant Biol. 65: 102111.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102111>
40. Torres-Martínez H. H., Hernández-Herrera P., Corkidi G., Dubrovsky J. G. 2020. From one cell to many: Morphogenetic field of lateral root founder cells in *Arabidopsis thaliana* is built by gradual recruitment. — PNAS. 117: 20943–20949.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2006387117>
41. Torres-Martínez H. H., Napsucially-Mendivil S., Dubrovsky J. G. 2022. Cellular and molecular bases of lateral root initiation and morphogenesis. — Cur. Op. Plant Biol. 65: 102115.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102115>
42. Srivastava L. M. 2002. Plant growth and development. Hormones and the environment. Oxford. 772 p.
43. Xue Z., Liu L., Zhang C. 2020. Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants. — Int. J. Mol. Sci. 21(8): 2917.
<https://doi.org/10.3390/ijms21082917>
44. Lutova L. A., Ezhova T. A., Dodueva I. E., Osipova M. A. 2010. [Genetics of plant development: for biological specialities]. St. Petersburg. 432 p. (In Russian)
45. Tvorogova V. E., Osipova M. A., Dodueva I. E., Lutova L. A. 2013. Interaction between transcription factors and phytohormones in the regulation of plant meristem activity. — Rus. J. Genet. Appl. Res. 3(5): 325–337.
<https://doi.org/10.1134/S2079059713050110>
46. Kuehny J. S., Miller W. B., Decoteau D. R. 1997. Changes in carbohydrate and nitrogen relationships during episodic growth of *Ligustrum japonicum* Thunb. — J. Am. Soc. Hort. Sci. 122(5): 634–641.
<https://doi.org/10.21273/jashs.122.5.634>
47. McCown B. H. 2000. Special symposium: *In vitro* plant recalcitrance. Recalcitrance of woody and herbaceous perennial plants: Dealing with genetic predeterminism. — In Vitro Cell. Den. Biol. Plant. 36(3): 149–154.
<https://doi.org/10.1007/s11627-000-0030-6>
48. Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Ann. Bot. 99(3): 375–407.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
49. Smyth D. R., Bowman J. L., Meyerowitz E. M. 1990. Early flower development in *Arabidopsis*. — Plant Cell. 2(8): 755–67. PMID: 2152125; PMCID: PMC159928;
<https://doi.org/10.1105/tpc.2.8.755>

50. Kinoshita A., Vayssières A., Richter R., Sang Q., Roggen A., van Driel A. D., Smith R. S., Coupland G. 2020. Regulation of shoot meristem shape by photoperiodic signaling and phytohormones during floral induction of *Arabidopsis*. — eLife. 9: e60661. <https://doi.org/10.7554/eLife.60661>
51. Uranov A. A. 1975. Age spectrum of cenopopulations as a function of time and energy wave processes. — Nauchnye Doklady Vysshey Shkoly. Biologicheskie Nauki. 2: 7–34. (In Russian)
52. Yurkevich I. D., Golod D. S., Yaroshevich E. P. 1980. [Phenological studies of woody and herbaceous plants (methodological manual)]. Minsk. 88 p. (In Russian)
53. Desprez-Loustau M., Dupuis F. 1994. Variation in the phenology of shoot elongation between geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) — implications for the synchrony with the phenology of the twisting rust fungus, *Melampsora pinitorqua*. — Ann. For. Sci. 51(6): 553–568. <https://doi.org/10.1051/forest:19940602>
54. Molchanov A. A., Smirnov V. V. 1967. [Methodology for studying of the woody plants growth]. Moscow. 95 p. (In Russian)
55. Weather archive in Yekaterinburg. https://rp5.ru/Погода_в_Екатеринбурге
56. Skupchenko V. B. 2022. Morphogenesis and growth of vegetative shoots of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), introduced to St. Petersburg. — Rastitelnye Resursy. 58(1): 43–57. <https://elibrary.ru/item.asp?id=48050563> (In Russian)
57. Medvedev S. S., Sharova E. I. 2014. [Biology of plant development. Volume 2. Growth and morphogenesis. Textbook]. Nizhnevartovsk. 235 p. (In Russian)
58. Vernoux T., Besnard F., Godin C. 2021. What shoots can teach about theories of plant form. — Nat. Plants. 7(6): 716–724. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00930-0>
59. Yang W., Cortijo S., Korsbo N., Roszak P., Schiessl K., Gurzadyan A., Wightman R., Jönsson H., Meyerowitz E. 2021. Molecular mechanism of cytokinin-activated cell division in *Arabidopsis*. — Science. 371(6536): 1350–1355. <https://doi.org/10.1126/science.abe2305>
60. Ivanov V., Dubrovsky J. 1997. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth. — Int. J. Plant Sci. 158(6): 757–763. <https://doi.org/10.1086/297487>

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 582.632.1:57.017.3(1-751.1)

РЕИНТРОДУКЦИЯ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ *BETULA PENDULA* VAR. *CARELICA* (BETULACEAE) В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ ЗАКАЗНИКЕ «КИЖСКИЙ» (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2024 г. Л. В. Ветчинникова^{1,*}, А. Ф. Титов²

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия

²Институт биологии Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия

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

Поступила в редакцию 30.04.2024 г.

После доработки 16.06.2024 г.

Принята к публикации 12.07.2024 г.

Статья посвящена результатам 15-летней работы по реинтродукции карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti и восстановлению таким способом одной из наиболее крупных ее природных популяций, располагавшейся ранее в границах государственного природного заказника «Кижский» (на территории охранной зоны музея-заповедника «Кижский»). Заказник входит в Список всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО. Названы основные причины, обусловившие резкое сокращение ее численности: незаконные рубки, значительный возраст деревьев, отсутствие жизнеспособного подроста, ставшие критическими для ее существования. В качестве исходного (посадочного) материала для осуществления данной работы использовали семенное (от свободного опыления) и вегетативное (путем клонального микроразмножения) потомство карельской березы, единичные деревья которой были обнаружены в естественных условиях на о. Киж. Дан сравнительный анализ выживаемости, роста и развития саженцев в разных условиях произрастания на материковой части заказника и на территории самого о. Киж. Получена молекулярно-генетическая характеристика ряда деревьев карельской березы, участвующих в реинтродукции. Сделан вывод, что для восстановления природных популяций карельской березы, а также создания новых целесообразно использовать потомство деревьев местного происхождения, даже если в естественных условиях сохранились лишь единичные из них. При этом семенное потомство позволяет расширить генетическое разнообразие восстанавливаемой (или создаваемой) популяции, а вегетативное — сохранить уникальные признаки, присущие исходным деревьям *in situ* (т. е. в исторически родной для них природной среде).

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *carelica*, ресурсы, генофонд, выживаемость, размножение, рост, развитие

DOI: 10.31857/S0033994624040048, **EDN:** PRDASN

Betula pendula Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti (карельская береза) давно стала одним из главных символов Республики Карелия. Вместе с тем она хорошо известна во всем мире благодаря высокоценной узорчатой текстуре древесины. Исторически сложившееся название — карельская — у этой березы, очевидно, связано с названием местности, где она впервые была обнаружена и использовалась на протяжении многих десятилетий населением в качестве древесного сырья. Но только в 1920–1930-е годы 20-го века началось систематическое изучение биологических особенностей этого уникального представителя европейской лесной дендрофлоры [1]. Оказалось, что на

всем протяжении своего ареала карельская береза не образует лесов, а произрастает одиночно или небольшими группами, часто изолированными друг от друга. В 1939 г. Совет народных комиссаров Карельской АССР издал специальное постановление, в котором она была названа особо охраняемой породой. Были запрещены ее рубки, начаты работы по инвентаризации и воспроизводству. Однако проводимые в тот период мероприятия, так же как и осуществляемые в последующие годы, не смогли кардинально изменить сложившийся многолетний тренд сокращения ее численности, и, следовательно, уменьшения генетического разнообразия.

Как известно, важная роль в сохранении генетического разнообразия редких видов, находящихся под угрозой исчезновения, к числу которых относятся и карельская береза, принадлежит особо охраняемым природным территориям (ООПТ) [2–4]. Для охраны и воспроизводства карельской березы в 1984 г. в Карелии были организованы четыре (из 10 ныне существующих) государственных ботанических заказника (ГБЗк) регионального значения общей площадью 40,4 га [5, 6], которые до сих пор являются единственными в России. По своему местоположению они соответствуют ранее существовавшим природным популяциям карельской березы, описанным в 1950-е годы [7]. Сохранение генофонда карельской березы осуществляется также в ранее созданных ООПТ федерального значения, к которым относятся государственный природный заповедник (ГПЗп) «Кивач» и государственный природный заказник (ГПЗк) «Кижский», на территории которых обнаружены типичные для нее местообитания [8]. Карельская береза включена в Красные книги Республики Карелия [9–11] и Владимирской области [12].

ГПЗк «Кижский» создан в 1989 г. и находится в Медвежьегорском районе Республики Карелия, в шхерах северо-западной части Онежского озера (Заонежье) в окрестностях д. Сенная Губа и о. Кижы, в 56 км на северо-восток от г. Петрозаводска [13]. Он занимает часть территории лесничества «Кижы» Великогубского участкового лесничества Медвежьегорского лесничества, включая охранную зону музея-заповедника «Кижы», имеющую статус земель историко-культурного наследия. Сам Государственный историко-архитектурный музей-заповедник «Кижы», основанный в 1966 г., является одним из крупнейших в России музеев под открытым небом. Он представляет собой уникальный историко-культурный и природный комплекс и является особо ценным объектом культурного наследия народов России. Основа музейного собрания — ансамбль Кижского погоста — включен в 1990 г. в Список всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО (англ. UNESCO; United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization).

По своему профилю ГПЗк «Кижский» является биологическим, созданным для защиты редких видов животных и растений, но его основной профиль — зоологический — направлен на сохранение водно-болотных птиц и других представителей

фауны. Вместе с тем еще в 1930-е годы территория Кижского сельсовета (волости) Заонежского района была известна наличием здесь карельской березы [7]. К примеру, в 1938 г. на материковой части в урочищах Березовая сельга и Сосновый бор, а также вдоль прилегавшей к ним дороги (протяженностью 2–3 километра) произрастало более 300 деревьев, притом что в 1937 г. здесь было заготовлено около 50 стволов карельской березы (в случае ее многостольной формы роста, которая довольно часто встречалась в природной среде, регистрировали количество стволов, а не деревьев) [7]. Отсюда следует, что в первой половине 20-го века в Кижском шхерном районе, материковой части охранной зоны музея-заповедника «Кижы» (в настоящее время — составная часть ГПЗк «Кижский») на площади около 4 га — от мыса Кушнаволока к северу до бывшей тогда д. Жарниково, располагалась одна из четырех наиболее крупных природных популяций карельской березы, описанных на тот период в Карелии (после заонежской, каккоровской и спасогубской) [8].

Позднее, в 1991 г., на площади около 13 га (включая мыс Кушнаволока и окрестности д. Оятевщины) было зарегистрировано 243 дерева карельской березы, высота которых в среднем составляла около 20 м, а диаметр ствола отдельных особей достигал 48 см [14]. Согласно очевидцам, в 1960-е годы карельская береза единично произрастала и на самом о. Кижы. Однако к началу 21-го столетия численность этой природной популяции здесь существенно сократилась [15]. По-видимому, это произошло в результате длительной эксплуатации ее ресурсов, низкой конкурентоспособности карельской березы по сравнению с другими древесными растениями, а на рубеже 20 и 21-го веков — еще и вследствие незаконных рубок. Позднее утраченными оказались и оставшиеся единичные деревья карельской березы. Часть из них выпадала из насаждения по мере достижения критического возраста (90 лет и более), а другие — в результате сильного ветровала, наблюдавшегося в 2013 г. Жизнеспособный подрост и/или вегетативное возобновление, например, в виде корневой поросли, здесь не выявлены.

Целью наших исследований явилось изучение роста и развития саженцев семенного происхождения и растений, полученных путем клонального микроразмножения, карельской березы, в связи с реинтродукцией и восстановлением ее природ-

ной популяции на территории ГПЗк «Кижский» (на материковой части и на острове Кизи).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований стали растения карельской березы семенного и вегетативного происхождения, высаженные нами *in situ* на территории материковой части (участки «Кушнаволо-лок», 62°2'35.2" с.ш., 35°10'54.5" в.д., «Жарниково1» и «Жарниково 2», 62°3'11.2" с.ш., 35°10'13.5"

о. Кизи нами обнаружены три дерева карельской березы естественного происхождения с характерными для нее внешними признаками (рис. 2). С одного из них (рис. 2, а) были собраны семена от свободного опыления и выращено семенное потомство. Сбор семян осуществляли в 2008 г. и 2012 г.

Опытные участки для семенного потомства были организованы на материковой части заказника в условиях лесного («Кушнаволо-лок» и «Жарниково 1», 195 и 54 растения, соответ-

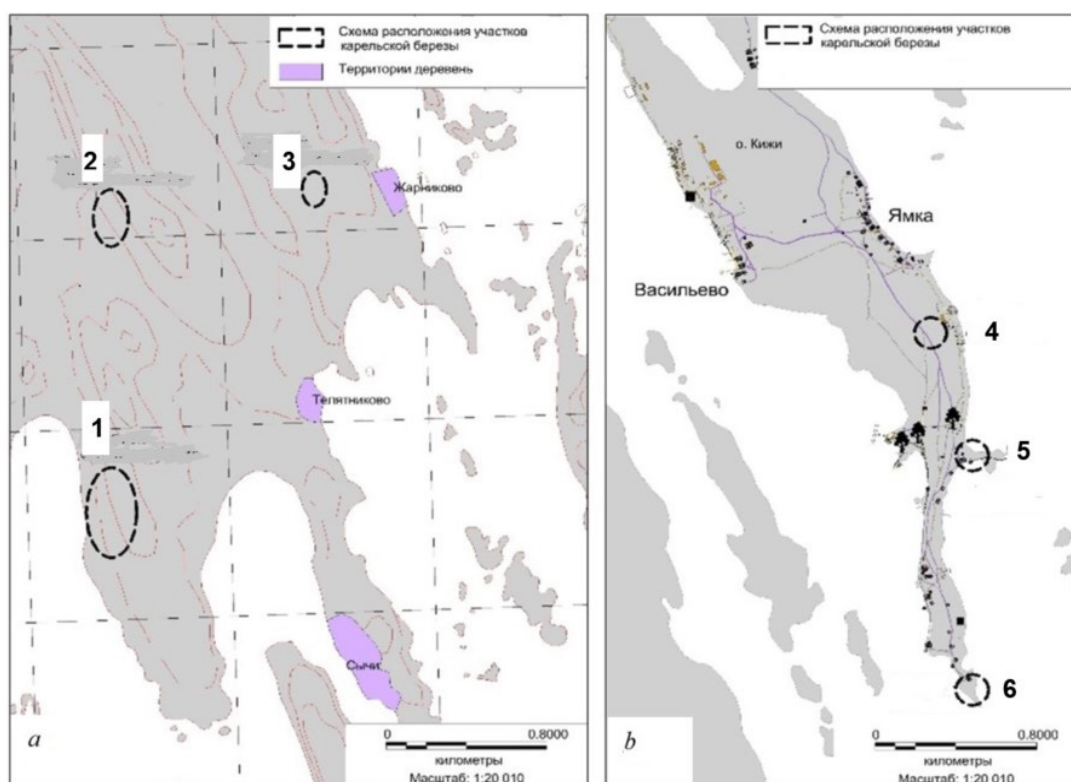


Рис. 1. Схемы расположения опытных участков *Betula pendula* var. *carelica* на территории ГПЗк «Кижский» на его материковой части (а) и на о. Кизи (б). Республика Карелия, где 1 – «Кушнавололок», 2 – «Жарниково 1», 3 – «Жарниково 2», 4 – «Центральный», 5 – «Восточный», 6 – «Южный».

Fig. 1. Locations of *Betula pendula* var. *carelica* experimental plots in mainland (а) and on Kizhi Island (б) parts of Kizhskii Sanctuary (Republic of Karelia), where 1 – “Kushnavolok”, 2 – “Zhamnikovo 1”, 3 – “Zhamnikovo 2”, 4 – “Tsentralnyj”, 5 – “Vostochnyj”, 6 – “Yuzhnyj”

в.д.) ГПЗк «Кижский» (рис. 1, а) и на одном из его островов (о. Кизи, участки «Южный», «Восточный» и «Центральный», 62°3'21.8" с.ш., 35°12'4.4" в.д.) (рис. 1, б).

Важным обстоятельством, способствовавшим проведению данных исследований, явилось то, что в 2005 и 2013 гг. в центральной части

ственно) и лугового («Жарниково 2», 76 растений) сообществ. Посадочным материалом служили 2-летние саженцы карельской березы, имеющие генетическое родство между собой по материнской линии. Опытные участки «Кушнавололок» и «Жарниково 1» созданы на территории лесного сообщества естественного происхождения. Первый из них (участок «Куш-

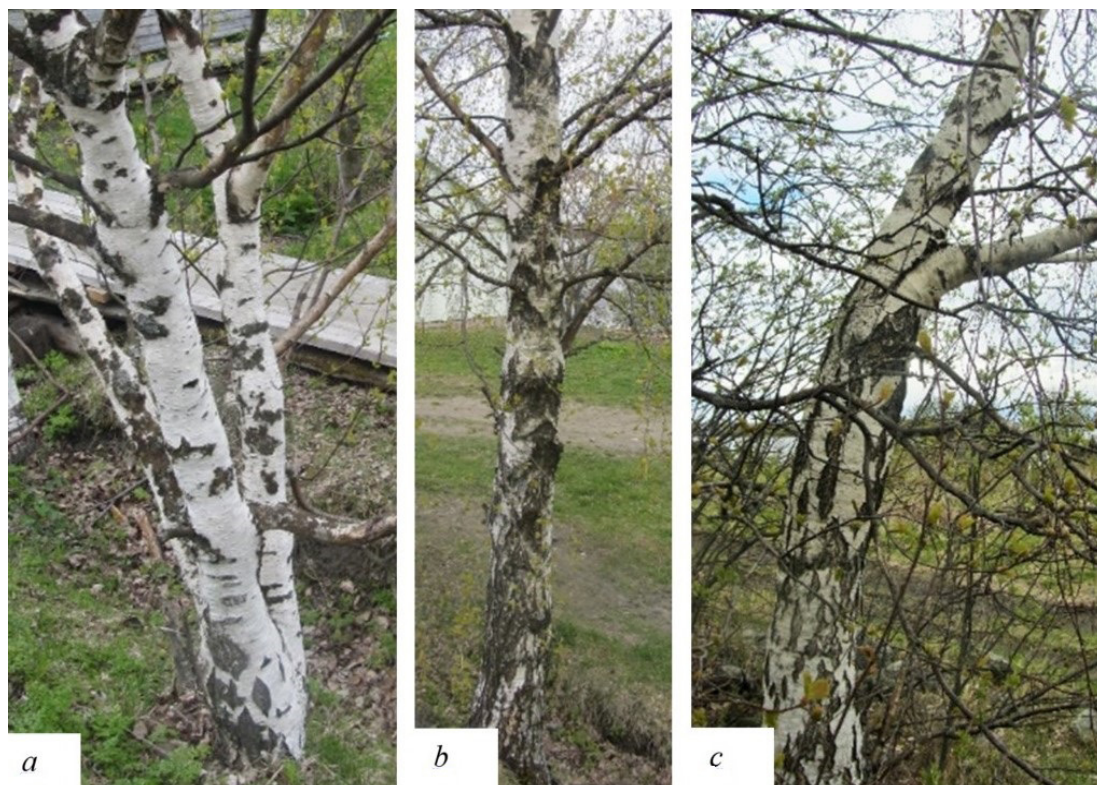


Рис. 2. Деревья *Betula pendula* var. *carelica*, произрастающие на о. Кизи в природной среде, от которых получено семенное (a) и вегетативное (b, c) потомства.

Fig. 2. *Betula pendula* var. *carelica* trees growing naturally on Kizhi Island, from which seed (a) and vegetative (b, c) progenies were obtained.

наволоок») находится вблизи акватории Кижских шхер, характеризуется каменистыми почвами и смешанным составом древостоя, состоящего из лиственных и хвойных пород. Другой участок («Жарниково 1») имеет более высокое расположение над ур. м. и отличается преобладанием в древостое *Pinus sylvestris* L. При посадке саженцев карельской березы предпочтение отдавали лесным опушкам, просветам в пологе древостоя («окнам возобновления») или другим открытым участкам. Опытный участок «Жарниково 2» ранее использовался для сенокоса, и в настоящее время на нем отсутствуют деревья, хотя по периметру он окружен смешанным лиственным насаждением из *Betula* spp., *Salix* spp., *Padus avium* Mill., *Alnus incana* (L.) Moench. Растительность о. Кизи представлена луговыми сообществами, возникшими на территории бывших поселений и прилегающих к ним сельскохозяйственных (пашен, пастбищ, сенокосов).

Для получения вегетативного потомства (путем клонального микроразмножения) исходными стали пять деревьев карельской березы, три

из которых произрастают на о. Кизи, а два — в природной популяции, расположенной на Заонежском п-ове (примерно в 50 км севернее от о. Кизи, с 1984 г. — ГБЗк «Анисимовщина»).

Вегетативное потомство (5 генотипов) получали на основе клонального микроразмножения (рис. 3) в течение 7 месяцев (с февраля по август) и в тот же год высаживали на о. Кизи: в 2015 г. на участках «Южный» и «Восточный» (8 и 15 растений соответственно), в 2019 г. — на участке «Центральный» (10 растений). Для создания стерильной культуры тканей использовали апикальную (верхушечную) меристему вегетативных почек ауксибластов (однолетние удлиненные побеги) (рис. 3, a). Посадочный материал, полученный на основе клонального микроразмножения (рис. 3, b–d), гарантированно сохраняет признаки, свойственные исходным деревьям [15]. Полученная культура тканей стала частью коллекции клонов *in vitro*, созданной нами в Институте леса Карельского научного центра РАН [16].

Для оценки роста карельской березы использовали показатель высоты растений.

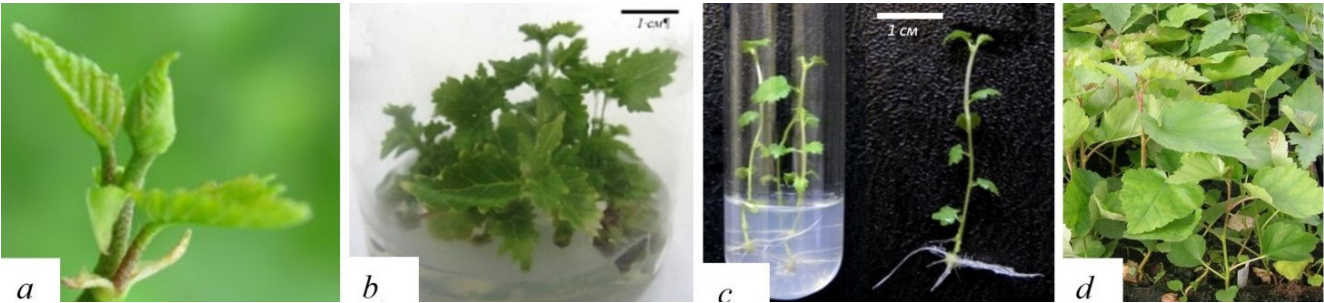


Рис. 3. Основные этапы получения вегетативного (клонового) потомства из вегетативной почки ауксибласта (а) на основе клонального микроразмножения: стерильная культура побегов (b) и их укоренение *in vitro* (c) и *ex vitro* (d).
Fig. 3. Main stages of obtaining vegetative (cloned) progeny from auxiblast vegetative bud (a) through clonal micropropagation: sterile shoot culture (b) and rooting *in vitro* (c) and *ex vitro* (d).

Высоту измеряли в первые два года развития с точностью ± 0.5 мм, а с пяти лет — ± 1.0 см. Наличие узорчатой текстуры в древесине определяли визуально по косвенным признакам, характерным для карельской березы, к которым относятся утолщения на поверхности ствола [17]. Для оценки изменчивости высоты растений использовали коэффициент вариации (C , %), оценка которого осуществлялась по шкале уровней изменчивости, предложенной ранее для древесных растений [18]: $C < 7\%$ — очень низкий уровень изменчивости; $C = 8–12\%$ — низкий; $C = 13–20\%$ — средний; $C = 21–30\%$ — повышенный; $C = 31–40\%$ — высокий и $C > 40\%$ — очень высокий. Наблюдения проводили в период с 2010 по 2023 гг.

Для генотипирования было отобрано вегетативное потомство (полученное *in vitro*) трех деревьев

карельской березы, одно из которых произрастает на о. Кизи (рис. 2, c), а два других — на территории, занимаемой природной популяцией, примерно в 50 км севернее от о. Кизи (ГБЗк «Анисимовщина»). Выделение ДНК проводили на основании СТАВ (Cetrimonium Bromide) протокола [19, 20]. В ходе исследований использовали SSR (simple sequence repeats), или микросателлитные маркеры (табл. 1), рекомендованные для видов рода *Betula* L. (локусы L1.10, L2.2, L3.1, L5.4, L7.1, L7.3, L022) [21–24].

Полимеразную цепную реакцию выполняли с использованием коммерческих наборов согласно протоколам фирм-производителей. Электрофоретический анализ SSR-маркеров проводили на генетическом анализаторе ABI Prism 310 (Applied Biosystems, США) в соответствии с программой, рекомендуемой фирмой-производителем. Нуклеотидная структура

Таблица 1. Характеристика микросателлитных локусов и праймеров, использованных для генотипирования клонов *Betula pendula* var. *carelica* (полученных *in vitro*), высаженных на о. Кизи
Table 1. Characteristics of microsatellite loci and primers used for genotyping *Betula pendula* var. *carelica* clones (produced *in vitro*) planted on Kizhi Island

Локус Locus	Нуклеотидная последовательность праймеров 5'–3' Nucleotide sequence of the primers 5'–3'	
	Прямой Forward	Обратный Reverse
L1.10	ACGCTTTCTTGATGTCAGCC	TCACCAAGTTCCTGGTGGAT
L2.2	AGACCATGCCTGGGCCTT	CGCAACAAAACACGATGAGA
L3.1	CTCCTTAGCTGGCACGGAC	CCTTCTTCATAAAACCCTCAA
L5.4	AAGGGCACCTGCAGATTAGA	AAAATTGCAACAAAACGTGC
L7.1	GTTTTGGGTTTCCACTTCCA	ACTGGTAATACCTTTACCAAGCC
L7.3	GGGGATCCAGTAAGCGGTAT	CACACGAGAGATAGAGTAACGGAA
L022	AACGGACAAATTCACGGGTA	GGAGTTCATGGATTGGAGGA

Таблица 2. Выживаемость и высота растений семенного происхождения на участках, созданных для восстановления природной популяции *Betula pendula* var. *carelica* на материковой части ГПЗк «Кижский»**Table 2.** Survival rate and height of plants grown from seeds in sites established to restore the natural population of *Betula pendula* var. *carelica* in the mainland part of the Kizhskii Sanctuary

Участок, год наблюдений Site, year of observation	Число растений, экз. Number of trees	Выживаемость, % от исходного числа растений Survival rate, % of initial number of plants	Высота, М ± m, м Height, M ± m, m	Размах изменчивости, м Variation range, m	Коэффициент вариации (C, %) Coefficient of variation (C, %)
«Кушнаволоок» Kushnavolok					
2010	195	—	0.71 ± 0.13	0.33–0.98	18.9
2011	67	34.36	0.72 ± 0.16	0.38–1.08	22.1
2012	27	13.78	0.78 ± 0.13	0.51–1.17	16.8
2013	13	6.67	0.80 ± 0.11	0.40–1.00	13.5
2015	7	3.58	0.72 ± 0.13	0.48–0.86	18.3
«Жарниково 1» Zharnikovo-1					
2010	54	—	0.67 ± 0.12	0.33–0.93	21.8
2011	53	98.14	0.82 ± 0.14	0.60–1.10	14.4
2012	47	87.03	0.84 ± 0.12	0.67–1.06	13.8
2013	39	72.22	0.81 ± 0.17	0.44–1.23	20.3
2015	31	57.41	0.76 ± 0.19	0.40–1.02	22.8
2017	20	37.03	0.89 ± 0.14	0.58–1.09	15.7
2021	7	12.96	0.77 ± 0.18	0.46–1.01	24.2
«Жарниково 2» Zharnikovo-2					
2015	76	—	1.26 ± 0.24	0.77–1.84	19.3
2017	50	65.79	1.38 ± 0.27	0.82–2.12	19.9
2019	45	59.21	1.67 ± 0.31	1.02–2.48	18.6
2021	42	55.26	1.99 ± 0.31	1.40–2.65	15.7
2023	42	55.26	2.45 ± 0.54	1.69–4.10	21.5

секвенированных ампликонов анализировалась с помощью сервиса BLAST в GenBank NCBI.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рост и развитие растений карельской березы семенного происхождения

Первые опытные участки карельской березы *in situ* с целью восстановления ее природной популяции на территории ГПЗк «Кижский» были созданы нами в 2010 г. на двух лесных участках: «Кушнаволоок» — в прибрежной части на мысе Кушнаволоок (195 растений, 14 площадок) и «Жарниково 1» — вблизи заброшенной д. Жарниково (54 растения, две площадки). На момент посадки около 70% растений имели высоту более 60 см, хотя она варьировала в диапазоне от 33 до 98 см (табл. 2). При этом коэффициент вариации

(C, %) по признаку высоты растений на первом участке равнялся 18.9% и соответствовал среднему уровню, а на втором был немного выше — 21.8%. К осени следующего года на участке «Кушнаволоок» выживаемость растений в среднем составила 34.4%, варьируя от 9 до 78% в зависимости от места расположения площадки в лесном насаждении. Прирост в высоту отмечен лишь у отдельных растений, когда он доходил до 10 см. Эти изменения сопровождалось небольшим повышением коэффициента вариации (22.1%). Спустя два года количество растений резко сократилось, а еще через два года их осталось только 7.

Более высокую выживаемость карельской березы в первые два года после посадки (98 и 87%, соответственно) регистрировали на другом лесном участке — «Жарниково 1» (табл. 2). Здесь почти у 40% растений отмечали прирост в высоту

до 20 см, а у 10% он оказался выше — от 40 до 60 см. В результате у более, чем 60% растений высота варьировала от 67 до 106 см, а коэффициент вариации составил около 14%, что соответствует его среднему уровню. Еще у 30% растений верхушечные почки полностью сформировались, но прирост отсутствовал. В последующие годы на участке «Жарниково 1», расположенном, как и «Кушнаволоку», в условиях лесного сообщества, произошло снижение не только выживаемости растений, но и скорости их роста в высоту. У части из них зафиксированы также повреждения, нанесенные зайцами в виде характерного для них «среза» верхушечного побега. Спустя шесть лет после посадки отмечали лишь единичные растения, высота которых не превышала в среднем 80 см, а прирост отсутствовал или составлял не более 1–3 см.

На основании результатов пятилетних наблюдений за ростом и развитием семенного потомства был организован новый участок «Жарниково 2» (рис. 1, а), но уже не в условиях лесного сообщества, а на терри-

тории бывшего сенокоса. При посадке большинство (57%) саженцев имели компактную корневую систему и хорошо развитую крону. Их исходная высота в среднем была выше 1.2 м, и только у 4% — от 45 до 75 см. В последующие четыре года размах изменчивости по высоте увеличился в 1.2 раза (с 1.07 до 1.46 м), но коэффициент вариации оставался на среднем уровне (около 19%) (табл. 2). Спустя 8 лет из 76 деревьев сохранилось 42 (55.3%). Максимальные потери (26 экз. или 34%) здесь также произошли в первые два года после посадки растений на постоянное место. К настоящему времени их высота в среднем достигла 2.5 м, варьируя в диапазоне от 1.7 до 4.1 м (табл. 2). Среди них наибольшее число (45.2%) имеют высоту от 2.0 до 2.5 м, а 14.3% — более 3.0 м, что повлекло за собой небольшое повышение коэффициента вариации (до 21.5%). За последние два года вертикальный прирост составил в среднем 45 см, а максимальный — 1.9 м. Однако у части растений главный побег оказался сломанным, его замещение происходило за счет активного роста бокового побега. В лесном насаждении такие повреждения могли



Рис. 4. Проявление внешних признаков узорчатой древесины в виде выпуклостей на поверхности ствола у *Betula pendula* var. *carelica* семенного происхождения на участке «Жарниково 2».

Fig. 4. Signs of curled wood expressed as bulges on the trunk surface of *Betula pendula* var. *carelica* propagated from seeds in Zharnikovo-2 site.

Таблица 3. Выживаемость и высота растений вегетативного происхождения на участках, созданных для восстановления природной популяции *Betula pendula* var. *carelica* на о. Кизи, ГПЗк «Кижский»**Table 3.** Survival rate and height of plants obtained through vegetative propagation in sites established to restore the natural population of *Betula pendula* var. *carelica* on Kizhi Island, Kizhskii Sanctuary

Участок, год наблюдений Site, year of observation	Число растений, экз. Number of trees	Выживаемость, % от исходного числа растений Survival rate, % of initial number of plants	Высота, М ± m, Height, M ± m, m	Размах изменчивости, м Variation range, m	Коэффициент вариации (C, %) Coefficient of variation (C, %)
«Южный» Yuzhnyj					
2015	8	—	0.34 ± 0.02	0.32–0.37	5.0
2017	8	100	1.23 ± 0.13	1.00–1.38	10.4
2019	8	100	2.00 ± 0.16	1.83–2.28	8.1
2021	8	100	3.04 ± 0.38	2.50–3.70	12.4
2023	8	100	3.91 ± 0.54	3.10–4.50	13.7
«Восточный» Vostochnyj					
2015	15	—	0.34 ± 0.08	0.25–0.56	23.3
2017	10	66.67	1.23 ± 0.26	0.76–1.67	19.9
2019	9	60.0	1.76 ± 0.25	1.32–2.06	14.2
2021	9	60.0	3.02 ± 0.25	2.85–3.30	8.2
2023	9	60.0	4.6 ± 1.13	3.10–7.00	24.6
Центральный Tsentrallyj					
2019	10	—	1.10 ± 0.28	0.80–1.52	25.6
2021	6	60.0	1.37 ± 0.24	1.11–1.80	18.3
2023	2	20.0	1.88	0.80–1.88	—

нанести дикие животные, например, лоси. К 8-летнему возрасту у некоторых деревьев на поверхности ствола появились небольшие утолщения, которые свидетельствуют о начале формирования в древесине узорчатой текстуры, характерной для карельской березы (рис. 4).

Для сравнения добавим, что пять растений семенного происхождения карельской березы были посажены также на территории о. Кизи. В отличие от одновозрастных растений, произрастающих на материковой части ГПЗк «Кижский» («Жарниково 2»), их высота к настоящему времени составляет в среднем 5 м и выше. Кроме того, у них наблюдается активное формирование узорчатой древесины.

Рост и развитие растений карельской березы вегетативного происхождения

Целесообразность создания опытных участков на территории самого о. Кизи обусловлена тем, что именно здесь в природной среде острова

были обнаружены три дерева карельской березы с характерными для нее визуально заметными признаками, что говорит о том, что это местообитание является вполне подходящим для восстановления данной популяции. Вегетативное потомство от сохранившихся на острове деревьев нами получено путем клонального микроразмножения, часть из которого использована для создания трех опытных участков: в 2015 г. — «Южный» и «Восточный» (8 и 15 растений, соответственно), в 2019 г. — «Центральный» (10 растений) (рис. 1, б). Растения, высаженные на участках «Южный» и «Восточный» в 2015 г., имели высоту в среднем 34 см (табл. 3). При этом коэффициент вариации по данному признаку на первом участке соответствовал очень низкому уровню (5%), а на втором, наоборот, повышенному (23.3%).

К возрасту 8-ми лет 100% выживаемость деревьев зафиксирована только на участке «Южный» (рис. 5). Их высота в среднем составила

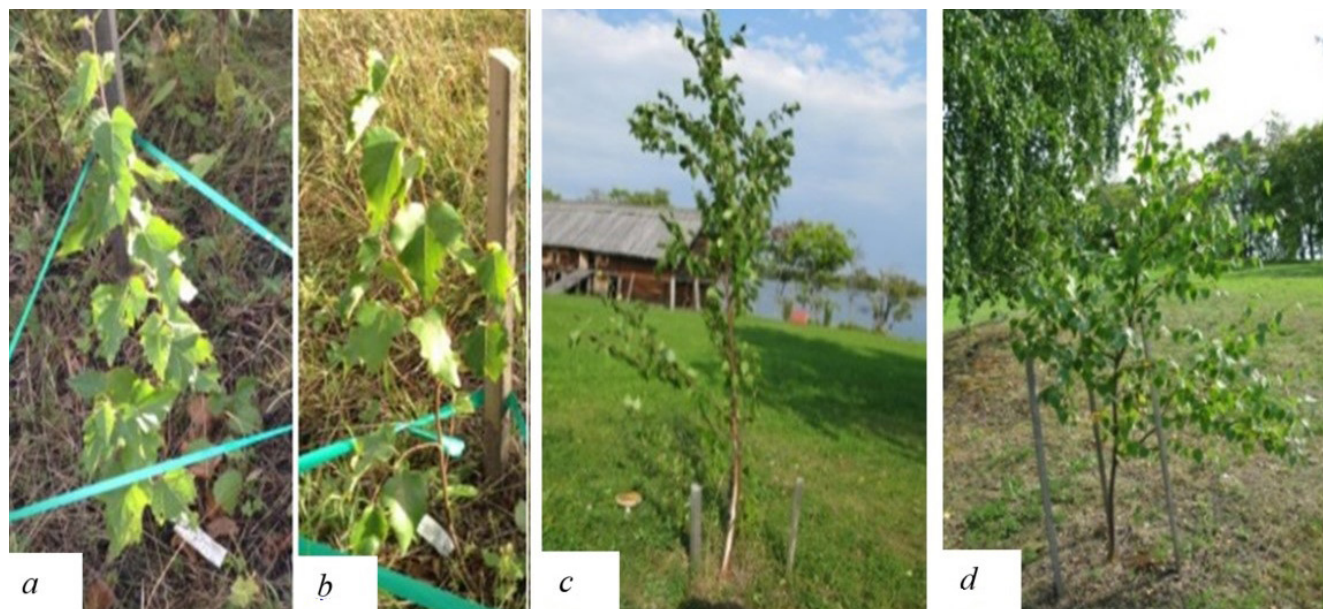


Рис. 5. Внешний вид вегетативного потомства *Betula pendula* var. *carelica* на участке «Южный» в год посадки (a, b) и спустя два года (c, d).

Fig. 5. The appearance of *Betula pendula* var. *carelica* vegetative progeny in Yuzhnyi site in the year of planting (a, b) and two years later (c, d).

3.9 м, а размах изменчивости — от 3.1 до 4.5 м (табл. 3), за исключением одного растения, которое восстанавливается за счет развития порослевого побега от корневой шейки (71 см). На участках «Восточный» и «Центральный» выживаемость саженцев составила 60 и 20%, соответственно (табл. 3). У части из них также наблюдали отмирание главного побега, который в дальнейшем замещался либо боковыми, либо — порослевыми (от корневой шейки) побегами. В результате уровень изменчивости растений по высоте увеличился: на участке «Южный» он достиг среднего уровня (13.7%), а на участке «Восточный» — повышенного (24.6%).

*Молекулярно-генетическая
характеристика клонов карельской березы,
высаженных на о. Киж*

В настоящее время в лесном хозяйстве все шире применяются методы молекулярно-генетического анализа, которые существенно изменили подходы к оценке состояния лесных ресурсов, их генетического разнообразия, идентификации отдельных генотипов [25, 26]. В нашем случае в результате проведения ПЦР-анализа (полимеразной цепной реакции) растительного материала клонов карельской березы, использованных нами для реинтродукции, по-

лучены электрофореграммы, содержащие аллельные варианты исследуемых локусов. По 7 изученным SSR-маркерам составлены мультилокусные паспорта, позволяющие с учетом наличия/отсутствия 29 аллелей идентифицировать генотипы, клоновое потомство которых представлено в настоящее время на о. Киж. Максимальные различия между генотипами выявлены по локусам L1.10 и L2.2 (табл. 4), в которых все аллели являются уникальными и позволяют идентифицировать конкретные клоны. Тестирование локуса L3.1 выявило наличие двух, причем одинаковых, пар аллелей у Кижского клона и одного из клонов, представляющих заонежскую популяцию (Заонежский 1), что свидетельствует об их близком генетическом родстве. Два аллеля, обнаруженные по локусу L7.3 у Кижского клона, присутствуют у каждого из заонежских клонов, но в гомозиготном состоянии. Определенное сходство между заонежскими клонами и Кижским наблюдается по локусу L7.1, где один из двух аллелей является для них одинаковым. Кижский клон также имеет определенное сходство с заонежскими по гетерозиготным локусам L022 (Заонежский 1) и L5.4 (Заонежский 2) и гомозиготному L3.1 (Заонежский 1).

Таблица 4. Молекулярно-генетическая характеристика клонов *Betula pendula* var. *carelica*
Table 4. Molecular genetic characteristics of *Betula pendula* var. *carelica* clones

Название клона Name of the clone	Локусы Loci						
	L1.10	L2.2	L3.1	L5.4	L7.1	L7.3	L022
Заонежский 1 Zaonezhskij 1	+	++	—	++	—	—	—
Заонежский 2 Zaonezhskij 2	++	+	++	—	—	—	++
Кижский Kizhskii	++	++	—	—	—	—	—

Примечание. Плюс — наличие уникальных аллелей в гомозиготном (+) или гетерозиготном (++) состоянии, минус — их отсутствие.

Note. Plus — the presence of unique alleles in a homozygous (+) or heterozygous (++) state, minus — their absence.

В целом Кижский клон отличается от заонежских уникальным аллельным составом по двум локусам L1.10 и L2.2, а также по одному аллелю в локусах L7.1, L5.4, L022. Заонежские клоны характеризуются более разнообразным аллельным составом почти по всем изученным локусам, за исключением L7.1, где один из аллелей для всех клонов является одинаковым, и L7.3, где гомозиготные локусы различаются между собой, но присутствуют в гетерозиготном локусе Кижского клона. Добавим также, что общее количество уникальных аллелей в семи изученных локусах у заонежских клонов по сравнению с Кижским почти в два раза выше.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для изучения возможности реинтродукции и восстановления природной популяции карельской березы на территории ГПЗк «Кижский» было использовано 325 саженцев семенного происхождения и 33 растения, полученных путем клонального микроразмножения с исходной высотой около 70 см. Финские специалисты для посадки карельской березы рекомендуют использовать саженцы высотой 50–60 см [27]. Более мелкие растения считаются неспособными к конкуренции с травянистыми растениями.

Изучение роста и развития семенного потомства карельской березы кижского происхождения в условиях лесных сообществ выявило более высокую выживаемость растений на участке «Жарниково 1» по сравнению с участком «Кушнаволоок», несмотря на небольшую удаленность их друг от друга. По всей вероятности, это обусловлено различиями их местоположения на

полуострове относительно береговой линии, рельефом местности, уровнем грунтовых вод, полнотой насаждения (включая уровень освещенности) и т.п. На обоих участках зафиксированы низкие значения прироста деревьев в высоту или даже его отсутствие. К настоящему времени здесь сохранились лишь единичные растения.

Иные результаты получены в опытах по реинтродукции карельской березы в условиях лугового сообщества, образовавшегося на месте бывшего сенокоса (участок «Жарниково 2»), где к возрасту 8 лет средняя высота деревьев достигла 2.5 м, а выживаемость составила около 55%. Основной причиной утраты части растений на данном участке явилась низкая конкурентоспособность карельской березы относительно высокой травянистой растительности [28], о чем свидетельствовали слабый прирост и низкие значения высоты растений на третий и особенно четвертый годы развития. Отставание в росте, в свою очередь, по-видимому, не позволило растениям в короткий срок выйти из-под травяного яруса. Исправить такую ситуацию могли бы регулярные агротехнические уходы [15, 29], которые однако не проводились. Следует отметить, что высота одновозрастных растений карельской березы, посаженных на о. Кизи, где регулярно ведутся агротехнические уходы, оказалась в среднем в 2 раза выше, и у части из них на поверхности ствола уже проявились явно выраженные косвенные признаки узорчатой текстуры в древесине.

Более высокой выживаемостью характеризуется вегетативное потомство карельской березы, полученное в результате клонального микроразмножения, однако со временем общее количество таких

растений на острове, к сожалению, сократилось. Основной причиной этого явились механические повреждения коры в нижней части стволов у растений в период проведения уходов и скашивания травянистой растительности. Хотя в ряде случаев при повреждении главного побега у березы происходило его замещение боковыми, один из которых в дальнейшем становился главным. В отдельных случаях отмечали восстановление растений за счет формирования порослевых побегов у корневой шейки. Это отразилось на показателях их роста в высоту, которые оказались с «отрицательным знаком» из-за сломанного главного побега. Дополнительным негативным фактором для выживания растений на о. Кизи (в частности, на участках «Центральный» и «Восточный») оказались экстремально жаркие дни (+35 °C и выше), наблюдавшиеся в летний период 2021 г., когда из-за отсутствия дополнительного полива часть растений погибла.

Следует добавить, что на о. Кизи, так же как и на материковой части ГПЗк «Кижский», у нескольких растений зафиксированы повреждения, нанесенные зайцами. В условиях Карелии в зимний период, когда доступность кормов резко снижается, заяц-беляк в качестве корма использует древесно-кустарниковую растительность. Его основу составляют *Salix* spp. (41%), *Betula* spp., (21%) и *Populus tremula* L. (15%). На вырубках, где преобладает береза, она занимает основное место в питании зайца [29]. В зимний период обычно они «срезают» верхушки молодых растений, которые находятся над уровнем снежного покрова [15]. И хотя большого ущерба в целом зайцы не наносят, в результате их действий у карельской березы часто формируется короткоствольная форма роста с несколькими примерно одинаково развитыми стволами, при наличии которых в определенной степени снижается объем древесины, а иногда и ее качество. Не исключено также, что гибель саженцев могла произойти в результате повреждений, нанесенных другими дикими (лосями, медведями и кабанами) или домашними (коровами) животными.

Негативное влияние на рост и развитие растений, высаженных *in situ*, могла оказать и более низкая освещенность в условиях лесного сообщества, зафиксированная нами на участках «Кушнаволоку» и «Жарниково 1», по сравнению с луговыми сообществами на материковой части ГПЗк «Кижский» («Жарниково 2») и на трех участках островной части («Южный», «Восточный» и «Центральный»).

Сравнение показателей роста карельской березы на разных участках реинтродукции *in situ*, показало, что спустя 8 лет после их создания высота деревьев в среднем на территории материковой части ГПЗк «Кижский» (участок «Жарниково 2») составила 2.5 м, а на островной (участок «Южный») — 3.9 м (рис. 6). Заметим также, что исходные значения средней высоты растений при посадке на лесном участке (в 2015 г.) составляли 1.3 м или немного выше, а на острове — не более 40 см. Столь существенная разница в скорости роста растений обусловлена, по-видимому, не столько их происхождением (семенное — на первом участке, вегетативное — на втором), сколько условиями роста и прежде всего наличием или отсутствием агротехнических уходов. Не исключено, что из-за высокого травостоя указанные участки могли различаться по уровню освещенности. Так, на участке «Жарниково 2» в результате слабой конкурентоспособности относительно травянистой растительности и других сопутствующих быстрорастущих лиственных древесных пород у карельской березы, как правило, снижалась скорость роста, растения ослабевали и даже выпадали из насаждения.

Следует отметить, что на материковой части ГПЗк «Кижский» в разные годы коэффициент вариации растений по высоте варьировал от 13.5 до 24.5%. Однако в среднем на участках «Кушнаволоку», «Жарниково 1», «Жарниково 2», он оказался практически одинаковым и составил соответственно 18, 19 и 19% (что отвечает среднему уровню изменчивости), несмотря на значительные различия опытных участков по освещенности, году сбора семян (2007 или 2012 г.) и году посадки саженцев (2010 или 2015 г.). По нашему мнению, это обусловлено тем, что семенное потомство имеет значительное генетическое родство по материнской линии. Вместе с тем показатели амплитуды изменчивости свидетельствуют о заметном влиянии на рост и развитие растений условий внешней среды.

Низкая величина коэффициента вариации (от 5 до 10.3%) для такого признака как высота растений, отмеченная преимущественно в вегетативном потомстве карельской березы, очевидно, обусловлена генетической однородностью клонов и лишь небольшими различиями, свойственными исходным генотипам, которые стали объектами клонирования.

Изучение полиморфизма микросателлитных маркеров у вегетативного потомства карельской

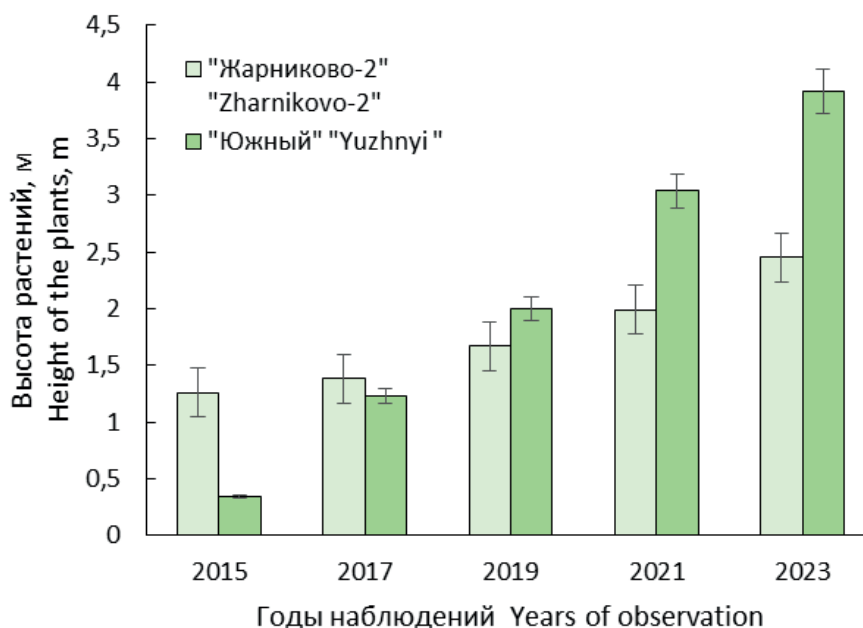


Рис. 6. Динамика роста растений *Betula pendula* var. *carelica* семенного происхождения (участок «Жарниково 2») и вегетативного (участок «Южный») на территории ГПЗк «Кижский».

Fig. 6. Growth dynamics of *Betula pendula* var. *carelica* plants grown from seeds (Zharnikovo-2 site) and through vegetative propagation (Yuzhnyi site) in Kizhskii Sanctuary.

березы показало, что заонежские клоны отличаются разнообразием по 15 аллелям, расположенным в шести локусах (L1.10, L3.1, L5.4, L7.1, L7.3 и L022), а кижский клон — по 7 аллелям в пяти локусах (L1.10, L2.2, L5.4, L7.1 и L022). По всей вероятности, это связано с происхождением деревьев: заонежская популяция (ГБЗк «Анисимовщина») характеризуется довольно высокой численностью карельской березы (более 1 тыс. деревьев) и, соответственно большим генетическим разнообразием [30], а на о. Кижь в природных условиях произрастают сейчас и произрастали ранее лишь единичные деревья, вследствие чего генетическое разнообразие здесь гораздо ниже. В то же время значительные различия между клонами выявлены по локусам L1.10 и L2.2, в которых все аллели являются уникальными и некоторые из них находятся в гомозиготном состоянии. Ранее эти локусы наряду с другими были рекомендованы для генетической идентификации различных видов рода *Betula* L. [31].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti (Betulaceae) является важным компонентом природно-культурного на-

следия Заонежья, представленного на территории ГПЗк «Кижский», где во второй половине 20-го века на его материковой части произрастало более 200 деревьев разного возраста. Однако к настоящему времени здесь, как и на всей территории Республики Карелия (а, следовательно, и в России) она по сути оказалась на грани исчезновения. Очевидно, незаконные рубки, совершенные в 90-е годы, явились главной причиной резкого сокращения численности и ухудшения возрастной структуры популяции карельской березы, которая в первой половине 20-го века считалась одной из наиболее крупных среди известных тогда в Карелии. Добавим, что особое опасение вызывает тот факт, что в настоящее время у карельской березы отсутствует жизнеспособный подрост.

Проведенные исследования позволили выявить основные причины, которые привели к низкой сохранности карельской березы на трех из пяти вновь созданных опытных участках. Среди ведущих факторов, оказавших негативное влияние на выживаемость растений и показатели их роста и развития, следует, прежде всего, назвать недостаток освещенности на участках в лесных сообществах (участки «Кушнаволок» и «Жарниково 1»). В условиях лугового сообщества, особенно на материковой части

ГПЗк «Кижский» («Жарниково 2»), из-за отсутствия своевременных и регулярных уходов наблюдалось активное зарастание опытных участков травянистой растительностью, которая конкурировала с карельской березой за свет и питательные вещества. На островной территории (участки «Южный», «Восточный» и «Центральный»), наоборот, неправильное использование триммера при выполнении покосов привело к серьезным повреждениям коры в нижней части стволов растений и стало критичным для их выживания. Отрицательной для выживания растений на острове стала также высокая температура (+35 °C и выше), не характерная для данного региона. В качестве дополнительного негативного фактора следует назвать отсутствие должного внимания к проведению защитных мероприятий против диких и домашних животных. Однако, несмотря на то, что в силу разных причин на территории ГПЗк «Кижский» сохранилось только 15% посаженных растений карельской березы семенного происхождения и 58% — вегетативного (в целом 70 деревьев), они в совокупности представляют собой ценный генофонд для проведения дальнейших работ, направленных на воспроизводство этого уникального представителя европейской лесной дендрофлоры.

Из полученных данных также следует, что при реинтродукции карельской березы желательно по возможности осуществлять обогащение ее генофонда. Например, результаты генотипирования показали, что заонежские клоны, полученные от деревьев, произрастающих в ГБЗк «Анисимовщина», характеризуются более широким набором индивидуальных аллелей и, соответственно, обладают большим генетическим разнообразием по сравнению с деревом, имеющим кижское происхождение. Из семи изученных микросателлитных маркеров наибольшие различия между клонами установлены по двум локусам (L1.10 и L2.2), в которых все аллели оказались уникальными и некоторые из них находятся в гомозиготном состоянии. Генотипирование позволило также составить индивидуальные паспорта клонов, использованных для восстановления природной популяции на территории ГПЗк «Кижский», которые могут применяться, в том числе, и для их идентификации в случае незаконной рубки.

В целом к настоящему времени в результате реинтродукции карельской березы *in situ*, осуществленной нами на территории ГПЗк «Кижский», сохранились и находятся в хорошем состоянии, как указано выше, 70 деревьев, из них 3 являются местными, которые произрастают здесь исторически; 48 (возраст 10

и 15 лет) — это семенное потомство одного из них, а 19 (возраст 4 и 8 лет) — это вегетативное потомство, полученное путем клонального микроразмножения.

Таким образом, проведенное в течение более чем 15 лет изучение выживаемости, роста и развития карельской березы с целью ее реинтродукции на территории ГПЗк «Кижский» показало целесообразность и перспективность использования посадочного (исходного) материала как семенного происхождения (в том числе от свободного опыления), так и вегетативного, полученного с привлечением современных биотехнологий. При этом семенное потомство позволяет расширить генетическое разнообразие восстанавливаемой (или вновь создаваемой) популяции карельской березы, а вегетативное — сохранить ее отдельные уникальные генотипы как *in situ* (т.е. в исторически родной для нее природной среде), так и в составе коллекции клонов *in vitro*, обеспечивая в дальнейшем воспроизводство растений с гарантированными признаками исходных деревьев. Кроме того, накопленный к настоящему времени опыт реинтродукции карельской березы, в том числе на территории музея-заповедника «Киж», убеждает, что при соответствующих мерах ухода она вполне способна расти и развиваться, давая хороший прирост и высокоценную узорчатую древесину в достаточно широком диапазоне местобитаний. А применение новых подходов, таких как клональное микроразмножение *in vitro* и генотипирование, может обеспечить существенное расширение реализации этих возможностей, сохраняя при этом уникальные генотипы карельской березы, составляющие важную часть природного наследия не только Карелии, но и России в целом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность Р.С. Мартыанову за организацию и проведение исследований на территории музея-заповедника «Киж», а также Н.Е. Петровой, О.С. Серебряковой, А.И. Степановой и Е.Э. Костиной, которые в разные годы принимали участие в проведении лабораторных и/или полевых работ. Особая благодарность П.С. Кирьянову (Институт леса Национальной академии наук Беларуси), который провел молекулярно-генетическую оценку клонов карельской березы, использованных в данном исследовании.

Финансирование исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (Институт леса КарНЦ РАН — № FMEN-2021-0018 и Институт биологии КарНЦ РАН — № FMEN-2022-0004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Vetchinnikova L. V., Titov A. F. 2020. The Karelian Birch: a Unique Biological Object. — Biol. Bull. Rev. 10(2): 102–114. <https://doi.org/10.1134/S2079086420020085>
2. Реймерс Н. Ф., Штильмарк Ф. Р. 1978. Особо охраняемые природные территории. М. 296 с.
3. Красилов В. А. 1992. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М. 174 с.
4. Иванов А. Н., Чижова В. П. 2010. Охраняемые природные территории. М. 184 с.
5. Белоусова Н. А. 1992. Лесные и ботанические заказники Карелии — Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 71–81.
6. Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. 2000. Особо охраняемые природные территории Карелии. Петрозаводск. 312 с.
7. Соколов Н. О. 1950. Карельская береза. Петрозаводск. 116 с.
8. Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. 2018. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении генофонда карельской березы. — Труды КарНЦ РАН, сер. Экологические исследования. 10: 3–11. <https://doi.org/10.17076/eco912>
9. Красная книга Карелии: редкие и нуждающиеся в охране растения и животные. 1985. Петрозаводск. 180 с.
10. Красная книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск. 368 с.
11. Красная книга Республики Карелия. 2020. Белгород. 448 с.
12. Красная книга Владимирской области. 2010. Владимир. 400 с.
13. Особо охраняемые природные территории Республики Карелия. 2017. Петрозаводск. 432 с.
14. Отчет по инвентаризации деревьев березы карельской в Заонежском спецлесхозе Республики Карелии. 81-ЛХ. 1992. Т. II. Пояснительная записка. Москва. С. 188–189.
15. Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. 2013. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск. 312 с. <http://elibrary.krc.karelia.ru/235/>
16. Коллекция *in vitro* клонов редких видов сем. Betulaceae. <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>
17. Vetchinnikova L. V., Titov A. F. 2023. Curly Birch: Some Secrets Remain. — Biol. Bull. Rev. 13(2): 162–174. <https://doi.org/10.1134/S207908642302010X>
18. Мамаев С. А. 1973. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. 284 с.
19. Падутов В. Е., Баранов О. Ю., Воронаев Е. В. 2007. Методы молекулярно-генетического анализа. Минск. 176 с.
20. Кирьянов П. С., Баранов О. Ю., Маслов А. А., Падутов А. В. 2019. Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона. — Молекулярная и прикладная генетика. 26: 45–55.
21. Kulju K. K. M., Pekkinen M., Varvio S. 2004. Twenty-three microsatellite primer pairs for *Betula pendula* (Betulaceae). — Mol. Ecol. Notes. 4(3): 471–473. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00704.x>
22. Gürçan K., Mehlenbacher S. A. 2010. Transferability of microsatellite markers in the Betulaceae. — J. Amer. Soc. Hort. Sci. 135(2): 159–173. <https://doi.org/10.21273/JASHS.135.2.159>
23. Федулова Т. П., Исаков Ю. Н., Корчагин О. М., Исаков И. Ю., Кондратьева А. М., Ржевский С. Г. 2017. Молекулярно-генетическая дифференциация генотипов березы на основе полиморфизма SSR-маркеров. — Лесотехнический журнал. 7(4): 6–16. https://doi.org/10.12737/article_5a3cef5a94cab2.12952001
24. de Dato G. D., Teani A., Mattioni C., Aravanopoulos F., Avramidou E. V., Stojnc S., Ganopoulos I., Belletti P., Ducci F. 2020. Genetic analysis by nuSSR markers of silver birch (*Betula pendula* Roth) populations in their Southern European distribution range. — Front. Plant Sci. 11: 310. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00310>
25. Падутов В. Е., Баранов О. Ю., Казан Д. И., Ковалевич О. А., Острикова М. Я., Пантелеев С. В., Ивановская С. И., Кулагин Д. В. 2014. Применение молекулярно-генетических методов в лесном хозяйстве Беларуси. — Сиб. лесн. журн. 4: 16–20. <https://www.elibrary.ru/syqtij>

26. Шейкина О. В. 2022. Применение молекулярных маркеров в лесном селекционном семеноводстве в России: опыт и перспективы. — Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2(54): 64–79. <https://www.elibrary.ru/whwxli>
27. Hagqvist R., Mikkola A. 2008. Visakoivun kasvatus ja käyttö. [Выращивание и использование карельской березы]. Hämeenlinna. 168 lk. (На финском языке)
28. Vetchinnikova L. V., Titov A. F. 2021. Specific characteristics of Karelian birch population structure. — Biol. Bull. Rev. 11(4): 414–427.
<https://doi.org/10.1134/S2079086421040095>
29. Соколов А. И. 2016. Повышение ресурсного потенциала таежных лесов лесокультурным методом. Петрозаводск. 178 с.
30. Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л. 2012. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров. — Экол. генетика. 10(1): 34–37.
<https://doi.org/10.17816/ecogen10134-37>
31. Гродецкая Т. А., Ржевский С. Г., Баранов О. Ю., Федулова Т. П., Табацкая Т. М., Машикина О. С. 2020. Исследование генетической структуры размноженных *in vitro* клонов *Betula L.* методом микросателлитного анализа. — Вестник ВГУ, Сер. Химия. Биология. Фармация. 4: 57–63. <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2020/04/2020-04-08.pdf>

Reintroduction and Restoration of *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) Population in Kizhskii State Nature Sanctuary (Karelia Republic)

© 2024. L. V. Vetchinnikova¹, *, A. F. Titov²

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

²Institute of Biology of the Karelian Research Centre
of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

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

Abstract — The article presents the results of 15 years of reintroduction of curly birch, *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, which has resulted in a restoration of one of its largest natural populations, formerly found within the State Nature Sanctuary Kizhskii (in the buffer zone of the Kizhi Open-air Museum, which is included in the UNESCO World Heritage List). Our studies revealed the main reasons for its decline (illegal harvesting, critical age of trees, lack of viable advance regeneration), which has become critical for its survival. Seed (derived from free pollination) and vegetative (from clonal micropropagation) progenies of curly birch, single trees of which were found growing naturally on Kizhi Island were used as the source material (planting stock) for this work. A comparative analysis of the survival rates, growth and development of saplings is given for different habitats in the mainland part of the sanctuary and on Kizhi Island itself. A molecular genetic profile of a number the curly birch trees involved in the reintroduction was determined. A conclusion drawn from our study is that when restoring natural populations of curly birch and creating new ones, it is advisable to use progenies of trees of local origin, even if only few of them have survived in their natural habitats. In doing so, seed progeny will help expand the genetic diversity of the population to be restored (or created), while vegetative progeny — to preserve the unique features of the source trees *in situ* (i.e. in their historically native natural environment).

Keywords: curly birch, *Betula pendula* var. *carelica*, figured timber, resources, Gene pool, survival rate, propagation, growth, development

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are deeply grateful to R. S. Martyanov for organising and conducting the research on the territory of the Kizhi Museum-Reserve, as well as to N. E. Petrova, O. S. Serebryakova, A. I. Stepanova and E. E. Kostina, who participated in laboratory and/or field work in different years. Special thanks to P. S. Kiryanov, who carried out molecular genetic analysis of the curly birch clones used in this study.

The research was funded from the federal budget under state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS — #FMEN-2021-0018, Institute of Biology KarRC RAS — #FMEN-2022-0004).

REFERENCES

1. Vetchinnikova L. V., Titov A. F. 2020. The Karelian Birch: a Unique Biological Object. – Biol. Bull. Rev. 10(2): 102–114. <https://doi.org/10.1134/S2079086420020085>
2. Reimers N. F., Stilmark F. R. 1978. [Specially protected natural areas]. Moscow. 296 p. (In Russian)
3. Krasilov V. A. 1992. [Nature protection: principles, problems, priorities]. Moscow. 174 p. (In Russian)
4. Ivanov A. N., Chizhova V. P. 2010. [Protected natural areas]. Moscow. 184 p. (In Russian)
5. Belousova N. A. 1992. [Forest and botanical sanctuaries of Karelia]. – In: [Protected areas and monuments of nature in Karelia]. Petrozavodsk. P. 71–81. (In Russian)
6. Khokhlova T. Yu., Antipin V. K., Tokarev P. N. 2000. [Specially protected natural areas of Karelia]. Petrozavodsk. 312 p. (In Russian)
7. Sokolov N. O. 1950. [Curly birch]. Petrozavodsk. 116 p. (In Russian)
8. Vetchinnikova L. V., Titov A. F. 2018. The role of protected areas in the conservation of the curly birch gene pool. – Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Ecological Studies Series. 10: 3–11. <https://doi.org/10.17076/eco912> (In Russian)
9. [Red Data Book of Karelia: rare plants and animals that need protection.]. 1985. Petrozavodsk. 180 p. (In Russian)
10. [Red data book of Republic Karelia]. 2007. Petrozavodsk. 369 p. (In Russian)
11. [Red Data Book of the Republic of Karelia]. 2020. Belgorod. 448 p. (In Russian)
12. [Red Book of the Vladimir region]. 2010. Vladimir. 400 p. (In Russian)
13. [Specially protected natural areas of the Republic of Karelia]. 2017. Petrozavodsk. 432 p. (In Russian)
14. [Report on the inventory of curly birch trees in the Zaonezhsky special agricultural enterprise of the Republic of Karelia. 81-LH.] 1992. Vol. II. Explanatory note. Moscow. pp. 188–189. (In Russian)
15. Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. 2013. [Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction]. Petrozavodsk. 312 p. (In Russian) <http://elibrary.krc.karelia.ru/235/>
16. [Collection of in vitro clones of rare species of the family Betulaceae]. <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691>
17. Vetchinnikova L. V., Titov A. F. 2023. Curly birch: some secrets remain. – Biol. Bull. Rev. 13(2): 162–174. <https://doi.org/10.1134/S207908642302010X>
18. Mamaev S. A. 1973. [Forms of intraspecific variability of woody plants (by the example of the Pinaceae family in the Urals)]. Moscow. 284 p. (In Russian)
19. Padutov V. E., Baranov O. Yu., Voropaev E. V. 2007. [Methods of molecular genetic analysis]. Minsk. 176 c. (In Russian)
20. Kiryanov P. S., Baranov O. Yu., Maslov A. A., Padutov A. V. 2019. [Molecular-genetic approaches to the identification of inter- and intraspecies birch hybrids of the Eastern European region]. – Molecular and Applied Genetics. 26: 45–55. (In Russian)
21. Kulju K. K. M., Pekkinen M., Varvio S. 2004. Twenty-three microsatellite primer pairs for *Betula pendula* (Betulaceae). – Mol. Ecol. Notes. 4(3): 471–473. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00704.x>
22. Gürçan K., Mehlenbacher S. A. 2010. Transferability of microsatellite markers in the Betulaceae. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 135(2): 159–173. <https://doi.org/10.21273/JASHS.135.2.159>
23. Fedulova T. P., Isakov Yu. N., Korchagin O. M., Isakov I. Y., Kondratieva A. M., Rzhovsky S. G. 2017. Molecular-genetic differentiation of genotypes of birch on the basis of SSR-markers polymorphism. – Lesotekhnicheskii Zhurnal. 7(4(28)): 6–16. https://doi.org/10.12737/article_5a3cef5a94cab2.12952001 (In Russian)
24. de Dato G. D., Teani A., Mattioni C., Aravanopoulos F., Avramidou E. V., Stojnc S., Ganopoulos I., Belletti P., Ducci F. 2020. Genetic analysis by nuSSR markers of silver birch (*Betula pendula* Roth) populations in their Southern European distribution range. – Front. Plant Sci. 11: 310. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00310>
25. Padutov V. E., Baranov O. Yu., Kagan D. I., Kovalevich O. A., Ostrikova M. Ya., Pantelev S. V., Ivanovskaya S. I., Kulagin D. V. 2014. Application of molecular genetic methods for forestry in Belarus. – Siberian Journal of Forest Science. 4: 16–20. <https://www.elibrary.ru/syqtij> (In Russian)

26. *Sheikina O. V.* 2022. Application of molecular markers in forest breeding and seed production in Russia: Experience and prospects (review). – Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest. Ecology. Nature Management. 2(54): 64–79. <https://www.elibrary.ru/whwxli> (In Russian)
27. *Hagqvist R., Mikkola A.* 2008. Visakoivun kasvatus ja käyttö. [Growing and using curly birch]. Hameenlinna. 168 lk. (In Finnish)
28. *Vetchinnikova L. V., Titov A. F.* 2021. Specific characteristics of Karelian birch population structure. – Biol. Bull. Rev. 11(4): 414–427. <https://doi.org/10.1134/S2079086421040095>
29. *Sokolov A. I.* 2016. [Increasing the resource potential of taiga forests by silvicultural method]. Petrozavodsk. 178 p. (In Russian)
30. *Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Rendakov N. L.* 2012. Estimation of genetic diversity of Karelian birch populations in Karelia using microsatellite markers. – Ecological genetics. 10(1): 34–37. <https://doi.org/10.17816/ecogen10134-37> (In Russian)
31. *Grodetskaya T. A., Rzhovsky S. G., Baranov O. Yu., Fedulova T. P., Tabatskaya T. M., Mashkina O. S.* 2020. Research of the genetic structure of breeding *in vitro* *Betula* L. clones by microsatellite analysis. – Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy. 4: 57–63. <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2020/04/2020-04-08.pdf> (In Russian)

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ *VACCINIUM MYRTILLUS* (ERICACEAE) В ГОРАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

© 2024 г. И. Э. Емузов¹ *, Х. М. Назранов¹, М. И. Малкандуева¹, А. А. Гадиева¹

¹Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет

им. В. М. Кокова, г. Нальчик, Россия

*e-mail: igor.emuzov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2024 г.

После доработки 03.05.2024 г.

Принята к публикации 06.05.2024 г.

На основе 41 географической записи встречаемости черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. в горах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) построены модели пространственного распределения вида в регионе, включая общее распространение, распространение лесных и луговых популяций. В качестве основного метода моделирования использован Maxent (Maxent software for species habitat modeling) как один из наиболее эффективных при построении моделей потенциального распространения биологических объектов на основе точек присутствия. Основными абиотическими факторами пространственного распределения черники являются сезонность осадков (коэффициент вариации C — не более 30%) и количество осадков в летний квартал (300–370 мм), характеризующие оптимальные местообитания вида как участки с умеренной увлажненностью. Средняя минимальная температура наиболее холодного месяца в оптимальных местообитаниях *V. myrtillus* составляет не менее -13°C , что, вероятно, связано с чувствительностью вида к промерзанию почвы. Крутизна склона имеет наименьшее значение для распространения *V. myrtillus*: наиболее пригодные местообитания спрогнозированы как на пологих участках, так и на крутых склонах с уклоном в среднем до 40° . Приоритетные для охраны участки с наибольшей вероятностью обнаружения *V. myrtillus* (80–100%) в Кабардино-Балкарской Республике сконцентрированы по облесенным речным террасам и склонам гор в субальпийском и альпийском поясах Баксанского, Чегемского, Черекского, Суканского и Хазнидонского ущелий.

Ключевые слова: *Vaccinium myrtillus*, пространственное распределение, SDM модели, Maxent., Кабардино-Балкарская Республика

DOI: 10.31857/S0033994624040056, **EDN:** PQUSOI

Черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L. — невысокий, до 25–30 см, листопадный кустарничек семейства *Ericaceae* L. [1], имеющий большое ресурсное значение. Черно-фиолетовые шаровидные плоды с интенсивно окрашенной мякотью являются ценным источником микроэлементов, витаминов, сахаров и других биологически активных веществ [2, 3]. В горных районах Кабардино-Балкарской Республики (Кабардино-Балкарии, КБР) плоды черники — популярный объект побочного лесопользования, традиционно заготавливаемый местным населением [4]. На фоне возрастающего туристического потока в КБР на местных рынках и в кафе значительно вырос также спрос на

фиточаи и травяные сборы, включающие в состав побеги черники [5]. Заготовка побегов *V. myrtillus*, наряду с вырубкой лесов при строительстве объектов туристической инфраструктуры, привели к сокращению площади черничников и внесению вида в региональную Красную книгу [5].

Несмотря на активное использование ягодника, закономерности распространения *V. myrtillus* в регионе изучены слабо. В литературе представлены отдельные данные о фитоценотической приуроченности (сосновые и березово-сосновые леса, альпийские луга) и местах произрастания черники обыкновенной в КБР [4–6]. Указаны высотные границы (2000–2500 м над ур. м.) распростране-

ния сосновых лесов с доминированием *V. myrtillus* в живом напочвенном покрове (проективное покрытие вида в среднем 70–75%) [7]. Однако сведения об абиотических факторах, обуславливающих распространение вида в верховьях горных ущелий, практически отсутствуют. Вместе с тем эти сведения необходимы для выявления наиболее благоприятных для произрастания черники условий с последующим выделением территорий, приоритетных для охраны вида.

Учитывая сложный горно-долинный рельеф и труднодоступность многих территорий, характерных для произрастания *V. myrtillus* в КБР, для изучения пространственного распределения вида в горах целесообразно применение неинвазивных технологий, в том числе методов пространственного моделирования. Последние позволяют интегрировать данные наземных наблюдений с топографическими и климатическими моделями, экстраполировать полученные для отдельных участков результаты на всю анализируемую площадь [8, 9]. Использование пространственного моделирования снижает трудоемкость, повышает эффективность и объективность исследований в труднодоступных горных районах [10, 11]. Научно-методическим методом пространственного моделирования, доказавшим свою эффективность в исследованиях компонентов горных экосистем Кавказа [11–13], является моделирование пространственного распределения видов (Species distribution modeling, SDM) [8, 9]. Этот метод позволяет выявить статистические зависимости между географическими данными о встречаемости биологических объектов (точками присутствия) и наборами экологических переменных (климатических, топографических, почвенных и т. п.) для прогнозирования пространственного распределения видов [8, 9]. Использование SDM моделей позволит выявить основные экологические предикторы потенциального распространения *V. myrtillus* в горах КБР и картировать оптимальные для произрастания вида территории, приоритетные для его охраны.

Цель исследования — изучить закономерности распространения *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарской Республики и выделить оптимальные для произрастания вида территории с использованием методов пространственного моделирования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2022–2023 гг. в верховьях горных ущелий Кабардино-Балкарии, занимающей центральную (наиболее высокогорную) часть северного макросклона Большого Кавказа. Район исследований, высотный диапазон которого составил 1860–2700 м над ур. м. (субальпийский и альпийский пояса), характеризуется континентальным климатом с прохладным летом и альпийским климатом (соответственно Dfc и ET по классификации Кеппена-Гейгера) с увеличением сухости и континентальности на высотном градиенте [11]. В пределах субальпийского и альпийского поясов наиболее характерным типом растительности является луговая (мезофильные и остепненные, редко влажные луга). Встречаются также редкостойные сосняки (*Pinus sylvestris* L.), березовые (*Betula litwinowii* Doluch., *B. pendula* Roth и *B. raddeana* Trautv.) и смешанные леса, кобрезиевые и кустарниковые пустоши, скально-осыпные сообщества. Основу почвенного покрова района исследований составляют среднemosные (20–40 см), рыхлодернинные горно-луговые и горные лугово-степные субальпийские почвы.

В ходе экспедиционных исследований выявлена 41 точка присутствия (GPS-координаты) *V. myrtillus*. Географические записи были проверены на наличие дубликатов (более одной точки на 30 м²) с помощью функции «clean duplicate» в пакете ntBox ver. 0.6.6.6 в R [14]. В отсутствие дубликатов координаты всех точек включены в анализ. Из них 21 точка выявлена в границах сосновых и березово-сосновых лесов, образованных *Pinus sylvestris* с примесью *Betula litwinowii* и *B. pendula*: две точки у подножия г. Чегет, две точки в окр. селения Терскол, пять — в ущелье р. Адыл-Су (1950–2350 м над ур. м.), две — в ущелье Шхельда, по одной точке на склонах г. Когутай, в районе Поляны Нарзанов (долина р. Баксан), в окр. альплагеря «Безенги», в ущельях Ирик-Чат, Кыртык, Сылтран, Башиль, Гара-Аузусу, Тютюсу, в урочище Харбаз. Соответственно 20 географических записей выполнено в границах альпийских лугов: по три точки — на склонах г. Чегет и в урочище Уштулу, по две — в верховьях ущелий Тютюсу и Уллу-Тау, в урочище Джилы-Су, в окр. альплагеря «Безенги», по одной точке в ущельях Юсеньги, Адыл-Су, Ирик-Чат, Кыртык, Думала, Жюрюшкусю.

В качестве экологических предикторов использовали набор биоклиматических характеристик

BioClim из базы WorldClim2 [15]: bio1 — среднегодовая температура, °C; bio2 — среднемесячная амплитуда температур, °C; bio3 — изотермальность $((\text{bio2}/\text{bio7}) \times 100)$, %; bio4 — температурная сезонность (стандартное отклонение температуры), %; bio5 — максимальная температура наиболее теплого месяца, °C; bio6 — минимальная температура наиболее холодного месяца, °C; bio7 — годовая амплитуда температур, °C; bio8 — средняя температура наиболее влажного квартала, °C; bio9 — средняя температура наиболее сухого квартала, °C; bio10 — средняя температура наиболее теплого квартала, °C; bio11 — средняя температура наиболее холодного квартала, °C; bio12 — годовые осадки, мм; bio13 — количество осадков в наиболее влажный месяц, мм; bio14 — количество осадков в наиболее сухой месяц, мм; bio15 — сезонность осадков (коэффициент вариации), %; bio16 — количество осадков в наиболее влажный квартал, мм; bio17 — количество осадков в наиболее сухой квартал, мм; bio18 — количество осадков в наиболее теплый квартал, мм; bio19 — количество осадков в наиболее холодный квартал, мм. Для характеристики рельефа в местах потенциального распространения *V. myrtillus* использовали топографические переменные цифровой модели рельефа SRTM [16].

Проблема мультиколлинеарности переменных (линейная связь между параметрами не выявлена, но выражена сопряженность в их динамике) приводит к невозможности точного описания

и оценки значимости отдельных факторов при моделировании пространственного распределения видов. Одним из эффективных способов оценки и устранения коллинеарности предикторов является коэффициент инфляции дисперсии (Variance Inflation Factor) [17]. Это статистическая мера, оценивающая степень мультиколлинеарности переменных в модели множественной регрессии. VIF оценивает, насколько увеличивается дисперсия расчетного коэффициента регрессии, если независимые переменные взаимосвязаны. Значение VIF, равное 1, указывает на отсутствие корреляции; значение VIF, превышающее 1, указывает на проблематичный уровень мультиколлинеарности, когда новые переменные не предоставляют дополнительной информации, помимо той, что уже предоставлена независимыми переменными в модели. Для проведения теста VIF использовали пакет usdm ver. 2.1–6. в R [18]. После устранения высоко коррелирующих переменных (порог $VIF \leq 5$) в анализ включены четыре предиктора — три биоклиматических и одна топографическая характеристики (табл. 1). Разрешение слоев для SDM моделей *V. myrtillus* составило 30 м/пиксель.

Для построения SDM моделей *V. myrtillus* использовали программу Maxent (Maxent software for species habitat modeling) ver. 3.4.3 [19] в пакете dismo в R [20], одну из наиболее простых и эффективных при моделировании по точкам присутствия [19, 21]. Суть алгоритма MaxEnt состоит в том, что модель

Таблица 1. Не коррелирующие (умеренно коррелирующие) переменные WorldClim2 и SRTM, отобранные с помощью теста VIF (порог $VIF \leq 5$)

Table 1. Non-correlating (moderately correlating) WorldClim2 and SRTM variables selected by the VIF test (VIF threshold ≤ 5)

Кодировка переменной Variable code	Полное название, единицы измерения параметра Complete name, units	VIF
WorldClim2		
bio6	Минимальная температура наиболее холодного месяца, °C The minimum temperature of the coldest month, °C	3.12
bio15	Сезонность осадков (коэффициент вариации), % Precipitation seasonality (coefficient of variation), %	2.42
bio18	Количество осадков в наиболее теплый квартал, мм Precipitation in the warmest quarter, mm	2.68
SRTM		
Slope	Крутизна склона, ° Slope (steepness), °	1.34

Примечание. VIF (Variance Inflation Factor) — метод устранения коллинеарности между переменными, оценивающий мультиколлинеарность предикторов [17].

Note. VIF (Variance Inflation Factor) — a method for eliminating collinearity between variables, estimating multicollinearity [17].

берет за основу геопривязанные точки местонахождения вида и растровые слои значимых для вида факторов среды. Далее генерируется распределение вероятностей появления объекта по распределениям значений предикторов, аналогичным для местообитаний, в которых обнаружен объект. На основании анализа распределений для каждого пикселя территории рассчитывается Байесовская вероятность и строится модель ареала с характеристиками земной поверхности, удовлетворяющими модели. На следующем этапе вероятность обнаружения вида экстраполируется на анализируемую территорию. Местонахождения с установленной наибольшей вероятностью обнаружения считаются наиболее пригодными для объекта исследований. Maxent, по сути, осуществляет процедуру экстраполяции за пределы многомерной подобласти, занятой объектом, определяя его потенциально возможное распространение. Экстраполяция вероятностей обнаружения объекта на территорию исследования приводит к получению карты с прогнозами вероятности присутствия в каждом пикселе в диапазоне от 0 (объект отсутствует) до 1 (объект присутствует) [19].

Так как использование настроек «по умолчанию» в программе Maxent является одной из распространенных ошибок пространственного моделирования, оптимальные настройки Maxent выявляли в пакете ENMeval ver. 2.0.4 в R [22]. Данный пакет запускает модели для всех комбинаций заданных пользователем настроек и выполняет оценку построенных моделей, позволяя выбрать оптимальные настройки, обеспечивающие баланс между точностью подгонки и сложностью моделей. В работе были рассчитаны популярные оценоч-

ные метрики качества моделей — информационный критерий Акаике для малых выборок AICc (позволяет сравнивать несколько статистических моделей друг с другом для того, чтобы определить, какая из моделей лучше соответствует данным) [23] и площадь под операционной кривой приемника по тестовым данным AUCtest (оценивает специфичность и чувствительность моделей в отличии точек присутствия от случайных точек) [24]. Оптимальные настройки для целей данного исследования выбраны по наибольшим значениям AUCtest при наименьших значениях AICc (табл. 2), характеризующим модели с наилучшими специфичностью и чувствительностью, сложностью и точностью подгонки. Данные настройки использованы для построения итоговых моделей, к которым применяли метод пятикратной кросс-валидации [19]: пять репликаций (повторных вычислений) при 80% точек присутствия в качестве обучающей выборки и 20% точек в качестве тестовой выборки. Метод позволяет поочередно включить все 100% данных о встречаемости в 20% тестовых точек, что обеспечивает относительную независимость наборов данных. Качество итоговых моделей оценивали по усредненному для пяти репликаций значению AUCtest.

Значимость экологических предикторов оценивали по процентному вкладу в модели Maxent, оптимальные значения предикторов получены из кривых отклика [19]. Для построения прогностических карт распределения *V. myrtillus* в границах района исследований выходные файлы Maxent преобразовали в файлы netCDF (Network Common Data Form — двоичный формат файлов, являющийся стандартом для обмена научными данными,

Таблица 2. Прогностическая эффективность и настройки оптимальных моделей Maxent пространственного распределения *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии

Table 2. Predictive performance and settings of optimal Maxent models of *Vaccinium myrtillus* spatial distribution in the Kabardino-Balkarian Republic

Модели Models	AICc	AUCtest	Типы функций Features	Множитель регуляризации Regularization multiplier
SDM_1	383.45	0.96	LQH	0.5
SDM_2	312.06	0.98	LQH	1
SDM_3	454.89	0.95	LQ	0.5

Примечание. SDM_1 — модель, основанная на полном наборе точек присутствия, SDM_2 — модель пространственного распределения лесных популяций, SDM_3 — модель пространственного распределения луговых популяций; AICc — информационный критерий Акаике для малых выборок (модель с наименьшим значением считается оптимальной), AUCtest — площадь под операционной кривой приемника по тестовым данным (оптимальные значения близки к 1).
Note. SDM_1 — the model based on a complete set of presence points, SDM_2 — the model of spatial distribution of forest populations, SDM_3 — the model of spatial distribution of alpine meadow populations; AICc — Akaike’s information criterion corrected (the model with the lowest value is considered optimal), AUCtest — area under the curve (AUC) from test data (optimal values close to 1).

в основном в климатологии, при прогнозировании погоды, изучении изменения климата и геоинформационных системах [25]) и визуализировали в специализированной R-библиотеке для построения тематических карт tMap [26]. Для анализа карт применяли шкалу вероятности обнаружения вида в диапазоне от 0 (синий цвет) до 1 (красный цвет). В качестве оптимальных местообитаний отобраны территории с вероятностью встречаемости черники 80% и выше (порог пригодности 0.8), в качестве пригодных — территории с вероятностью выше 50% (порог пригодности 0.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С использованием выявленных оптимальных настроек Maxent (табл. 2) были построены три SDM модели потенциального распределения *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарии. Модель SDM_1 построена с использованием всего набора точек присутствия и характеризует влияние абиотических факторов в целом на распространение черники. Модели SDM_2 и SDM_3 построены с использованием географических записей соответственно лесных и луговых популяций вида и дополнительно характеризуют влияние типа местообитаний на потенциальное распростра-

нение *V. myrtillus* в границах района исследований. Согласно усредненным значениям AUCtest (табл. 3), все три модели характеризуются высокой прогностической точностью.

Основными абиотическими предикторами пространственного распределения *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарии в целом (модель SDM_1) являются климатические параметры — сезонность осадков (bio15), количество осадков в наиболее теплый квартал (bio18) и минимальная температура наиболее холодного месяца — bio6 (табл. 3). Процентный вклад каждой из этих переменных в построение модели превышает 10%, а их суммарный вклад — более 95%. При этом наиболее значимыми для распространения *V. myrtillus* являются параметры, характеризующие выпадение осадков. Для местообитаний с вероятностью обнаружения вида более 80% характерны стабильные осадки (коэффициент вариации менее 30%), количество которых в наиболее теплый летний квартал составляет 300–370 мм. Эти результаты подтверждают полученные ранее сведения о требовательности *V. myrtillus* к фактору увлажнения, выражающейся в тяготении к местообитаниям со средней (умеренной) степенью увлажненности почвы. Согласно данным Л. Г. Раменского с соавторами [27], в фитоцено-

Таблица 3. Вклад экологических переменных в модели Maxent пространственного распределения *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии

Table 3. Contribution of environmental variables to the Maxent models of *Vaccinium myrtillus* spatial distribution in the Kabardino-Balkarian Republic

Параметры Parameters	SDM_1		SDM_2		SDM_3	
	PC	OV	PC	OV	PC	OV
bio15	60.5	< 30	58.1	< 30	66.9	< 22
bio18	20.2	300–370	25.9	300–370	3.8	330–350
bio6	14.6	-13...-11	10.6	-13...-11	12.7	-14...-12
Slope	4.7	< 40	5.4	< 30	15.6	< 50
AUCtest ± SD	0.95 ± 0.03		0.97 ± 0.05		0.95 ± 0.03	

Примечание. SDM_1 — модель, основанная на полном наборе точек присутствия; SDM_2 — модель пространственного распределения лесных популяций; SDM_3 — модель пространственного распределения луговых популяций; bio6 — минимальная температура наиболее холодного месяца, °C; bio15 — сезонность осадков (коэффициент вариации), %; bio18 — количество осадков в наиболее теплый квартал, мм; Slope — крутизна склона, °C; PC — вклад переменной в построение модели, %; OV — оптимальные значения переменной (вероятность обнаружения вида выше 0.8), полученные из кривых отклика; AUCtest ± SD — площадь под операционной кривой приемника по тестовым данным ± стандартное отклонение (значения усреднены по пяти репликациям).

Note. SDM_1 — the model based on a complete set of presence points; SDM_2 — the model of spatial distribution of forest populations; SDM_3 — the model of spatial distribution of alpine meadow populations; bio6 — the minimum temperature of the coldest month, °C; bio15 — precipitation seasonality (coefficient of variation), %; bio18 — precipitation in the warmest quarter, mm; Slope — slope steepness, °C; PC — contribution of the variable to the model development, %; OV — the optimal values of the variable (species occurrence probability above 0.8) obtained from the response curves; AUCtest ± SD — area under the curve from test data ± standard deviation (values averaged over five replications).

зах вид достигает наибольшего обилия при увлажнении почвы 68–88% (влажно- и сыролуговое увлажнение). Небольшое обилие (покрытие 0.1–0.2%) и единичное произрастание характерно для *V. myrtillus* в условиях сухолугового, а также болотно-лугового и болотистого увлажнения. По шкале переменности увлажнения обильное произрастание вида отмечено авторами при средне обеспеченном водном питании (5–6 ступени), характерном для влажного климата лесной зоны или для менее влажных местообитаний, но с близко расположенными к поверхности почвы грунтовыми водами [27]. Так, в условиях Кировской области черника обыкновенная предпочитает средневлажные почвы и отсутствует в сухих и сырых экотопах [28]. В хвойных лесах Иркутской области проективное покрытие *V. myrtillus* также снижается с нарастанием застойного увлажнения [29]. В условиях северной тайги Европейской России приемлемые для произрастания черники значения увлажненности по шкале Цыганова соответствуют увлажнению от сухо-лесолугового и влажно-лесолугового до сыро-лесолугового и болотно-лесолугового [30], в условиях южной тайги — от средне-степного и лугово-степного до влажно-лесолугового [31]. Исследователями показано отрицательное влияние избыточно влажных и засушливых условий не только на обилие вида в фитоценозах, но и на параметры урожайности черники [28, 29, 32], которые также могут влиять на распространение вида.

На примере Западной Сибири было показано, что требования *V. myrtillus* к влажности почв значимо не отличаются для равнинных (Западно-Сибирская равнина) и горных (Кузнецкий Алатау, Горный Алтай) местообитаний [33]. Наряду с увлажненностью почв (оптимальные значения по

шкале Раменского — 63–69 баллов), распространение черники в горных районах Западной Сибири (до 2200 м над ур. м.) ограничивает фактор промерзания почвы зимой [33]. Согласно нашим исследованиям, для распространения вида в горах оптимальные значения средней минимальной температуры наиболее холодного месяца не должны опускаться ниже –13°С (табл. 3).

Согласно литературным данным, черника предпочитает склоновые части и повышения рельефа [28]. Однако в горах Кабардино-Балкарии рельеф местности оказывает слабое влияние на пространственное распределение *V. myrtillus* в целом (SDM_1) (табл. 3). При этом оптимальными для вида можно считать местообитания с широким диапазоном крутизны — от абсолютно пологих участков (например, сосняки в долинах рек) до склонов с крутизной до 40°С (альпийские луга).

В соответствии с выявленными оптимальными значениями основных абиотических предикторов распространения *V. myrtillus*, местообитания с наибольшей вероятностью обнаружения вида сконцентрированы в долинах крупных рек среднегорий и высокогорий Кабардино-Балкарии — как по речным террасам, так и на склонах Баксанского, Чегемского, Черекского, Суканского и Хазнидонского ущелий (рис. 1а). В меньшей степени территории, потенциально пригодные для произрастания черники обыкновенной, представлены в юго-западной части республики — на обезлесенной территории Северного Приэльбрусья. Площадь прогнозируемых пригодных местообитаний *V. myrtillus* в регионе составляет в целом 472.5 км² (SDM_1), из которых 33% оптимальны для произрастания вида (табл. 4).

Общие закономерности влияния абиотических

Таблица 4. Площади потенциально пригодных и оптимальных местообитаний *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии согласно моделям Maxent

Table 4. Areas of acceptable and optimal habitats of *Vaccinium myrtillus* in the Kabardino-Balkarian Republic by the Maxent distribution models

Модели Models	Пригодные территории, км² Suitable areas, km²	Оптимальные территории, км² Optimal areas, km²
SDM_1	472.5	154.9
SDM_2	288.4	99.0
SDM_3	533.3	201.9

Примечание. SDM_1 — модель, основанная на полном наборе точек присутствия; SDM_2 — модель пространственного распределения лесных популяций; SDM_3 — модель пространственного распределения луговых популяций.
Note. SDM_1 — the model based on a complete set of presence points, SDM_2 — the model of spatial distribution of forest populations, SDM_3 — the model of spatial distribution of alpine meadow populations.

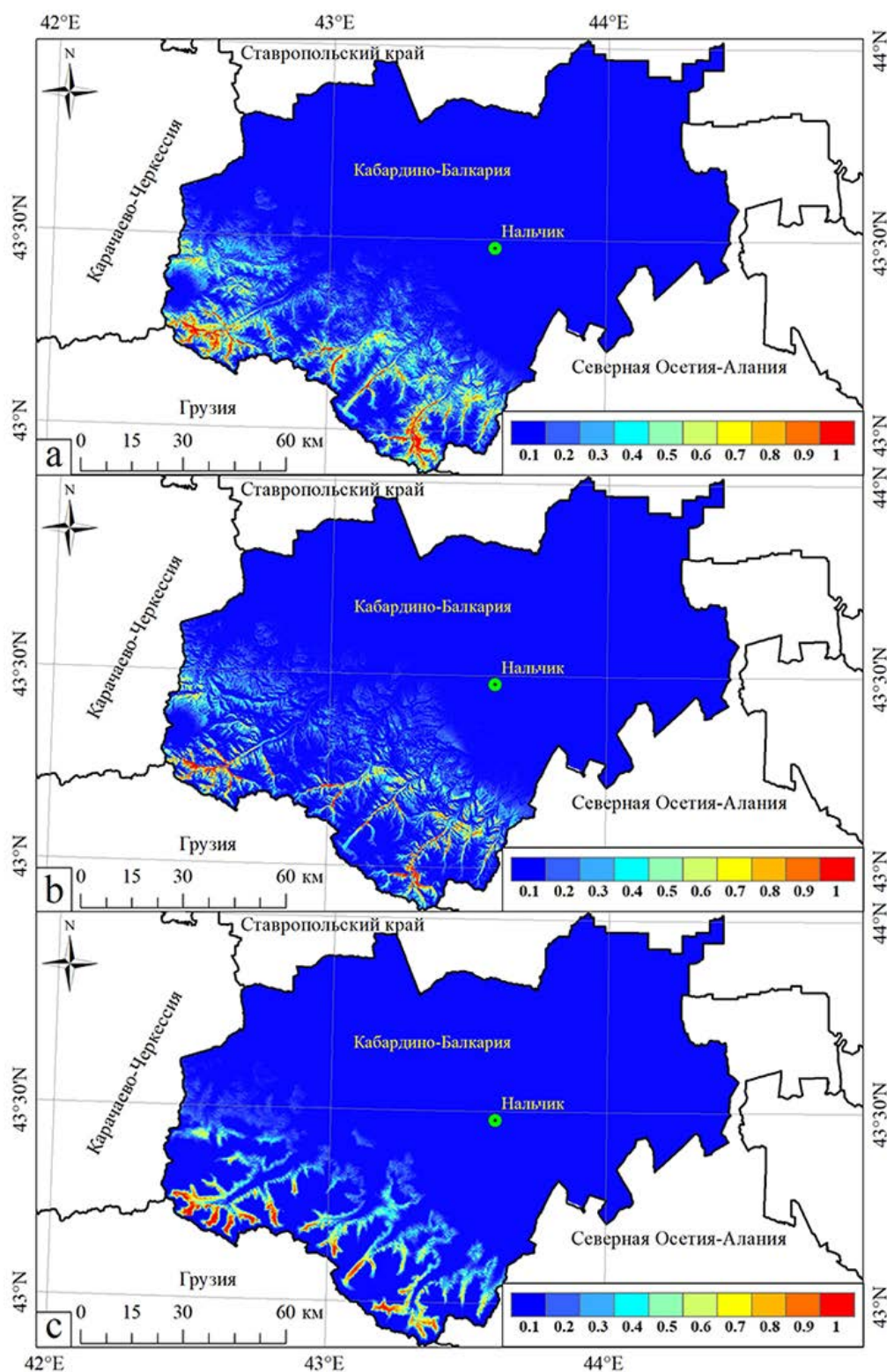


Рис. 1. Карты потенциального распространения *Vaccinium myrtillus* в Кабардино-Балкарии согласно модели, основанной на полном наборе точек присутствия (а), модели распределения лесных популяций (б) и модели распределения луговых популяций (с). 0.1–1 – вероятность обнаружения вида.

Fig. 1. Distribution maps of *Vaccinium myrtillus* potential habitats in the Kabardino-Balkarian Republic according to the model based on a complete set of presence points (a), the model of spatial distribution of forest populations (b) and the model of spatial distribution of alpine meadow populations (c). 0.1–1 – probability of the species occurrence.

факторов на пространственное распределение черники сохраняются при моделировании отдельно лесных местообитаний вида (SDM_2) (табл. 3). Исключение составляет фактор уклона местности, верхняя граница оптимальных значений которого соответствует 30° , что характерно для мест произрастания сосновых лесов на склонах гор Кабардино-Балкарии [7]. Площадь потенциально пригодных и оптимальных местообитаний для лесных популяций *V. myrtillus* в регионе составляет соответственно 61 и 64% от соответствующих показателей, установленных по полной модели SDM_1 (табл. 4). Карта потенциального распространения лесных популяций черники характеризуется более выраженным концентрированием прогнозируемых местообитаний в сосновых лесах по долинам рек (рис. 1б). Тяготение черники обыкновенной к лесным местообитаниям, вероятно, обусловлено теневыносливостью вида и его способностью к микоризообразованию [28, 34]. Так, в Иркутской области оптимальными для произрастания *V. myrtillus* являются горно-таежные лиственничные и сосновые леса с нормальной степенью увлажнения [29]. В горах Западной Сибири (высокогорный Алтай и Кузнецкий Алатау) вид встречается как в высокополотных, так и в разреженных лесах — хвойных (пихта, лиственница, сибирская каменная сосна) или лиственно-хвойных (с участием березы). Оптимум черники в данном регионе приходится на субальпийские редкостойные лесные сообщества гумидных районов высокогорий [33].

Модель SDM_3 пространственного распределения луговых популяций *V. myrtillus* отличается меньшим диапазоном оптимальных значений сезонности осадков и их количества в наиболее теплый квартал при большем диапазоне крутизны склонов. В целом модель характеризует более специфичные климатические условия альпийского пояса гор с выраженной пересеченностью рельефа. Распространение по открытым луговым участкам высокогорий характерно для черники обыкновенной в границах всего ареала [33, 34]. Учитывая обширность альпийских лугов Центрального Кавказа, площадь потенциально пригодных местообитаний *V. myrtillus* согласно модели SDM_3 превышает таковую для первых двух моделей (табл. 4). Участки, пригодные и оптимальные для произрастания вида, прогнозируются не только по долинам основных рек республики,

но и по обширным водоразделам, высокогорным плато, в том числе у северного подножия Эльбруса в юго-западной части Кабардино-Балкарии (рис. 1с).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главными абиотическими предикторами пространственного распределения черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae) в горах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) являются параметры осадков, оптимальные значения которых соответствуют умеренно увлажненным местообитаниям (300–370 мм осадков в летний квартал) с достаточно стабильным увлажнением (коэффициент вариации не более 30%). Меньшее значение для распространения *V. myrtillus* имеют температурные показатели. В частности, средняя минимальная температура наиболее холодного месяца не должна опускаться ниже -13°C . В построение модели, основанной на распространении только луговых популяций этого вида, достаточно большой вклад (около 16%) вносит также фактор уклона местности, при этом крутизна склонов может варьировать в широком диапазоне: от самых низких значений (практически ровные участки) до 50° (крутые склоны, характерные для альпийского пояса гор). Местообитания, потенциально пригодные для лесных популяций *V. myrtillus*, локализованы в речных долинах и на склонах крутизной до 30° .

Оптимальные для произрастания черники территории, приоритетные для охраны вида, сконцентрированы в среднегорьях и высокогорьях Баксанского, Чегемского, Черекского, Суканского и Хазнидонского ущелий Кабардино-Балкарии — по речным террасам, покрытым сосновыми лесами, и на склонах гор в субальпийском и альпийском поясах. При этом картографическая модель, основанная на полном наборе точек, по площади прогнозируемых местонахождений представляет собой средний вариант между территориально более строгой моделью распространения лесных популяций и моделью луговых популяций, предсказывающей более широкое распространение *V. myrtillus* в горах Кабардино-Балкарии. В дальнейшем планируется проведение полевой верификации полученных моделей на участках, которые прогнозируются как оптимальные по условиям для произрастания вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галушко А. И. 1980. Флора Северного Кавказа: определитель: в 3-х т. Т. 3. Ростов-на-Дону. 328 с.
2. Старицын В. В., Полякова Е. В. 2022. Содержание аскорбиновой кислоты в плодах черники (*Vaccinium myrtillus*) в пределах холмогорского тектонического узла Архангельской области. — Успехи современного естествознания. 6: 77–82.
<https://doi.org/10.17513/use.37844>
3. Määttä-Riihinen K. R., Kähkönen M. P., Törrönen A. R., Heinonen I. M. 2005. Catechins and procyanidins in berries of *Vaccinium species* and their antioxidant activity. — J. Agricult. Food Chem. 53(22): 8485–8491.
<https://doi.org/10.1021/jf050408l>
4. Ценкова Н. Л., Гадиева А. А., Гадиев А. Р. 2015. Объекты побочного лесопользования в национальном парке «Приэльбрусье» (Центральный Кавказ). — Аграрный научный журнал. 11: 26–29. <https://elibrary.ru/vctzvl>
5. Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. 2018. Нальчик. 496 с. <https://zapovednik-kbr.ru/krasnaya-kniga/>
6. Чадаева В. А., Моллаева М. З., Саблирова Ю. М. 2018. Продуктивность *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) и интенсивность возобновления *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в сосновых лесах национального парка «Приэльбрусье». — Раст. ресурсы. 54(2): 190–200. <https://elibrary.ru/tijjel>
7. Темботова Ф. А., Пшегусов Р. Х., Тлупова Ю. М. 2012. Леса северного макросклона Центрального Кавказа (эльбрусский и терский варианты поясности) — В сб.: Биологическое разнообразие лесных экосистем. Т. 1. М. С. 242–259.
8. Elith J., Franklin J. 2013. Species distribution modeling. Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition). Oxford. P. 692–705.
9. Duarte A., Whitlock S. L., Peterson J. T. 2013. Species Distribution Modeling. Encyclopedia of biodiversity (Second Edition). Oxford. P. 189–198.
10. Пшегусов Р. Х. 2023. От пространственного распределения к экологической нише: вопросы моделирования в рамках корреляционного подхода. — Известия Российской академии наук. Серия Биологическая. 8: S16–S24.
<https://doi.org/10.31857/S1026347023600802>
11. Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollaeva M., Akhomgotov A. 2022. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus. — Forest ecosystems. 9: 100019.
<https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100019>
12. Chadaeva V., Pshegusov R. 2022. Identification of degradation factors in mountain semiarid rangelands using spatial distribution modelling and ecological niche theory. — Geocarto International. 37(27): 15235–15251.
<https://doi.org/10.1080/10106049.2022.2096701>
13. Pshegusov R., Chadaeva V. 2023. Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the Caucasus: an ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models. — Avian Research. 14: 100131.
<https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100131>
14. Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A. T., Falconi M., Contreras-Díaz R. G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. 2020. ntbox: An r package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches. — Methods Ecol. Evol. 11(10): 1199–1206.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
15. WorldClim2: WorldClim Climate Data base. 2024. <https://worldclim.org/version2> (Accessed 12.01.24).
16. SRTM: Shuttle Radar Topography Mission. 2024. <https://srtm.csi.cgiar.org/> (Accessed 9.01.24).
17. Dormann C., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Márquez J. R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P., Münkemüller T., McClean C., Osborne P. E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A. K., Zurell D., Lautenbach S. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. — Ecography. 36(1): 27–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
18. Naimi B., Hamm N., Groen T. A., Skidmore A. K., Toxopeus A. G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. — Ecography. 37(2): 191–203.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
19. Phillips S. J., Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New Extensions and a Comprehensive Evaluation. — Ecography. 31(2): 161–175.
<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
20. Hijmans R. J., Phillips S. J., Leathwick J., Elith J. 2017. dismo: Species Distribution Modeling. R Package Version 1.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>

21. Iverson L. R., Rebbeck J., Peters M. P., Hutchinson T., Fox T. 2019. Predicting *Ailanthus altissima* presence across a managed forest landscape in southeast Ohio. — For. Ecosyst. 6: 41.
<https://doi.org/10.1186/s40663-019-0198-7>
22. Muscarella R., Galante P. J., Soley-Guardia M., Boria R. A., Kass J. M., Uriarte M., Anderson R. P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. — Methods Ecol. Evol. 5(11): 1198–1205.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
23. Akaike H. A. 1974. New look at the statistical model identification. — IEEE Trans. Automat. Contr. 19(6): 716–723.
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
24. Fielding A. H., Bell J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. — Environmental Conservation. 24(1): 38–49.
<https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
25. Unidata: NetCDF User's Guide (NUG): version 1.1. Boulder, CO: UCAR/Unidata, 2024.
<https://doi.org/10.26024/nw73-vm64> (Accessed 12.01.24).
26. Tennekes M. 2018. tmap: Thematic maps in R. — J. Stat. Softw. 84(6): 1–39.
<https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
27. Раменский И. А., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с.
28. Кислицына А. В., Егошина Т. Л. 2016. Основные ресурсные и популяционные параметры *Vaccinium myrtillus* L. в южнотаежных лесных экосистемах Кировской области. — Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия Лес. Экология. Природопользование. 3(31):77–86.
<https://doi.org/10.15350/2306-2827.2016.3.77>; <https://elibrary.ru/wvovnn>
29. Лузан А. А. 2014. Особенности произрастания и плодоношения *Vaccinium myrtillus* L. в верхнем течении р. Ия (Тулунский район Иркутской области). — Вестник ИрГСХА: научно-практический журнал. 64: 42–49. <https://elibrary.ru/teswyh>
30. Попов С. Ю. 2019. Биотопическая и экологическая приуроченность черники, брусники и голубики в Пинежском заповеднике. — Лесоведение. 3: 215–227.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819030070>
31. Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л., Ярославцев А. В. 2021. *Vaccinium myrtillus* L. в Кировской области (южно-таежная подзона): фитоценотическая приуроченность, экологические предпочтения. — Вестник Томского государственного университета. Биология. 53: 68–88.
<https://doi.org/10.17223/19988591/53/4>
32. Гром И. И. 1967. Урожайность дикорастущих ягодников северных районов Коми АССР. — Раст. ресурсы. 3(2):193–198.
33. Timoshok E. E. 2000. The Ecology of Bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in Western Siberia. — Rus. J. Ecol. 31(1): 8–13.
<https://doi.org/10.1007/BF02799719>.
34. Тимошок Е. Е. 2000. Экология черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в Западной Сибири. — Экология. 1: 11–16.
35. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. 1983. М. 340 с.

Modelling of the Spatial Distribution of *Vaccinium Myrtillus* (Ericaceae) in the Mountains of the Kabardino-Balkarian Republic (Central Caucasus)

© 2024. I. E. Emuzov¹, *, H. M. Nazranov¹, M. I. Malkandueva¹, A. A. Gadieva¹

¹Kabardino-Balkarian State Agrarian University named after V.M. Kokov, Nalchik, Russia

*e-mail: igor.emuzov@mail.ru

Abstract — Based on 41 occurrence points, the models of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) spatial distribution in the mountains of the Kabardino-Balkarian Republic (Central Caucasus) were developed. The models predicted the total potential distribution of the species and the distribution of forest and grassland populations separately.

Maxent (Maxent software for species habitat modelling) was used as the main modelling method due to its efficiency in constructing distribution models based on presence points of biological objects. The main abiotic predictors of bilberry spatial distribution were precipitation seasonality (less than 30 %) and the amount of precipitation in the summer quarter (300–370 mm), which characterized the optimal habitats of the species as areas with moderate humidity. The average minimum temperature of the coldest month in optimal habitats of *V. myrtillus* was at least –13°C, which is probably related to the species sensitivity to soil freezing. Terrain was of the least importance for the distribution of bilberry in the mountains. The most suitable habitats of the species were predicted both on gentle (e.g. river terraces covered with pine forests) and steep slopes with average angles up to 40°C (up to 30°C for forest populations, and up to 50°C for meadow populations). Priority protection areas, where *V. myrtillus* is most likely to be found (80–100 %) are located on wooded river terraces and mountain slopes in the subalpine and alpine belts of the Baksan, Chegem, Cherek, Sukan and Khaznidon gorges of the Kabardino-Balkarian Republic.

Keywords: *Vaccinium myrtillus*, spatial modelling, SDM models, Maxent, Kabardino-Balkar Republic

REFERENCES

1. Galushko A. I. 1980. [Flora of the North Caucasus: Determinant. Vol. 3]. Rostov-on-Don. 328 p. (In Russian)
2. Staritsyn V. V., Polyakova E. V. 2022. The content of ascorbic acid in blueberry fruits in the Kholmogorsky tectonic knot of the Arkhangelsk region. — *Advances in Current Natural Sciences*. 6: 77–82.
<https://doi.org/10.17513/use.37844> (In Russian)
3. Määttä-Riihinen K. R., Kähkönen M. P., Törrönen A. R., Heinonen I. M. 2005. Catechins and procyanidins in berries of *Vaccinium* species and their antioxidant activity — *J. Agricult. Food Chem.* 53(22): 8485–8491.
<https://doi.org/10.1021/jf050408l>
4. Tsepkova N. L., Gadiyeva A. A., Gadiyev A. R. 2015. The objects of secondary forest exploitation in the national park "Prielbrusye" (the Central Caucasus). — *The Agrarian Scientific Journal*. 11: 26–29. <https://elibrary.ru/vctzvl> (In Russian)
5. [Red Book of the Kabardino-Balkarian Republic]. 2018. Nalchik. 496 p. <https://zapovednik-kbr.ru/krasnaya-kniga/> (In Russian)
6. Chadaeva V. A., Mollayeva M. Z., Sablyrova Yu. M. 2018. *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) production and *Pinus sylvestris* ssp. *kochiana* (Pinaceae) renewal in pine forests of national park «Prielbrusye». — *Rastitelnye Resursy*. 54(2): 190–200. <https://elibrary.ru/tiijel> (In Russian)
7. Tembotova F. A., Pshegusov R. Kh., Tlupova Yu. M. 2012. [Forests of the northern macroslope of Central Caucasus (Elbrus and Tersk zone variants)]. — In: [Biological diversity of forest ecosystems. Vol. 1.]. Moscow. P. 242–259. (In Russian)
8. Elith J., Franklin J. 2013. Species distribution modeling. — In: *Encyclopedia of Biodiversity* (Second Edition). Oxford. P. 692–705.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00318-X>
9. Duarte A., Whitlock S. L., Peterson J. T. 2018. Species distribution modeling. — In: *Encyclopedia of Ecology* (Second edition). Oxford. P. 189–198.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10572-X>
10. Pshegusov R. Kh. 2023. From spatial distribution to ecological niche: modeling issues within the correlation approach. — *Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk. Seriya Biologicheskaya*. 8: 16–24.
<https://doi.org/10.31857/S1026347023600802> (In Russian)
11. Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollayeva M., Akhomgotov A. 2022. Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus. — *Forest ecosystems*. 9: 100019.
<https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100019>
12. Chadaeva V., Pshegusov R. 2022. Identification of degradation factors in mountain semiarid rangelands using spatial distribution modelling and ecological niche theory. — *Geocarto International*. 37(27): 15235–15251.
<https://doi.org/10.1080/10106049.2022.2096701>
13. Pshegusov R., Chadaeva V. 2023. Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the Caucasus: an ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models. — *Avian Research*. 14: 100131.
<https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100131>
14. Osorio-Olvera L., Lira-Noriega A., Soberón J., Peterson A. T., Falconi M., Contreras-Díaz R. G., Martínez-Meyer E., Barve V., Barve N. 2020. ntbox: An r package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches. — *Methods Ecol. Evol.* 11(10): 1199–1206.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
15. WorldClim2: WorldClim Climate Data base. 2024. <https://worldclim.org/version2> (Accessed 12.01.24).

16. SRTM: Shuttle Radar Topography Mission. 2024. <https://srtm.csi.cgiar.org/> (Accessed 9.01.24).
17. Dormann C., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Márquez J. R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P., Münkemüller T., McClean C., Osborne P. E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A. K., Zurell D., Lautenbach S. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. — *Ecography*. 36(1): 27–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
18. Naimi B., Hamm N., Groen T. A., Skidmore A. K., Toxopeus A. G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. — *Ecography*. 37(2): 191–203.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
19. Phillips S. J., Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. — *Ecography*. 31(2): 161–175.
<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
20. Hijmans R. J., Phillips S. J., Leathwick J., Elith J. 2017. dismo: Species Distribution Modeling. R Package Version 1.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
21. Iverson L. R., Rebeck J., Peters M. P., Hutchinson T., Fox T. 2019. Predicting *Ailanthus altissima* presence across a managed forest landscape in southeast Ohio. — *For. Ecosyst.* 6: 41.
<https://doi.org/10.1186/s40663-019-0198-7>
22. Muscarella R., Galante P. J., Soley-Guardia M., Boria R. A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R. P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. — *Methods Ecol. Evol.* 5(11): 1198–1205.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
23. Akaike H. A. 1974. New look at the statistical model identification. — *IEEE Trans. Automat. Contr.* 19(6): 716–723.
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
24. Fielding A. H., Bell J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. — *Environmental Conservation*. 24(1): 38–49.
<https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
25. Unidata: NetCDF User's Guide (NUG): version 1.1. Boulder, CO: UCAR/Unidata, 2024.
<https://doi.org/10.26024/nw73-vm64> (Accessed 12.01.24).
26. Tennekes M. 2018. tmap: Thematic maps in R. — *J. Stat. Softw.* 84(6): 1–39.
<https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
27. Ramensky I. A., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. 1956. [Ecological assessment of fodder lands by vegetation cover]. Moscow. 472 p. (In Russian)
28. Kislitsyna A. V., Egoshina T. L. 2016. Key resource and population parameters of *Vaccinium myrtillus* L. in south taiga forest ecosystem of the Kirov Region. — *Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management*. 3(31): 77–86.
<https://doi.org/10.15350/2306-2827.2016.3.77>; <https://elibrary.ru/wvovnn> (In Russian)
29. Luzan A. A. 2014. Features of *Vaccinium myrtillus* L. growing and fruiting in upper stream of the Iya River (Tulun District of Irkutsk Region). — *Vestnik IrGSKHA*. 64: 42–49. <https://elibrary.ru/teswyh> (In Russian)
30. Popov S. Yu. 2019. Biotopic and ecological preferences of blueberry, cow berry and bilberry in Pinega Nature Reserve. — *Lesovedeniye*. 3: 215–227.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819030070> (In Russian)
31. Egorova N. Yu., Egoshina T. L., Yaroslavl'tsev A. V. 2021. *Vaccinium myrtillus* L. in Kirov region (southern taiga subzone): phytocoenotic confinement and ecological preferences. — *Tomsk state University Journal of Biology*. 53: 68–88.
<https://doi.org/10.17223/19988591/53/4> (In Russian)
32. Grom I. I. 1967. [Yield of wild berries in the northern districts of the Komi ASSR]. — *Rastitelnye Resursy*. 3(2): 193–198. (In Russian)
33. Timoshok E. E. 2000. The ecology of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in Western Siberia. — *Rus. J. Ecol.* 31(1): 8–13.
<https://doi.org/10.1007/BF02799719>
34. [Atlas of natural ranges and resources of medicinal plants of the USSR]. 1983. Moscow. 340 p. (In Russian)

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 638.138.2

**ПЫЛЬЦА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЕДОНОСНЫХ
И ПЕРГАНОСНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE*
СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ**

© 2024 г. М. В. Брага¹, В. В. Григорьева¹, Н. А. Медведева^{1, 2, *}

Д. А. Брицкий¹, О. А. Гаврилова¹

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

²Российский государственный педагогический университет
им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: namedvedeva@mail.ru

Поступила в редакцию 26.08.2024 г.

После доработки 28.08.2024 г.

Принята к публикации 04.09. 2024 г.

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология пыльцы 23 видов дикорастущих и интродуцированных медоносных и перганосных растений, большинство из которых широко распространенных в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях и относящихся к 21 роду семейства *Asteraceae*. Пыльцевые зерна всех исследованных видов средних размеров, от 18 до 50 мкм, 3-апертурные, с шиповатой или шиповато-гребенчатой скульптурой. В дисперсном состоянии пыльца легко определяется до семейства, часто до подсемейства. Пыльца исследованных родов трибы *Anthemideae* имеет сходную морфологию и практически не различается в образцах меда и других продуктах пчеловодства.

Ключевые слова: *Asteraceae*, медоносные растения, пыльцевые зерна, палиноморфология

DOI: 10.31857/S0033994624040066, **EDN:** PQUKRR

Нектар и пыльца являются основой пищевого рациона медоносных пчел. Растения, продуцирующие много нектара и часто посещаемые пчелами, принято называть медоносными растениями или медоносами. Растения, с которых пчелы собирают главным образом пыльцу, называют пыльценосными, или перганосными. Часто пчелы с одного и того же растения собирают и нектар, и пыльцу. Питание колонии медоносных пчел и, как следствие, состав и количество пыльцы в меде напрямую зависят от состава и количества растений, произрастающих рядом с пасеками. Изучение медоносных и перганосных растений проводят на протяжении многих десятилетий [1–6]. При этом исследуют видовой состав медоносных и перганосных растений, их обилие в различных фитоценозах, устанавливают сроки, последовательность и продолжительность их цветения. Важным аспектом в комплексном изучении медоносных растений

является исследование морфологии их пыльцевых зерен [7–9], палинологический анализ меда, выявляющий его пыльцевой состав [10–12]. На точность определения ботанической принадлежности пыльцы в продуктах пчеловодства влияет степень палиноморфологической изученности отдельных таксонов [13].

Многие представители семейства *Asteraceae* признаны хорошими медоносами. Палинологический анализ коллекции образцов меда и обножек пчел, хранящихся в лаборатории палинологии БИН РАН, показал, что пыльца разных таксонов сложноцветных присутствует во всех полифлерных медах из северо-западных областей России, хотя и не является доминирующей (рис. 1).

Анализ флоры Северо-Запада России показал [14], что в этом регионе произрастает 396 видов из 88 родов *Asteraceae*, которые составляют 12.7% флоры этого региона. Отдельные виды семейства являются широко распространенными,

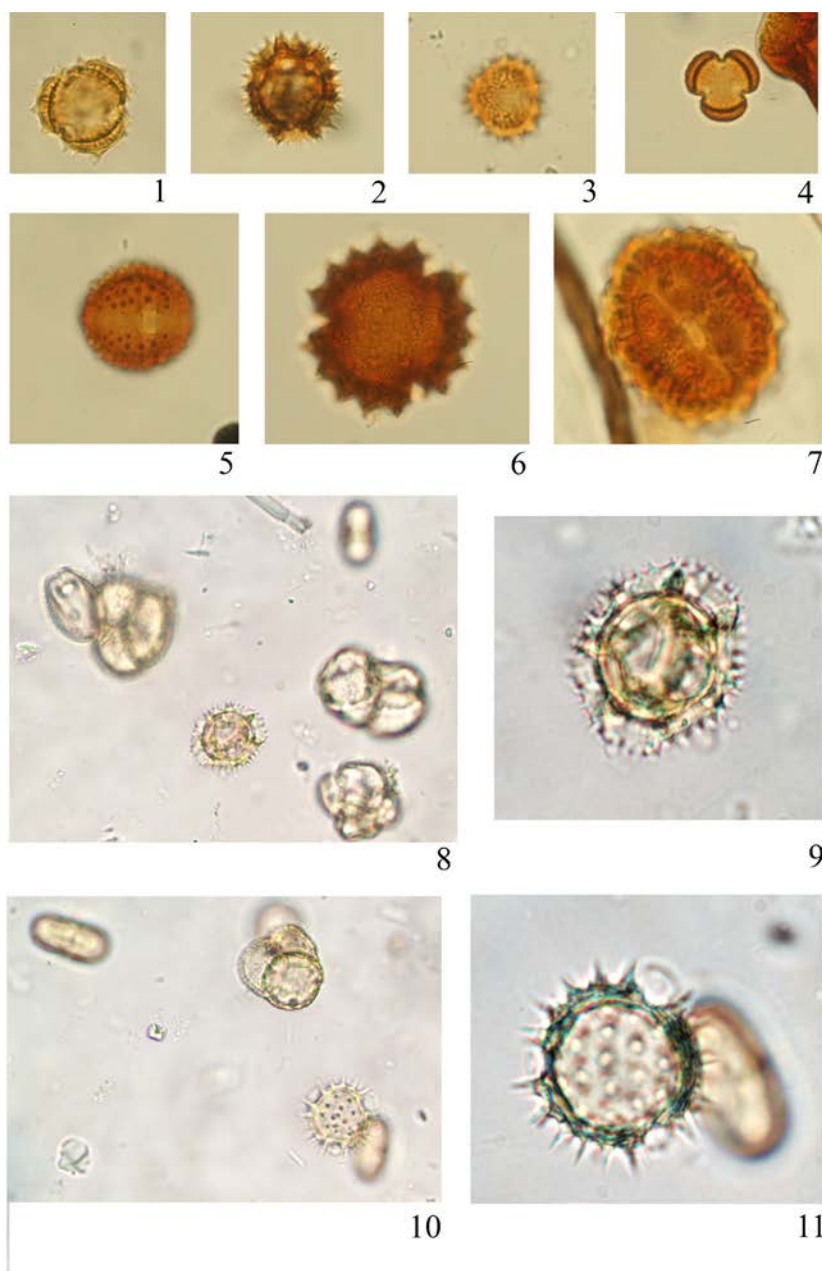


Рис. 1. Пыльцевые зерна Asteraceae в меду и обножках пчел. 1–7 — пыльцевые зерна Asteraceae в обножках пчел. 1 — *Anthemis*-тип; 2 — *Cichorium*-тип; 3 — *Solidago* sp., 4 — *Artemisia* sp., 5 — *Centaurea* sp., 6 — *Cirsium* sp., 7 — *Arctium* sp., 8 — образец меда с пыльцевым зерном *Cichorium*-типа, 9 — общий вид пыльцевого зерна *Cichorium*-типа в меду, 10 — образец меда с пыльцевым зерном *Helianthus*-типа, 11 — общий вид пыльцевого зерна *Helianthus*-типа в меду.

Fig. 1. Asteraceae pollen grains in honey and in pollen pellets of honeybees. 1–7 — Asteraceae pollen grains in pollen pellets of honeybees. 1 — *Anthemis*-type; 2 — *Cichorium*-type; 3 — *Solidago* sp., 4 — *Artemisia* sp., 5 — *Centaurea* sp., 6 — *Cirsium* sp., 7 — *Arctium* sp., 8 — a sample of honey with a *Cichorium*-type pollen grain, 9 — a general view of a *Cichorium*-type pollen grain from honey, 10 — a sample of honey with a *Helianthus*-type pollen grain, 11 — a general view of a *Helianthus*-type pollen grain from honey.

другие встречаются редко. Ряд видов (6%) занесены в Красные книги Ленинградской, Новгородской и Псковской областей [15–17]. Многие медоносные растения из семейства Asteraceae распространены в рудеральных местообитаниях, в парках, садах и цветниках. Среди естественных местообитаний лидируют суходольные и пойменные луга, а также

побережье Финского залива, 19% изученных видов являются интродуцированными.

Палинологическая экспертиза, являясь обязательным требованием ГОСТа РФ 19792–2017 [18], представляет собой важный инструмент оценки качества продуктов пчеловодства. Данные о видовой принадлежности пыльцы указывают на источ-

ники, используемые пчелами для производства меда и перги, позволяют выявить пыльцу лекарственных и аллергенных растений, наличие которой существенно сказывается на качестве меда. Палинологический анализ меда также позволяет производителю скорректировать кормовую базу пчел, выявить пыльцу растений, способную вызывать заболевания самих насекомых.

Палиноморфологии семейства Asteraceae посвящено достаточно большое количество исследований [19–23]. Активно изучается морфология пыльцы отдельных подсемейств [24], триб [25–28] и родов, в том числе и представленных в данной работе: *Achillea* [29–31], *Centaurea* [32] *Mulgedium* [33]. Несмотря на большое число работ, палиноморфология многих видов до сих пор изучена недостаточно полно или совсем не изучена. Это затрудняет использование признаков пыльцы, как для уточнения вопросов систематики семейства Asteraceae и его отдельных родов, так и для определения дисперсной пыльцы в палиномах разного происхождения, в том числе в меде и других продуктах пчеловодства.

Цель исследования — оценка таксономической значимости палиноморфологических признаков изученных видов медоносных и перганоносных растений из семейства Asteraceae флоры Северо-Запада Российской Федерации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна 23 видов дикорастущих и интродуцированных видов из 21 рода семейства Asteraceae, произрастающих на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей России. Пыльцевой материал взят с гербарных образцов, собранных в мае–июне 2021–2023 гг. Для изучения были выбраны виды, широко распространенные и наиболее доступные для пчел в этом регионе: *Achillea millefolium* L., *Anthemis tinctoria* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Bellis perennis* L., *Centaurea jacea* L., *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Erigeron acris* L., *Helianthus tuberosus* L., *Hieracium murorum* L., *H. umbellatum* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., *Matricaria recutita* L., *Mulgedium sibiricum* (L.) Less., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Senecio vulgaris* L., *Scorzoneroideis autumnalis* (L.) Moench, *Solidago canadensis* L., *S. virgaurea* L., *Taraxacum officinale* Wigg.s.l., *Tanacetum vulgare* L.,

Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip., *Tussilago farfara* L.

Принадлежность к трибам и подсемействам принята согласно Global Compositae Database [34].

Морфологию пыльцы изучали с помощью светового (СМ), сканирующего электронного (СЭМ) и конфокального лазерного сканирующего (КЛСМ) микроскопов. Для светооптического исследования применяли классический ацетолитный метод Эрдтмана [35]. Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В. Л. Комарова. Для исследования предварительно обработанную ацетолитной смесью пыльцу закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплав золота и палладия в вакуумной установке. Для изучения пыльцевых зерен с помощью КЛСМ использовали методику, разработанную О. А. Гавриловой [36].

Изучение пыльцы проводили по общепринятой схеме, учитывали: тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и особенности скульптуры [37–41].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные характеристики пыльцевых зерен изученных видов представлены на рисунках 1–4.

Анализ палиноморфологических признаков

Размеры. По классификации размеров пыльцевых зерен, предложенной G. Erdtman [35], пыльца большинства изученных видов относится к классу средних размеров (больше 25 мкм). Самые крупные пыльцевые зерна были обнаружены у *Cirsium arvense* — до 53.3 мкм по экваториальному диаметру (29.0–51.6×26.6–53.3) и *Cichorium intybus* — до 59.0 мкм по экваториальному диаметру (36.0–48.0×36.0–59.0). Самые мелкие пыльцевые зерна выявлены у *Hieracium murorum* (14.6–20.5×14.4–19.2) и *Bellis perennis* (18.0–20.0×21.0–22.0). Некрупные пыльцевые зерна (менее 25 мкм) характерны для *Matricaria recutita* (23.0–24.9×22.8–24.9). У разных видов размах изменчивости размерных показателей пыльцы неодинаков: от 2 мкм у *Bellis perennis*, до 22–26 мкм у *Cirsium arvense*.

Анализ полученных и литературных данных показывает, что размеры могут значительно варьировать и имеют вспомогательное диагностическое значение при определении дисперсной пыльцы представителей семейства Asteraceae.

Форма и очертания (рис. 2, 3). Форма пыльцевого зерна определяется соотношением длины

полярной оси к длине экваториального диаметра (Р/Е). У изученных видов преобладает близкая к сфероидальной форма пыльцевых зерен: длина полярной оси и длина экваториального диаметра незначительно различаются по размерам (Р/Е близко к 1). Эллипсоидальные пыльцевые зерна выявлены у *Centaurea jacea* (Р/Е больше 1). У представителей подсемей-

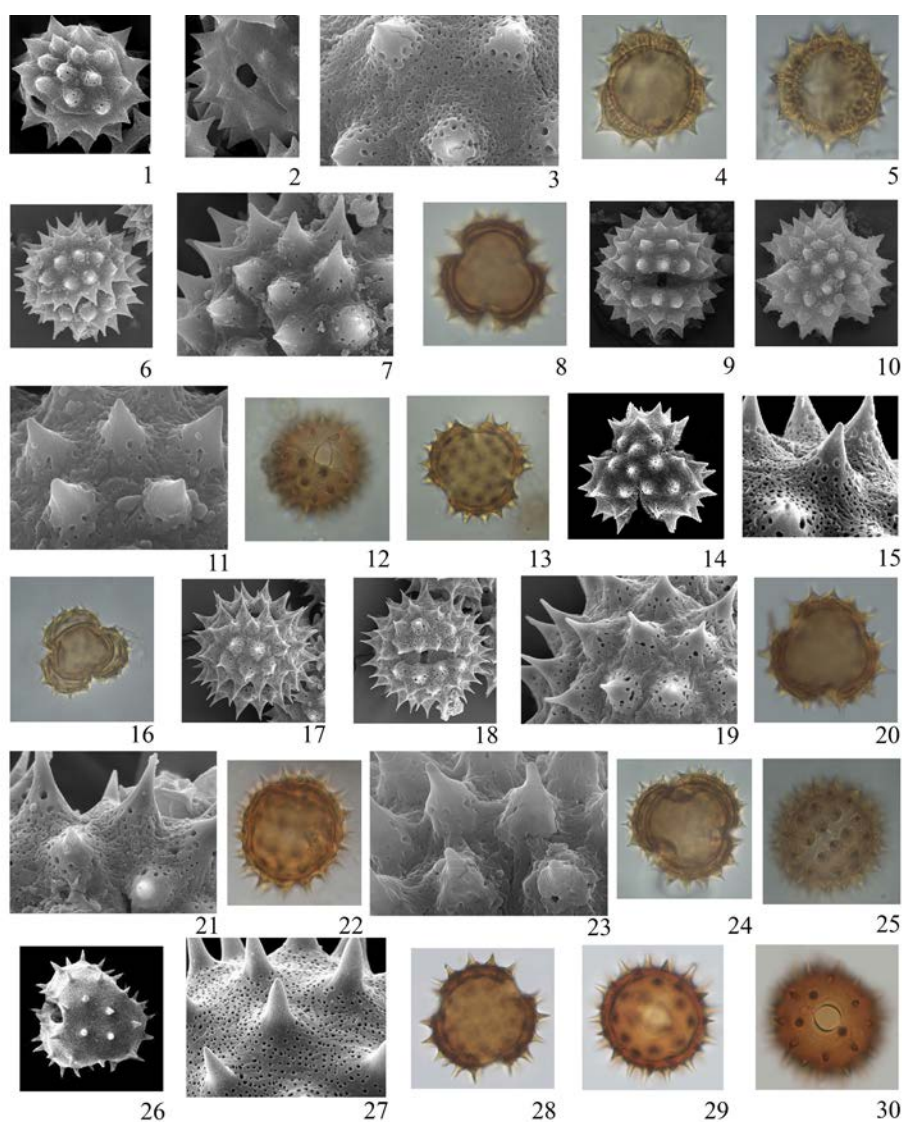


Рис. 2. Морфология пыльцы некоторых медоносных видов *Asteroideae* (Asteraceae). 1–5 — *Anthemis tinctoria*; 6–8 — *Solidago canadensis*; 9–13 — *Antennaria dioica*; 14–16 — *Erigeron acris*; 18–20 — *Bellis perennis*; 21, 22 — *Helianthus tuberosus*; 23–25 — *Senecio vulgaris*; 26–30 — *Tussilago farfara*. 1, 5, 6, 9, 12, 17, 22, 25, 29, 30 — общий вид пыльцевого зерна с экватора. 4, 8, 10, 13, 14, 16, 20, 24, 26, 28 — общий вид пыльцевого зерна с полюса. 3, 7, 11, 15, 19, 21, 23, 27 — скульптура поверхности пыльцевого зерна. 1–3, 6, 7, 9, 11, 14, 15, 17–19, 21, 23, 26, 27 — СЭМ. 4, 5, 8, 12, 13, 16, 20, 22, 24, 25, 28–30 — СМ. Условные обозначения: СЭМ — сканирующий электронный микроскоп; СМ — светоптический микроскоп.

Fig. 2. Pollen morphology of some melliferous species of *Asteroideae* (Asteraceae). 1–5 — *Anthemis tinctoria*; 6–8 — *Solidago canadensis*; 9–13 — *Antennaria dioica*; 14–16 — *Erigeron acris*; 18–20 — *Bellis perennis*; 21, 22 — *Helianthus tuberosus*; 23–25 — *Senecio vulgaris*; 26–30 — *Tussilago farfara*. 1, 5, 6, 9, 12, 17, 22, 25, 29, 30 — equatorial view of pollen grain. 4, 8, 10, 13, 14, 16, 20, 24, 26, 28 — polar view of pollen grain. 3, 7, 11, 15, 19, 21, 23, 27 — detail of ornamentation. 1–3, 6, 7, 9–11, 14, 15, 17–19, 21, 23, 26, 27 — SEM. 4, 5, 8, 12, 13, 16, 20, 22, 24, 25, 28–30 — LM. Symbols: SEM — scanning electron microscope; LM — light microscope.

ства *Asteroideae* и у *Cirsium arvense* (подсемейство *Carduoideae*) форма зерен незначительно варьирует от почти сфероидальной до слегка сплюсненной (длина экваториального диаметра немного превышает длину полярной оси) или эллипсоидальной со слегка вытянутой полярной осью. У видов из подсемейства *Cichorioideae* и у *Centaurea jacea* (подсемейство *Carduoideae*) форма всех зерен одинаковая.

Несмотря на некоторые вариации формы зерен в пределах одного вида, эта характеристика является важным таксономически значимым признаком. Очертания с полюса — слабо-3-лопастные или округло-угловатые, с экватора — эллиптические или почти округлые.

Апертуры. Пыльцевые зерна всех изученных видов 3-апертурные. По расположению и строению можно выделить 2 апертурных типа:

1. Апертуры сложные — состоят из внешней меридионально расположенной борозды (кольпы) и внутренней апертуры (оры). Борозды узкие, щелевидные или довольно широкие, суженные к полюсам, с более или менее ровными краями и острыми концами, которые часто плохо просматриваются при светооптическом исследовании. Оры у пыльцевых зерен большинства изученных видов экваториально вытянутые, некрупные и часто плохо просматриваются (рис. 2, 5, 12). Крупная, четко очерченная ора характеризует пыльцу *Tussilago farfara* (рис. 2, 29, 30). В большинстве случаев оры веретеновидные с острыми или плохо различимыми концами, короткие, незначительно заходят за края борозд. Длинные оры, образующие характерный экваториальный пояс, выявлены у пыльцевых зерен *Centaurea jacea* (рис. 3, 9; рис. 4, 5).

2. Апертуры расположены в округлых лакунах. В литературе нет единого мнения относительно интерпретации и терминологии апертур у пыльцы такого типа. Так, Л.А. Куприянова и Л.А. Алешина [37] описывают пыльцевые зерна видов из родов *Cichorium*, *Hieracium*, *Mulgedium* как 3-поровые, а у *Taraxacum officinale* как 3-поровидные или оровидные. Р.К. Аскерова [24] в монографии, посвященной морфологии пыльцы цикориевых, характеризует пыльцевые зерна *Cichorium* как 3-бороздково-оровые, *Mulgedium*, *Hieracium*, *Taraxacum* — 3-порово-оровые. В электронной

палинологической базе PalDat (www.palдат.org) пыльцевые зерна *Cichorium*, *Hieracium*, *Mulgedium*, *Scorzoneroideis*, *Taraxacum* описаны как 3-бороздно-оровые [40]. КЛМС позволяет рассмотреть детали апертур. Отчетливо видно, что апертура не выходит за границы лакуны и состоит из 2 составляющих, то есть является сложной апертурой, а не простой порой. Вероятно, стоит согласиться с мнением Аскеровой [24], которая считает апертуры этих родов бороздково-оровыми (рис. 4, 7, 8).

Тип апертур у пыльцы всех изученных видов является признаком постоянным. Ширина борозд, размеры и очертания ор у разных зерен одного вида могут незначительно варьировать.

Экзина. Наружная оболочка пыльцевого зерна (экзина), сохраняющаяся после ацетолизной обработки, толстая: от 3 мкм у пыльцы большинства изученных видов до 8.3 мкм у пыльцевых зерен *Taraxacum officinale* и 8.6 мкм у пыльцы *Mulgedium sibiricum*. По ультраструктуре у пыльцевых зерен сложноцветных выделяют 2 типа оболочек: с полостью (кавой) и без полости в экзине (соответственно каватные и некаватные) [41, 20].

Анализ полученных данных показал, что по строению оболочки (количество слоев столбиков, наличие полости) у пыльцы изученных видов можно выделить 3 типа:

1. Тип — *Anthemis* (виды из трибы *Anthemideae*, подсемейство *Asteroideae*); *Cirsium arvense* (триба *Cardueae*, подсемейство *Carduoideae*). Эктэкзина состоит из 2 слоев столбиков, полость между эктэкзиной и эндэкзиной отсутствует. Столбики наружного слоя короткие, тонкие, плотно прилегают друг к другу, при светооптическом исследовании не просматриваются или просматриваются плохо. Столбики внутреннего слоя крупные, высокие и толстые, часто разветвляются в верхней части (рис 2, 4).

2. Тип — *Helianthus* (виды из остальных триб подсемейства *Asteroideae*). Экзина каватная, столбики расположены в один ряд, у пыльцы большинства изученных видов они тонкие, извилистые, при светооптическом исследовании не просматриваются (рис. 4, 3). Сходный тип экзины у пыльцевых зерен *Centaurea jacea* из подсемейства *Carduoideae*, у которых столбики эктэкзины короткие, прямые, частые хорошо визуализируются с помощью КЛМС, как и полость между слоями экзины (рис. 4, 6).

3. Тип — *Cichorium* (виды из подсемейства *Cichorioideae*). Полость отсутствует, столбики длинные тонкие, плохо просматриваются на светооптическом микроскопе. Отчетливо видны с помощью КЛСМ (рис. 4, 9).

Скульптура. На поверхности пыльцы почти всех представителей *Asteraceae* имеются шипы, по их расположению на поверхности пыльцевого зерна можно выделить 2 основных типа скульптуры: шиповатый (эхинатный) и шиповато-гребенчатый или эхино-лофатный.

Шиповатый (эхинатный) тип характеризуется равномерным распределением шипов по всей поверхности пыльцевого зерна, кроме апертурных участков. Поверхность зерен между шипами и основания шипов имеют перфорации, заметные только при использовании СЭМ. Такой перфорированно-шиповатый тип скульптуры выявлен у пыльцевых зерен представителей подсемейств *Asteroideae* и *Carduoideae*. Шипы различаются по высоте, форме и дополнительной орнаментации. Можно выделить несколько групп шипов:

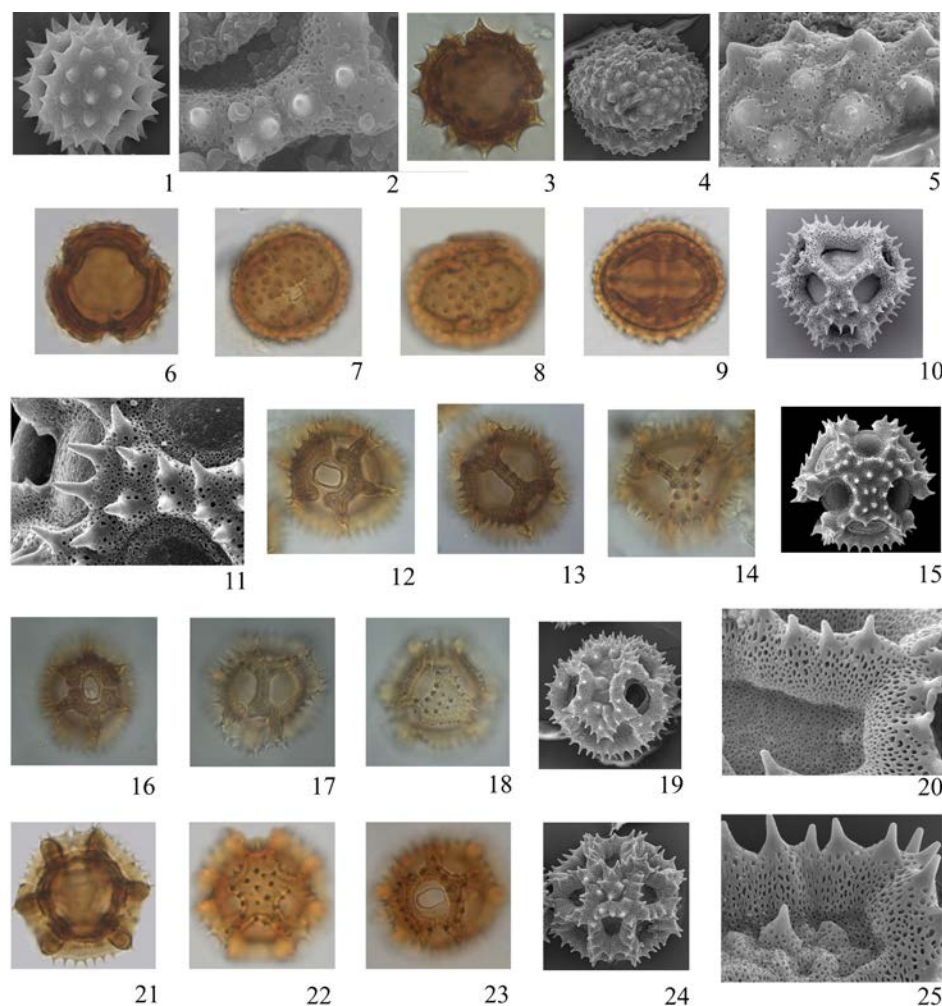


Рис. 3. Морфология пыльцы некоторых медоносных видов *Carduoideae* и *Cichorioideae* (*Asteraceae*). 1–3 — *Cirsium arvense*; 4–9 — *Centaurea jacea*; 10–14 — *Cichorium intybus*; 15–18 — *Hieracium umbellatum*; 19–23 — *Taraxacum officinale*; 24–25 — *Scorzoneroides autumnalis*. 1, 4, 7, 8, 9 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6 — вид пыльцевого зерна с полюса. 10, 12–14, 16–19, 21–24 — общий вид пыльцевого зерна. 2, 5, 11, 20, 25 — скульптура поверхности пыльцевого зерна. 1, 2, 4, 10, 15, 19, 20, 24, 25 — СЭМ; 3, 6–9, 12–14, 16–18, 21, 23 — СМ. Условные обозначения: СЭМ — сканирующий электронный микроскоп; СМ — светооптический микроскоп.

Fig. 3. Pollen morphology of some melliferous species of *Carduoideae* and *Cichorioideae* (*Asteraceae*). 1–3 — *Cirsium arvense*; 4–9 — *Centaurea jacea*; 10–14 — *Cichorium intybus*; 15–18 — *Hieracium umbellatum*; 19–23 — *Taraxacum officinale*; 24–25 — *Scorzoneroides autumnalis*. 1, 4, 7, 8, 9 — equatorial view of pollen grain. 3, 6 — polar view of pollen grain. 10, 12–14, 16–19, 21–24 — general view of pollen grains. 2, 5, 11, 20, 25 — detail of ornamentation. 1, 2, 4, 10, 15, 19, 20, 24, 25 — SEM; 3, 6–9, 12–14, 16–18, 21, 23 — LM. Symbols: SEM — scanning electron microscope; LM — light microscope.

1. Шипы низкие (не более 1.5 мкм высотой), ширококонические. Характерны для пыльцевых зерен *Centaurea jacea* (рис. 3, 5; рис. 4, 4).

2. Шипы средних размеров (2–4.5 мкм высотой), с широким основанием. Выявлены на поверхности пыльцевых зерен большинства видов подсемейства *Asteroideae* (за исключением *Helianthus tuberosus*) и *Cirsium arvense* из подсемейства *Carduoideae* (рис. 2, 3; рис. 3, 1–3). В этой группе можно выделить узкоконические шипы, характерные для пыльцы *Tussilago farfara* (рис. 2, 26–29).

3. Шипы высокие (7–10 мкм высотой), с широким основанием, резко заостренные от поло-

вины высоты шипа. Характерны для пыльцевых зерен *Helianthus tuberosus* (рис. 2, 21, 22).

Скульптура считается наиболее консервативным признаком, у пыльцы изученных видов, вариаций по этому признаку в пределах одного вида не выявлено.

Шиповато-гребенчатый (эхино-лофатный) тип выявлен у пыльцы видов из подсемейства *Cichorioideae* (рис. 3, 11, 20, 25). Узкоконические шипы располагаются по узким гребням, разделяющим поверхность пыльцевого зерна на лакуны — округлые или округлоугловатые углубления. Лакуны, на дне которых расположены

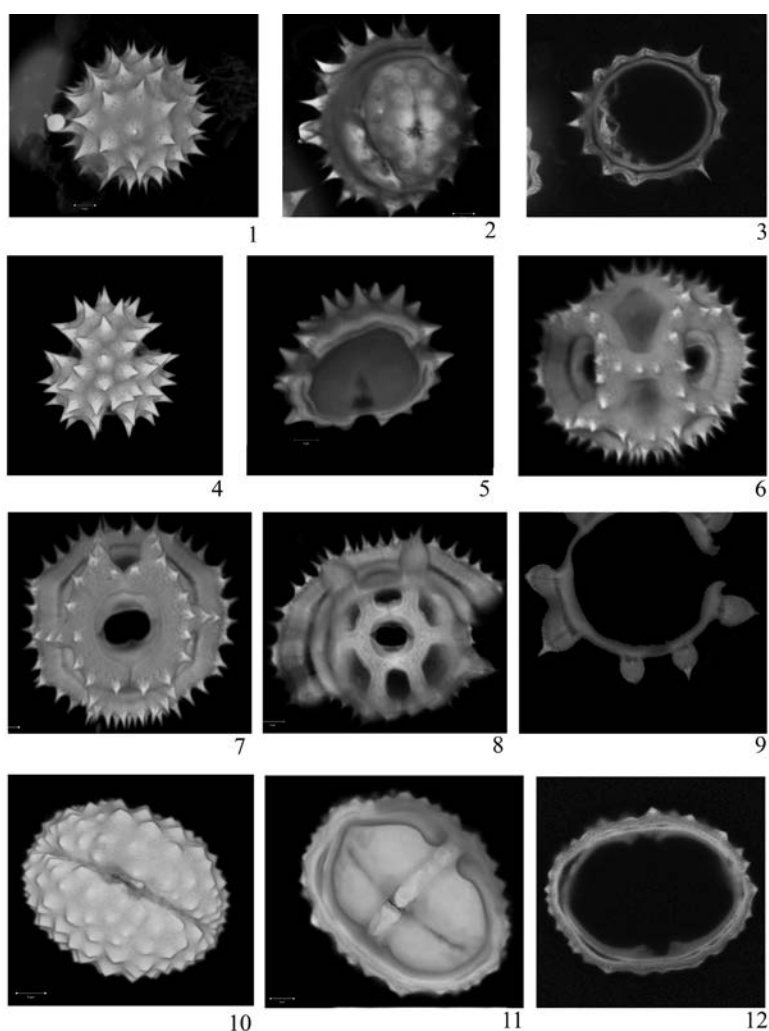


Рис. 4. Морфология пыльцы некоторых медоносных видов Asteraceae на КЛСМ. 1–3 — *Helianthus tuberosus*; 4–5 — *Solidago canadensis*; 6–9 — *Taraxacum officinale*; 10–12 — *Centaurea jacea*. 1, 4, 6, 7, 10 — общий вид пыльцевого зерна. 2, 5, 8, 11 — вид на аперттуру с внутренней стороны пыльцевого зерна. 3, 9, 12 — оптический срез пыльцевого зерна. Условные обозначения: КЛСМ — конфокальный лазерный сканирующий микроскоп.

Fig. 4. Pollen morphology of some melliferous species of Asteraceae (CLSM). 1–3 — *Helianthus tuberosus*; 4–5 — *Solidago canadensis*; 6–9 — *Taraxacum officinale*; 10–12 — *Centaurea jacea*. 1, 4, 6, 7, 10 — general view of pollen grains. 2, 5, 8, 11 — view of the aperture from the inside of the pollen grain. 3, 9, 12 — optical section of pollen grain. Symbols: CLSM — confocal laser scanning microscope.

апертуры, называются апертурными, остальные — безапертурными. Соседние лакуны могут соединяться узкими щелевидными каналами, иногда можно наблюдать слияние соседних лакун в одну более крупную. Поверхность гребней между шипами покрыта многочисленными микроскопическими перфорациями, которые можно рассмотреть только при использовании СЭМ. Сходные перфорации выявлены также на дне безапертурных лакун, тогда как дно ячеек с апертурами имеет шероховатую или почти гладкую поверхность.

*Таксономическое значение
палинологических признаков*

Сравнительный морфологический анализ пыльцы изученных видов показал, что в целом основные палиноморфологические признаки достаточно стабильны. По комплексу этих признаков можно выделить 2 палинологические группы и несколько подгрупп.

Палиногруппа 1. Шиповатые пыльцевые зерна с типичной меридиональной бороздно-оровой апертурой (рис. 2; рис 3, 1–9).

По форме пыльцевого зерна, размерам, форме шипов, строению оболочки и внутренних апертур можно выделить несколько подгрупп:

1. Подгруппа — *Anthemis*. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, оры часто плохо различимые, экваториально вытянутые, незначительно заходят за края борозд. Шипы на поверхности экзины ширококонические, 2–4 мкм высотой, в основании с довольно крупными перфорациями. Экзина с 2 рядами столбиков без полости. При светооптическом исследовании хорошо просматриваются высокие ровные столбики внутреннего ряда эктэкины (рис. 2, 1–5).

2. Подгруппа — *Tussilago*. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, реже эллипсоидальные. Оры крупные, отчетливые, линзовидные, незначительно заходят за края борозды. Шипы узкоконические, гладкие. Расположены на довольно большом расстоянии друг от друга. При светооптическом исследовании столбики не просматриваются. Экзина каватная (рис. 2, 26–30).

3. Подгруппа — *Helianthus*. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, борозды узкие, часто плохо просматриваются. Оры некрупные, экваториально вытянутые. Шипы до 7 мкм вы-

сотой, резко заостряются в верхней половине, плотно прилегают друг к другу. При светооптическом исследовании столбики не просматриваются, экзина каватная (рис. 2, 21, 22).

4. Подгруппа — *Cirsium*. Пыльцевые зерна крупные, почти сфероидальные, борозды часто плохо просматриваются. Оры некрупные, экваториально вытянутые. Шипы с широким основанием, сильно заостренные. Экзина с 2 рядами столбиков, столбики плохо просматриваются при светооптическом исследовании, экзина без полости (рис. 3, 1–3).

5. Подгруппа — *Centaurea*. Пыльцевые зерна эллипсоидальные. Борозды довольно широкие, оры нечеткие в очертании, сильно вытянуты по экватору, почти сливаются концами, образуя нечеткий экваториальный пояс. Шипы не более 1.5 мкм высотой, ширококонические. Экзина толстая, заметно утолщена по краям ор, при светооптическом исследовании выглядит многослойной, столбики не просматриваются (рис. 3, 4–9).

Палиногруппа 2. Пыльцевые зерна эхинолофатные с нечеткими апертурами, расположенными на дне лакун (рис. 3, 10–25).

Пыльцевые зерна сфероидальные, в очертании округло-угловатые. Главной особенностью этих зерен является наличие лакун. Лакуны — округлые или слегка угловатые понижения на поверхности зерна, образованные за счет редукции верхних слоев экзины. Гребни лакун с многочисленными перфорациями и узкоконическими шипами. В пределах этой палиногруппы пыльцевые зерна разных родов практически не различаются.

Палинологический анализ системы Asteraceae

Подсемейство *Asteroideae*: пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые с перфорированно-шиповатой скульптурой. Триба *Anthemideae* характеризуется пылью с двумя рядами столбиков эктэкины, отсутствием полости между столбиками и ниже лежащими слоями экзины. Столбики хорошо просматриваются при светооптическом исследовании. По палинологическим признакам роды этой трибы не различаются. Дисперсная пыльца легко определяется только до трибы.

Трибы *Astereae*, *Gnaphalieae*, *Heliantheae*, *Senecioneae* характеризуются каватной пылью

цей. Оболочка образована одним рядом тонких, высоких, часто извилистых и плотно прилегающих друг к другу столбиков. Выявить палинологические признаки, характерные для каждой из этих триб, не представляется возможным из-за недостаточного объема изученного материала. Разные роды из этой группы различаются между собой размерами и формой шипов, а также размерами кавы. В трибе *Senecioneae* была изучена морфология пыльцы 2 видов: *Senecio vulgaris* и *Tussilago farfara*. По узкоконическим редко расставленным шипам пыльцевые зерна *Tussilago farfara* отличаются от зерен *Senecio* и пыльцы других изученных видов из этой группы.

Подсемейство *Carduoideae*. Из этого подсемейства изучена пыльца 2 видов: *Cirsium arvense* и *Centaurea jacea*, оба из трибы *Cardueae*. По строению экзины пыльца этих видов относится к разным типам: каватному (*Centaurea jacea*) и некаватному с двумя слоями столбиков (*Cirsium arvense*). Кроме того, они различаются и по другим палиноморфологическим признакам: ширине борозд, размерам и очертанию эндоапертур. Сложно выделить какие-то конкретные отличительные признаки пыльцы подсемейства. Однако по сочетанию палинологических признаков пыльца этих видов хорошо отличается от пыльцы представителей других изученных подсемейств. В дисперсном состоянии пыльца *Cirsium arvense* и *Centaurea jacea* легко определяется до рода.

Подсемейство *Cichorioideae*. Все изученные виды относятся к одной одноименной трибе. Эхино-лофатные пыльцевые зерна с 3 неясными апертурами, расположенными на дне глубоких лакун, отличаются от пыльцевых зерен изученных видов из 2 других подсемейств.

Пыльцевые зерна изученных видов из 5 разных родов имеют одинаковые морфологические признаки. Роды по пыльце различить не представляется возможным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характеристики пыльцевых зерен (форма, особенности строения и расположения апертур, скульптуры, ультраструктура экзины) являются важными диагностическими признаками не только для семейства *Asteraceae* в целом, но и для подсемейств, часто триб, реже отдельных родов. В продуктах пчеловодства пыльцевые зерна легко определяются до подсемейства. В подсемействе *Asteroidae* палиноморфологически выделяется триба *Anthemideae*. Однако представители этой трибы имеют сходную пыльцу, которую в дисперсном состоянии невозможно определить до рода. Роды из трибы *Astereae* также плохо различаются по пыльце. В трибе *Senecioneae* пыльца *Senecio vulgaris* достоверно отличается от пыльцы *Tussilago farfara* и имеет много общих черт с пыльцой видов из триб *Astereae* и *Gnaphalieae*. Пыльцевые зерна представителей подсемейства *Cichorieae* в меду и других продуктах пчеловодства можно определить только до уровня подсемейства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (ААА-А19-119031290052-1). Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН с использованием оборудования ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН и препаратов из «Коллекции пыльцы и спор современных растений лаборатории палинологии БИН РАН».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Карташова Н. Н. 1955. Медоносные растения Томской области. Томск. 80 с.
2. Вережагин В. И. 1961. Медоносные растения Алтайского края. Барнаул. 100 с.
3. Глухов М. М. 1974. Медоносные растения. 7-е изд. М. 303 с.
4. Пельменев В. К. 1985. Медоносные растения. М. 144с.
5. Chauhan M. S., Farooqui A., Trivedi A. 2017. Plants foraged by bees for honey production in northern India: The diverse flora of India and its implications for apiculture. — *Acta Palaeobot.* 57(1): 119–132. <https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0003>
6. Курманов Р. Г. 2020. Использование палинологического и физико-химического методов при характеристике Российских монофлерных видов меда. — *Вестник Омского ГАУ.* 3(39): 58–65. <https://elibrary.ru/wqkzbx>
7. Бурмистров А. Н., Никитина В. А. 1990. Медоносные растения и их пыльца. М. 73с.

8. Горлачев В. П., Решетова С. А. 2013. Органолептическая и палинологическая оценка некоторых местных медов Забайкальского края. — Вестник ЗабГУ. 6(97): 3–7. <https://elibrary.ru/sdjdf1>
9. Rasoloarijaio T. M., Ramavovololon P., Ramamonjisoa R., Clemencet J., Lebreton G., Delatte H. 2019. Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera* unicolor in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar. — Palynology. 43(2): 292–320.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1443980>
10. Чепурной И. П., Русакова Т. М. 1981. Определение ботанического происхождения меда. — Пчеловодство. 9: 25–26.
11. Курманов Р. Г., Галеев Р. И. 2021. Картографирование медоносных угодий Европейской части России. — Вестник МГУ. Серия 5. География. 3: 77–85. <https://elibrary.ru/qowmbk>
12. Shukla V., Kumar A. 2020. Melissopalynological and physicochemical analysis of honey samples from Prayagraj District, Uttar Pradesh. — Acta Palaeobot. 60(1): 123–133.
<https://doi.org/10.35535/acpa-2020-0004>
13. Vaissière B. E., Vinson S. B. 1994. Pollen morphology and its effect on pollen collection by honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), with special reference to upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). — Grana. 33(3): 128–138.
<https://doi.org/10.1080/00173139409428989>
14. Цвелев Н. Н. 2000. Определитель сосудистых растений северо-западной России. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. СПб. 782 с.
15. Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
16. Красная книга Новгородской области. 2015. СПб. 479 с.
17. Красная книга Псковской области. 2014. Псков. 543 с.
18. ГОСТ РФ 19792-2017 “Мед натуральный. Технические условия”. 17 с. <https://docs.cntd.ru/document/1200157439> (In Russian)
19. Skvarla J. J., Turner B. L. 1966. Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen. A review. — Ann. Missouri Bot. Garden. 53: 220–256. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/20103577>
20. Bolick M. R. 1978. Taxonomic, evolutionary, and functional considerations of Compositae pollen ultrastructure and sculpture. — Plant Syst. Evol. 130(3–4): 209–218.
<https://doi.org/10.1007/BF00982805>
21. Blackmore S. A., Wortley A. H., Skvarla J. J., Gabarayeva N. I., Rowley J. R. 2010. Developmental origins of structural diversity in pollen walls of Compositae. — Plant Syst. Evol. 284(1): 17–32.
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0232-2>
22. Bahadur S., Taj S., Long W., Ahmad M. 2022. Pollen morphology and its implication in the taxonomy of some selected tribes of the Asteraceae of Hainan Island South China. — Bot. Rev. 88(3): 271–298.
<https://doi.org/10.1007/s12229-022-09277-3>
23. Hayat K., Khan W. M., Khan M. N., Shah S. N. 2023. Pollen morphological investigation of selected species of family Asteraceae from Pakistan by using light and scanning electron microscopy. — Microsc. Res. Tech. 86(10): 1258–1273.
<https://doi.org/10.1002/jemt.24308>
24. Аскерова Р. К. 1987. Палинология цикориевых. Compositae: Cichorioideae. Баку. ЭЛИМ. 208 с.
25. Blackmore S. A. 1982a. A functional interpretation of *Lactuceae* (Compositae) pollen. — Pl. Syst. Evol. 141(2): 153–168.
<https://doi.org/10.1007/BF00986415>
26. Blackmore S. 1982b. Palynology of subtribe Scorzonerinae (Compositae–Lactuceae) and its taxonomic significance. — Grana. 21(3): 149–160.
<https://doi.org/10.1080/00173138209427691>
27. Wang H., Wortley A. H., Blackmore S. 2009. Pollen morphology of Crepidinae and Lactucinae (Asteraceae: Cichorieae) and its systematic significance. — Grana. 48(3): 160–178.
<https://doi.org/10.1080/00173130902931209>
28. Григорьева В. В., Коробков А. А., Брицкий Д. А., Михайлова Л. В. 2015. Морфология пыльцы представителей трибы *Anthemideae* (Asteraceae). — Бот. журн. 100(10): 1040–1047.
<https://doi.org/10.1134/S000681361510004X>
29. Akyalçin H., Arabaci T., Yildiz B. 2011. Pollen morphology of six *Achillea* L. sect. *Achillea* (Asteraceae) species in Turkey. — Turk. J. Bot. 35(2): 183–201.

- <https://doi.org/10.3906/bot-1005-23>
30. Akyalçin H., Arabaci T., Yildiz B. 2014. Pollen morphology of some *Achillea* L. sect. Babounya (DC.) O. Hoffm. (Asteraceae) species from Turkey. — *Acta Bot. Gallica*. 161(2): 129–149.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2014.899158>
 31. Dauti A., Kapidani G., Pupuleku B., Kallajxhiu N., Jançe A., Turku S. 2016. Palynomorphological data of some species of the genus *Achillea*. — *Acad. J. Interdiscip. Stud.* 5(3S1): 74–78.
<https://doi.org/10.5901/ajis.2016.v5n3s1p74>
 32. Pehlivan S. 1995. Pollen morphology of some Turkish endemic *Centaurea* L. — *Grana*. 34(1): 29–38.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429030>
 33. Abid R., Qaiser M. 2023. Pollen morphology of *Lactuca* L. (s. lat.) (Cichorieae: Asteraceae) from Hindukush, Western Himalayan and Karakorum ranges and its taxonomic significance. — *Palynology*. 47(1): 2089927.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2022.2089927>
 34. Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
 35. Гаврилова О. А. 2014. Применение конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ) для исследования морфологии оболочки пыльцевых зерен. — *Бот. журн.* 99(10): 1139–1147. <https://elibrary.ru/stsjkz>
 36. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.
 37. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. С. 48–51.
 38. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Е.2. Л. 184с.
 39. PalDat — a palynological database (2000 onwards, www.paldat.org)
 40. Skvarla J. J., Turner B. L., Patel V. C., Tomb A. S. 1977. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. — In: *The biology and chemistry of the Compositae*. London. Vol. 1. P. 141–265.

Pollen of Some Melliferous and Pollen-Bearing Species of the Asteraceae Family in the North-West of Russia

© 2024. M. V. Braga¹, V. V. Grigorjeva¹, N. A. Medvedeva^{1, 2, *}, D. A. Britski¹, O. A. Gavrilo¹

¹Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia

²Herzen State Pedagogical University, St. Petersburg, Russia

*e-mail: namedvedeva@mail.ru

Abstract — Using light, scanning electron and confocal laser scanning microscopes, the pollen morphology of 23 wild and introduced melliferous plant species belonging to 21 genera of the Asteraceae family, which are widely distributed in the Leningrad, Novgorod, and Pskov regions was studied. It was found that pollen grains of all the studied species are of medium size, from 18 to 50 microns, 3-aperturate, with an echinate or echinolophate type of exine. Dispersed in honey, pollen is easily determined to the family, subfamily and often to the tribe and genus. The obtained data will help honey producers to identify the pollen of the Asteraceae family plants in the tested honey samples.

Keywords: Asteraceae, honey plants, pollen grains, pollen morphology

ACKNOWLEDGMENTS

This work was performed as a part of State Assignment (AAA-A19-119031290052-1) of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. In this study, the permanent preparations from the “Collection of modern pollen and spores of the Laboratory of Palynology of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences” were used.

REFERENCES

1. Kartashova N. N. 1955. [Honey plants of the Tomsk Region]. Tomsk. 80 p. (In Russian).
2. Vereshchagin V. I. 1961. [Honey plants of the Altai Territory]. Barnaul. 100 p. (In Russian)
3. Glukhov M. M. 1974. [Honey plants. 7th ed.]. Moscow. 303 p. (In Russian)
4. Pelmenev V. K. 1985. [Honey plants]. Moscow. 144p. (In Russian)
5. Chauhan M. S., Farooqui A., Trivedi A. 2017. Plants foraged by bees for honey production in northern India: The diverse flora of India and its implications for apiculture. — *Acta Palaeobot.* 57(1): 119–132.

- <https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0003>
6. Kurmanov R. G. 2020. Use of palynological and physico-chemical analysis methods in the characterization of Russian monofloral honey types. — Vestnik of Omsk SAU. 3(39): 58–65. <https://elibrary.ru/wqkzbx> (In Russian).
 7. Burmistrov A. N., Nikitina V. A. 1990. [Honey plants and their pollen]. Moscow. 73c. (In Russian).
 8. Gorlachev V. P., Reshetova S. A. 2013. Organoleptic and palynological assessment of some local honey from Zabaikalsky Kray. — Transbaikalsk State University Journal. 6(97): 3–7. <https://elibrary.ru/sdjdf1> (In Russian)
 9. Rasoloarijao T. M., Ramavovololon P., Ramamonjisoa R., Clemencet J., Lebreton G., Delatte H. 2019. Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera* unicolor in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar. — Palynology. 43(2): 292–320.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1443980>
 10. Chepurnoy I. P., Rusakova T. M. 1981. [Determination of the botanical origin of honey]. — Pchelovodstvo. 9: 25–26. (In Russian)
 11. Kurmanov R. G., Galeev R. I. 2021. Mapping honeylands of the European part of Russia. — Moscow University Bulletin. Series 5. Geography. 3: 77–85. <https://elibrary.ru/qowmbk> (In Russian)
 12. Shukla V., Kumar A. 2020. Melissopalynological and physicochemical analysis of honey samples from Prayagraj District, Uttar Pradesh. — Acta Palaeobot. 60(1): 123–133.
<https://doi.org/10.35535/acpa-2020-0004>
 13. Vaissière B. E., Vinson S. B. 1994. Pollen morphology and its effect on pollen collection by honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), with special reference to upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). — Grana. 33(3): 128–138.
<https://doi.org/10.1080/00173139409428989>
 14. Tsvelev N. N. 2000. Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces). St. Petersburg. 781 p. (In Russian)
 15. [Red Data Book of the Leningrad Region: the plant world]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russian)
 16. [Red Data Book of the Novgorod Region]. 2015. St. Petersburg. 479 p. (In Russian)
 17. [Red Data Book of the Pskov Region]. 2014. Pskov. 543 p. (In Russian)
 18. GOST RF 19792-2017 [“Natural honey. Technical conditions”]. 17 p. <https://docs.cntd.ru/document/1200157439> (In Russian)
 19. Skvarla J. J., Turner B. L. 1966. Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen. A review. — Ann. Missouri Bot. Garden. 53: 220–256. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/20103577>
 20. Bolick M. R. 1978. Taxonomic, evolutionary, and functional considerations of Compositae pollen ultrastructure and sculpture. — Plant Syst. Evol. 130(3–4): 209–218.
<https://doi.org/10.1007/BF00982805>
 21. Blackmore S. A., Wortley A. H., Skvarla J. J., Gabarayeva N. I., Rowley J. R. 2010. Developmental origins of structural diversity in pollen walls of Compositae. — Plant Syst. Evol. 284(1): 17–32.
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0232-2>
 22. Bahadur S., Taj S., Long W., Ahmad M. 2022. Pollen morphology and its implication in the taxonomy of some selected tribes of the Asteraceae of Hainan Island South China. — Bot. Rev. 88(3): 271–298.
<https://doi.org/10.1007/s12229-022-09277-3>
 23. Hayat K., Khan W. M., Khan M. N., Shah S. N. 2023. Pollen morphological investigation of selected species of family Asteraceae from Pakistan by using light and scanning electron microscopy. — Microsc. Res. Tech. 86(10): 1258–1273.
<https://doi.org/10.1002/jemt.24308>
 24. Askerova R. K. 1987. [Palynology of chicory. Compositae: Cichorioideae]. Baku. 208 p. (In Russian)
 25. Blackmore S. A. 1982a. A functional interpretation of Lactuceae (Compositae) pollen. — Pl. Syst. Evol. 141(2): 153–168.
<https://doi.org/10.1007/BF00986415>
 26. Blackmore S. 1982b. Palynology of subtribe *Scorzonerinae* (Compositae: Lactuceae) and its taxonomic significance. — Grana. 21(3): 149–160.
<https://doi.org/10.1080/00173138209427691>
 27. Wang H., Wortley A. H., Blackmore S. 2009. Pollen morphology of Crepidinae and Lactucinae (Asteraceae: Cichorieae) and its systematic significance. — Grana. 48(3): 160–178.
<https://doi.org/10.1080/00173130902931209>
 28. Grigorieva V. V., Korobkov A. A., Britsky D. A., Mikhailova L. V. 2015. Pollen morphology in representatives of the subtribe *Anthemideae* (Asteraceae). — Bot. Journal. 100(10): 1040–1047.

- <https://doi.org/10.1134/S000681361510004X> (In Russian)
29. Akyalçin H., Arabaci T., Yildiz B. 2011. Pollen morphology of six *Achillea* L. sect. *Achillea* (Asteraceae) species in Turkey. — Turk. J. Bot. 35(2): 183–201.
<https://doi.org/10.3906/bot-1005-23>
30. Akyalçin H., Arabaci T., Yildiz B. 2014. Pollen morphology of some *Achillea* L. sect. *Babounya* (DC.) O. Hoffm. (Asteraceae) species from Turkey. — Acta Bot. Gallica. 161(2): 129–149.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2014.899158>
31. Dauti A., Kapidani G., Pupuleku B., Kallajxhiu N., Jançe A., Turku S. 2016. Palynomorphological data of some species of the genus *Achillea*. — Acad. J. Interdiscip. Stud. 5(3S1): 74–78.
<https://doi.org/10.5901/ajis.2016.v5n3s1p74>
32. Pehlivan S. 1995. Pollen morphology of some Turkish endemic *Centaurea* L. — Grana. 34(1): 29–38.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429030>
33. Abid R., Qaiser M. 2023. Pollen morphology of *Lactuca* L. (s. lat.) (Cichorieae: Asteraceae) from Hindukush, Western Himalayan and Karakorum ranges and its taxonomic significance. — Palynology. 47(1): 2089927.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2022.2089927>
34. Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
35. Gavrilova O. A. 2014. Application of confocal laser scanning microscopy to the study of pollen wall morphology. — Botanicheskiy Zhurnal. 99(10): 1139–1147. <https://elibrary.ru/stsjkz> (In Russian)
36. Kupriyanova L. A., Aleshina L. A. 1967. [Palynological terminology of angiosperms]. Leningrad. 84 p. (In Russian)
37. Kupriyanova L. A., Aleshina L. A. 1972. [Pollen and spores of plants from the flora of the European part of the USSR. Vol. I]. Leningrad. P. 48–51. (In Russian)
38. Kupriyanova L. A., Aleshina L. A. 1978. [Pollen of dicotyledons from the flora of the European part of the USSR. Vol. 2]. Leningrad. 184 p. (In Russian)
39. PalDat — a palynological database (2000 onwards, www.paldat.org)
40. Skvarla J. J., Turner B. L., Patel V. C., Tomb A. S. 1977. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. — In: The biology and chemistry of the Compositae. London. Vol. 1. P. 141–265.

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

УДК 504.054:504.056:581.55:630*181.351

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ДРЕВОСТОЕВ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) В УСЛОВИЯХ СНИЖЕНИЯ АЭРОТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

© 2024 г. И. В. Лянгузова^{1, *}, П. Н. Катютин^{1, 2}

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

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

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 22.06.2024 г.

После доработки 28.08.2024 г.

Принята к публикации 04.09.2024 г.

На фоне сниженных объемов атмосферных выбросов крупного медно-никелевого комбината (Мурманская обл.), регистрируемых в течение последних двадцати лет, исследованы размерная и виталитетная структуры древостоев *Pinus sylvestris* L. в средневозрастных сосновых лесах в фоновом районе, буферной и импактной зонах, а также оценено современное содержание Ni и Cu в лесной подстилке. Установлено, что сниженная аэротехногенная нагрузка не привела к уменьшению уровня загрязнения органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов тяжелыми металлами, на территории импактной зоны их содержание по-прежнему более чем в 100 раз превышает фоновые концентрации. Распределения всех морфометрических параметров древостоев сосны независимо от уровня аэротехногенной нагрузки отличаются положительной асимметрией, что свидетельствует о преобладании малоразмерных особей в составе сосновых древостоев. В виталитетных спектрах фоновых сосновых древостоев преобладают ослабленные и сильно ослабленные особи, с увеличением уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами ухудшается жизненное состояние древостоев, а абсолютный максимум в виталитетных спектрах смещается на долю усыхающих особей.

Ключевые слова: северная тайга, сосновые леса, древостой, размерная структура, виталитетная структура, тяжелые металлы, аэротехногенное загрязнение, Мурманская область

DOI: 10.31857/S0033994624040071, EDN: PQSUEG

Промышленное загрязнение окружающей среды по-прежнему остается в центре внимания исследователей-экологов, несмотря на предпринимаемые усилия многих стран к снижению объемов атмосферных выбросов промышленными предприятиями. Регистрируемое в последние десятилетия уменьшение промышленных эмиссий загрязняющих веществ обусловлено разными причинами: закрытие предприятий из-за их опасности или нерентабельности, переход на новые технологии, перенос производства в другие страны [1–3]. Независимо от причин снижения интенсивности аэротехногенного загрязнения или остановки промышленного производства, это позволяет выявлять ответную реакцию отдельных компонентов или экосистем в целом на уменьшение токсического пресса, а также оценивать возможности естественного восстановления

наземных экосистем. Однако согласно последнему обзору современного состояния исследований естественного восстановления наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения [4], эти исследования носят пока что фрагментарный характер, и имеются многочисленные пробелы в изученности этого процесса. Об актуальности восполнения имеющихся пробелов свидетельствуют последние публикации, характеризующие ответную реакцию различных организмов на снижение аэротехногенной нагрузки, а также начальные этапы естественного восстановления отдельных компонентов наземных экосистем [5–17]. Особенно актуальны и важны долговременные мониторинговые наблюдения за состоянием биогеоценозов в периоды с разной интенсивностью техногенного стресса [18–24], а также оценка современного состояния различных

компонентов и экосистем в целом [5, 12, 25, 26], которая позволит обозначить начавшиеся этапы естественного восстановления наземных экосистем после снятия техногенной нагрузки.

Цель настоящей работы — количественная оценка современного состояния древостоев *Pinus sylvestris* L. в условиях сниженной интенсивности аэротехногенного загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в 2022–2023 гг. в центральной части Кольского полуострова в средневозрастных сосновых лесах, расположенных на разном удалении от комбината «Североникель» в юго-западном и северо-восточном направлениях. Для выявления воздействия фактора аэротехногенного загрязнения среди абиотических факторов окружающей среды все растительные сообщества подбирали в однотипных местообитаниях с учетом положения в макро- и мезорельефе, сукцессионного статуса, типа почвы и давности нарушения (80 лет после последнего пожара). Древесный ярус исследованных сообществ сформирован *Pinus sylvestris* L. с небольшим участием *Betula pubescens* Ehrh. В травяно-кустарничковом ярусе фоновых сосновых лесов доминирующими видами являются кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, в мохово-лишайниковом — зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* spp. и лишайники *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *Cl. stellaris* (Opiz.) Pouzar et Vězda, *Cl. arbuscula* (Wallr.) Flot. На загрязненной территории в травяно-кустарничковом ярусе доминируют те же виды кустарничков, а в мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники р. *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подециями. Согласно современной классификации почв России [28, 29], исследуемые почвы относятся к Al-Fe-гумусовым подзолам.

Металлургический комбинат «Североникель» (г. Мончегорск, Мурманская обл.) был введен в строй в 1938 г. для производства цветных металлов из медно-никелевых руд местных месторождений, которые истощились к концу 1960-х годов. В 1968 г. комбинат перешел на использование полиметаллических руд Норильского месторождения, которые отличались высоким содержанием серы, что привело к резкому увеличению объемов

выбросов диоксида серы и твердых веществ [27]. В результате многолетнего техногенного воздействия комбината на окружающую среду значительные территории оказались трансформированы. К концу XX века общая площадь зоны загрязнения составляла около 100 тыс. га, при этом на площади 3.7 тыс. га леса оказались полностью уничтожены. Согласно опубликованным данным, в период 1981–1990 гг. ежегодный объем атмосферных выбросов SO₂ ОАО «Североникель» превышал в среднем 220 тыс. т, твердых веществ — 16 тыс. т, затем происходило постепенное снижение объемов выбросов, и к концу XX в. они составляли соответственно 45.8 и 6.0 тыс. т в год. В настоящее время ежегодный объем выбросов SO₂ и твердых веществ на комбинате «Североникель» составляет соответственно 35–37 и 2.9–3.4 тыс. т в год. На различных этапах производственного цикла в атмосферу поступает диоксид серы с примесью мелкодисперсной полиметаллической пыли, содержащей сульфиды и оксиды металлов, а также частицы Ni, Cu, Co.

Сеть мониторинговых пробных площадей в средневозрастных сосновых лесах по градиенту промышленного загрязнения атмосферными выбросами комбината «Североникель» была заложена еще в начале 1980-х годов [30]. В течение более 40 лет на этих пробных площадях проводились различные исследования, что, возможно, оказало влияние на состояние лесных экосистем вследствие дополнительной рекреационной нагрузки. В связи с этим в 2022–2023 гг. были заложены новые пробные площади (ПП) размером 0.06–0.10 га в аналогичных сосняках, расположенные недалеко от сети мониторинговых пробных площадей. В пределах вновь заложённых ПП проводили сплошной учет и нумерацию живых деревьев, измеряли диаметр основания ствола и на высоте 1.3 м, а также высоту каждого дерева. К древесному ярусу относили особи сосны высотой более 1.3 м и диаметром ствола на высоте 1.3 м свыше 4 см. В таблице 1 приведены местоположение ПП и средние параметры древостоев. В зависимости от плотности древостоев, суммы площадей сечения и размеров ПП число учетных деревьев сосны варьировало от 38 до 147 экз.

Категорию жизненного состояния определяли глазомерно по степени ажурности кроны с учетом дехромации и дефолиации ассимиляционного аппарата [30]. Выделяли 4 категории состояния деревьев: 1 — без признаков ослабления; 2 — ос-

Таблица 1. Средние характеристики исследуемых сосновых древостоев по градиенту аэротехногенной нагрузки
Table 1. Average characteristics of the studied pine stands by aerotechnogenic load gradient

№ ПП Number of permanent sample plot (PSP)	Расстояние, км и направление Distance, km and direction	Координаты Coordinates	Диаметр на высоте 1.3 м, см DBH, cm	Диаметр основания ствола, см, Trunk base diameter, cm	Высота, м Height, m	Плотность, экз./га Density, ind./ha	Сумма площадей сечения, м²/га Basal area, m²/ha
Фоновый район / Background area							
1	64 ЮЮЗ 64 SSW	67030'59"N 31046'50"E	10.4	12.9	8.5	1238	10.6
2	60 ЮЗЗ 60 SSW	67084'24"N 31041'25"E	12.8	16.0	11.3	667	9.5
Буферная зона / Buffer zone							
3	30 СВ 30 NE	68006'53"N 33019'30"E	11.3	13.8	10.1	2450	25.6
4	30 ЮЮЗ 30 SSW	67038'37"N 32045'06"E	11.2	13.6	8.7	1183	10.0
5	31 ЮЮЗ 31 SSW	67038'12"N 32042'11"E	12.9	15.9	10.1	1033	12.8
Импактная зона / Impacted zone							
6	11 ЮЮЗ 11 SSW	67049'21"N 32046'28"E	9.4	11.6	7.4	1933	14.3
7	11 ЮЮЗ 11 SSW	67049'21"N 32045'09"E	7.1	9.0	5.6	3147	13.2
8	11 ЮЮЗ 11 SSW	67049'19"N 32045'05"E	6.9	9.0	4.8	1040	4.3
9	11 СВ 11 NE	68000'25"N 32055'29"E	8.8	11.2	7.0	1867	12.5

лабленные; 3 — сильно ослабленные; 4 — усыхающие. Для оценки жизненного состояния вычисляли индекс жизненного состояния древостоев сосны (L_n) с учетом актуализации коэффициентов массы хвои для соответствующих категорий состояния [31] и среднеарифметическое значение категории состояния ($KС$).

На каждой ПП отбирали не менее 5 индивидуальных образцов органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов (лесной подстилки), которые объединяли для получения средних проб. Конечное определение содержания кислотора-

створимых форм Ni, Cu в образцах подстилки проводили в вытяжке 1.0 N HCl методом атомно-абсорбционной спектрометрии в 3-кратной повторности. Для оценки уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами рассчитывали индекс техногенной нагрузки (ИТН), который представляет собой превышение суммарного содержания кислоторастворимых форм преобладающих металлов (Ni, Cu) в лесной подстилке над их фоновым содержанием [30].

При анализе размерной и виталитетной структур древостоев сосны использовали базовые пара-

метры распределений: коэффициенты асимметрии и эксцесса, а также диапазон изменения размерных параметров. Распределения размерных параметров деревьев сосны аппроксимировали различными теоретическими распределениями (нормальным, логнормальным, экспоненциальным, Вейбулла, Гамма, χ^2 -распределением), значимость различий оценивали с помощью критерия χ^2 .

Статистическую обработку результатов проводили с использованием ANOVA, корреляционного и регрессионного анализа. Для оценки значимости различий использовали непараметрические критерии Краскела—Уоллиса (H) и Манна—Уитни (z). Данные представлены в виде значений медиан и их квартилей (Q_{25} и Q_{75}), либо среднеарифметических значений и их стандартного отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современный уровень загрязнения местообитаний тяжелыми металлами

В фоновых сосновых лесах Кольского полуострова среднее значение суммарного содержания кислоторастворимых форм Ni и Cu в органогенном горизонте (лесной подстилке) Al-Fe-гумусовых подзолов составляет $20.0 \pm \pm 0.5$ мг/кг. При расчете ИТН данное значение было принято за 1. По мере приближения к комбинату «Североникель» возрастает уровень загрязнения почв тяжелыми металлами, что выражается в увеличении значений ИТН (рис. 1).

На территории буферной зоны минимальное значение ИТН (6.3 отн. ед.) зарегистриро-

вано на ПП3, удаленной от комбината на 30 км в северо-восточном направлении, а максимальное (17.4 отн. ед.) — на ПП5, удаленной на такое же расстояние в юго-западном направлении от комбината (рис. 1). Зарегистрированное 3-кратное различие ИТН в пределах буферной зоны по двум противоположным направлениям обусловлено преобладанием ветров, дующих в юго-западном направлении от комбината и особенностями рельефа. На территории импактной зоны средние значения ИТН варьируют в интервале 130–140 отн. ед. и достоверно не различаются на пробных площадях, расположенных в северо-восточном (ПП9) и юго-западном (ПП6–8) направлениях от комбината.

Размерная структура древостоев сосны

Прежде всего, необходимо было установить соответствие или несоответствие распределений исследуемых параметров нормальному закону; проверка выявила их значимые различия. Аппроксимация распределений размерных параметров деревьев сосны теоретическими распределениями (нормальное, логнормальное, экспоненциальное, Вейбулла, Гамма и др.) выявила неоднозначную картину. Из всего массива полученных данных примерно в половине случаев распределение размерных параметров деревьев сосны подчиняются закону нормального распределения. Экспоненциальное и распределение Вейбулла оказались неприменимы для аппроксимации ни одного из эмпирических размерных параметров исследуемых древостоев сосны. В остальных случаях для некоторых параметров (диаметр у основания ствола или на высоте 1.3 м,

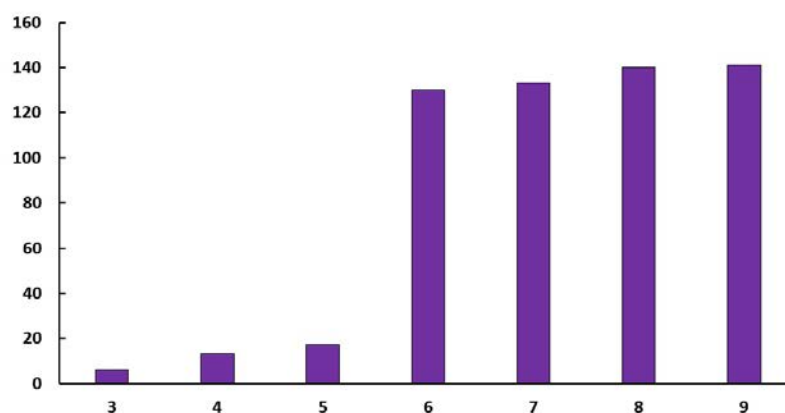


Рис. 1. Индекс техногенной нагрузки (ИТН) на исследуемых пробных площадях (ПП). По горизонтали — номера пробных площадей; по вертикали — индекс техногенной нагрузки, отн. ед.

Fig. 1. Index of technogenic load (ITL) at the studied sample plots (PSP). X-axis — numbers of sample plots; y-axis — anthropogenic load index, relative units.

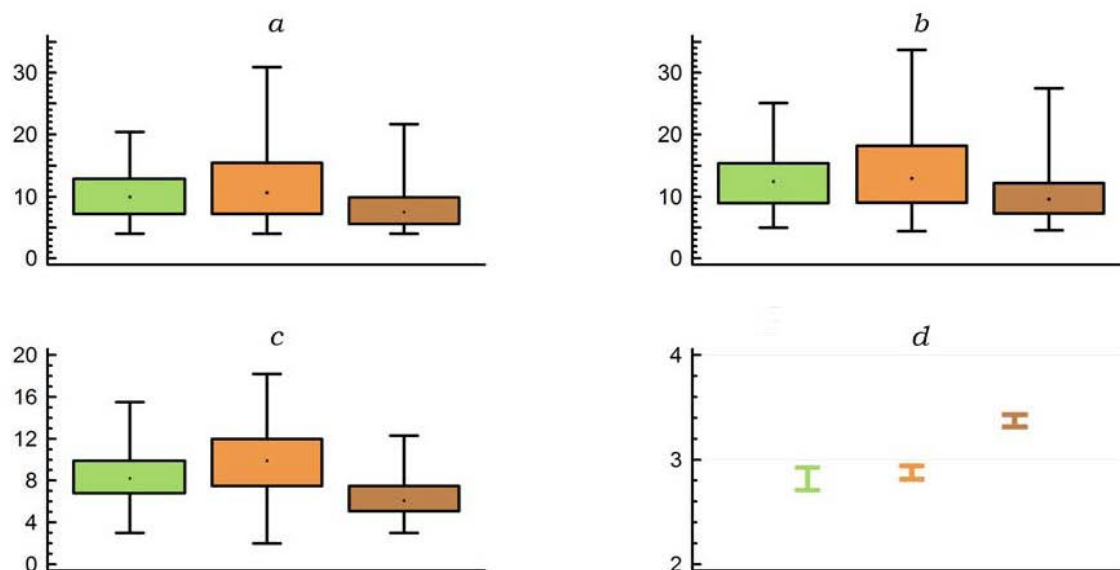


Рис. 2. Усредненные параметры древостоев сосны по градиенту аэротехногенного загрязнения. По горизонтали: названия зон слева направо: фоновый район, буферная зона, импактная зона; по вертикали: *a* — медианы диаметра (см) ствола на высоте 1.3 м, *b* — медианы диаметра (см) основания ствола, *c* — медианы высоты (м) дерева, *d* — средние значения категории жизненного состояния дерева.

Fig. 2. Average parameters of pine stands along the gradient of aerotechnogenic pollution. X-axis — zones (from left to right: background, buffer, impacted); y-axis: *a* — medians of trunk diameter (cm) at a DBH, *b* — medians of trunk base diameter (cm), *c* — medians of tree height (m), *d* — average values of tree vitality status.

или высота дерева) или конкретных древостоев (ПП1, 4, 9) отсутствовали значимые различия с Гамма-распределением. В ряде случаев (30%) была применима аппроксимация либо χ^2 -распределением, либо логнормальным распределением, для которого характерно преобладание низших градаций параметров. Вследствие вышесказанного на рис. 2 представлены медианы и квартили исследуемых параметров, усредненных для фоновой, буферной и импактной зон.

В фоновых сосновых древостоях диаметр ствола на высоте 1.3 м варьирует от 4 до 20 см, а диаметр основания ствола — от 5 до 25 см, средние значения медиан составляют 11.8 и 12.9 см соответственно (рис. 2). В буферной зоне интервал варьирования указанных параметров более широкий: 4–31 см и 5–33 см соответственно, при этом значимые различия средних значений этих показателей в фоновом районе и буферной зоне отсутствуют ($H = 6.33$ и 6.69 , $p = 0.097$ и 0.083 соответственно). В импактной зоне средние значения медиан диаметров на высоте 1.3 м и у основания стволов составляют соответственно 7.7 и 9.7 см, что значительно меньше по сравнению с этими показателями в фоновой и буферной зонах ($H = 75.5$ и 65.3 , $p = 0.000$).

Высота деревьев в фоновых средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова варьирует от 4 до 18 м, среднее значение медианы равно 8.2 м (рис. 2). В буферной зоне средняя величина медианы высоты составляет 11.9 м, что значительно больше ($H = 26.1$, $p = 0.000$) фоновое значение этого параметра. На территории импактной зоны деревья сосны существенно ниже, чем в фоновой и буферной зонах ($H = 213.7$, $p = 0.000$), среднее значение медианы равно лишь 6.2 м.

При сравнении статистических параметров распределений было установлено, что в фоновых древостоях распределения особей сосны по градациям диаметра основания ствола отличаются суженным диапазоном, положительной асимметрией и незначительной островершинностью (табл. 2). На рис. 3 представлены примеры распределений диаметра основания ствола деревьев сосны в фоновом районе и на территории буферной и импактной зон. В буферной зоне древостой сосны также характеризуется суженным диапазоном, составляющим 0.4 от среднего максимального диапазона (66 см) данного вида в районе исследований. Положительная асимметрия распределений ($As = 0.30$ – 1.28) свидетельствует о доминировании низших классов

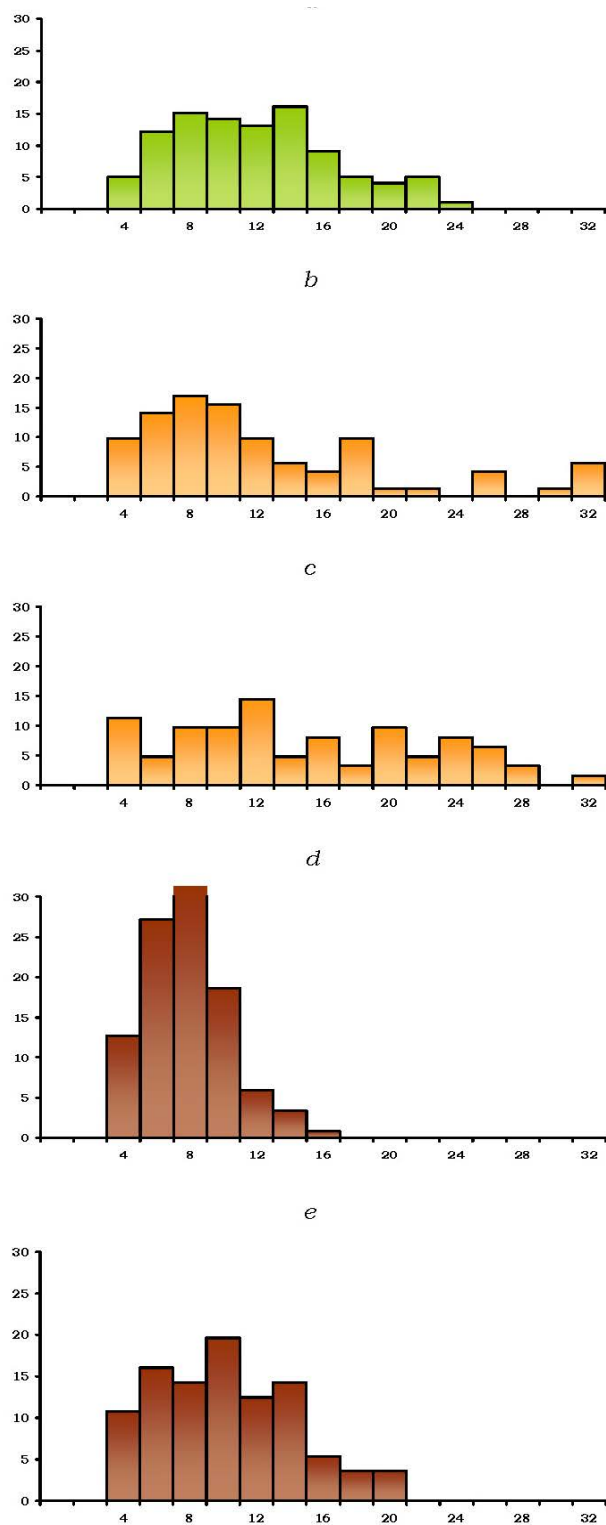


Рис. 3. Примеры распределений диаметра основания ствола *Pinus sylvestris* в фоновом районе (а – ПП1), буферной (б – ПП4; с – ПП5) и импактной зонах (д – ПП7, е – ПП9). По горизонтали – градации диаметра, см; по вертикали – частота, %.

Fig. 3. Examples of *Pinus sylvestris* trunk base diameter distributions in the background area (a – PSP1), buffer (b – PSP4; c – PSP5) and impact zones (d – PSP7, e – PSP9). X-axis – diameter grades, cm; y-axis – frequency, %.

диаметра основания ствола, а размах варьирования и величина коэффициента эксцесса (от -0.90 до 1.02) — о разнообразии форм распределений этого параметра (рис. 3). Наиболее узкий диапазон диаметра основания ствола зарегистрирован в древостоях сосны в импактной зоне, где этот параметр составляет от 9 до 23 см (табл. 2). Коэффициент асимметрии варьирует в нешироком интервале ($0.42-1.00$), но во всех случаях положителен, что подтверждает преобладание малоразмерных особей сосны в древостое. Для коэффициента эксцесса отмечен более широкий интервал варьирования — от -0.74 до 1.18 (табл. 2), что свидетельствует либо об умеренной островершинности ($0 < Ex < 3.0$), либо о плосковершинности ($-1.0 < Ex < 0$) распределений (рис. 3).

Распределения диаметров стволов сосны на высоте 1.3 м в целом сходны с распределениями диаметра основания ствола, особенно в фоновых древостоях и буферной зоне (табл. 2). В импактной зоне параметры распределений диаметров на высоте 1.3 м и у основания ствола несколько различаются. Распределения диаметра ствола на высоте 1.3 м отличаются еще более узким диапазоном, по сравнению с распределениями диаметра основания ствола независимо от уровня техногенного загрязнения. Различие величин коэффициентов асимметрии и эксцесса сравниваемых распределений не обнаруживает какой-либо выраженной закономерности.

В фоновых сосновых древостоях распределение деревьев по классам высоты характеризуется довольно слабой положительной асимметрией и весьма умеренной островершинностью (табл. 2), в древостое преобладают особи высотой 5–10 м (рис. 4). В буферной зоне распределение деревьев по высоте отличается незначительной асимметрией ($As = |0.06-0.14|$) и выраженной плосковершинностью ($Ex = -|0.39-0.88|$), особенно на ПП5, в пределах которой были отмечены деревья высотой от 4 до 18 м (рис. 4). В импактной зоне установленные значения коэффициентов асимметрии и эксцесса, соответственно $As = |0.06-0.56|$ и $Ex = -|0.09-0.52|$, свидетельствуют о симметричности или слабой положительной асимметрии и слабой плосковершинности распределений (рис. 4).

Таким образом, по градиенту аэротехногенного загрязнения значимо уменьшаются все размерные параметры деревьев сосны и существенно сужаются их диапазоны, особенно ярко это про-

Таблица 2. Статистические параметры размерных спектров древостоев сосны по градиенту аэротехногенного загрязнения
Table 2. Statistical parameters of pine stands size spectra along aerotechnogenic pollution gradient

№ ПП Number of PSP	Параметр Parameter	<i>N</i>	<i>Dd</i> , cm	<i>As</i>	<i>Ex</i>
Фоновый район / Background area					
1	<i>D</i> _{1.3}	99	16	0.52	-0.28
	<i>D</i> ₀	99	20	0.52	-0.31
	<i>H</i>	99	12	0.46	0.29
2	<i>D</i> _{1.3}	101	18	0.23	-0.35
	<i>D</i> ₀	101	23	0.32	-0.43
	<i>H</i>	101	11	-0.71	0.17
Буферная зона / Buffer zone					
3	<i>D</i> _{1.3}	147	21	0.53	-0.22
	<i>D</i> ₀	147	29	0.66	-0.21
	<i>H</i>	147	11	-0.14	-0.84
4	<i>D</i> _{1.3}	71	27	1.29	1.32
	<i>D</i> ₀	71	28	1.28	1.02
	<i>H</i>	71	13	0.06	-0.39
5	<i>D</i> _{1.3}	62	23	0.32	-0.86
	<i>D</i> ₀	62	28	0.30	-0.90
	<i>H</i>	62	14	-0.06	-0.88
Импактная зона / Impacted zone					
6	<i>D</i> _{1.3}	118	18	0.78	0.30
	<i>D</i> ₀	118	23	1.00	1.18
	<i>H</i>	118	8	0.56	-0.09
7	<i>D</i> _{1.3}	116	9	0.73	0.08
	<i>D</i> ₀	116	13	0.85	0.84
	<i>H</i>	116	5	0.33	-0.21
8	<i>D</i> _{1.3}	39	8	0.75	-0.08
	<i>D</i> ₀	39	9	0.43	-0.74
	<i>H</i>	39	4	0.06	-0.52
9	<i>D</i> _{1.3}	56	13	0.55	-0.37
	<i>D</i> ₀	56	16	0.42	-0.61
	<i>H</i>	56	6	0.47	-0.27

Примечание. *N* – объем выборки; *Dd* – диапазон параметра, см; *As* – коэффициент асимметрии; *Ex* – эксцесс.
Note. *N* – sample volume; *Dd* – parameter range, cm; *As* – asymmetry coefficient; *Ex* – excess.
Здесь и в табл. 4: *D*_{1.3} – диаметр на высоте 1.3 м, *D*₀ – диаметр основания ствола, *H* – высота дерева Да
Here and in table 4: *D*_{1.3} – DBH, *D*₀ – trunk base diameter, *H* – tree height Да

является в импактной зоне. Независимо от уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами распределения всех исследуемых размерных параметров отличаются положительной асимметрией, что свидетельствует о преобладании в древостоях сосны малоразмерных особей.

Виталитетная структура древостоев сосны
На рис. 5 представлены усредненные виталитетные спектры сосновых древостоев по градиенту аэротехногенного загрязнения. В фоновых условиях в виталитетных спектрах древостоев преобладают ослабленные и сильно ослабленные особи сосны,

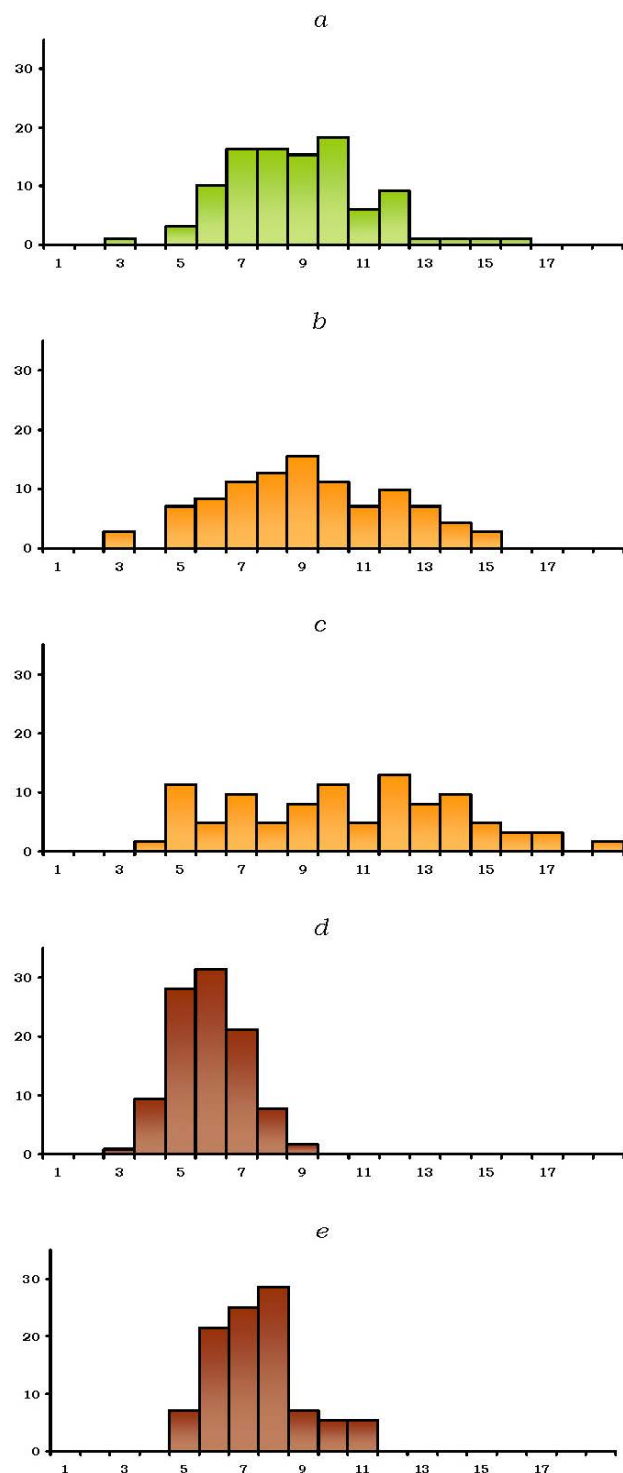


Рис. 4. Примеры распределений высоты деревьев *Pinus sylvestris* в фоновом районе (*a* – ПП1), буферной (*b* – ПП4; *c* – ПП5) и импактной зонах (*d* – ПП7, *e* – ПП9). По горизонтали – градации высоты, м; по вертикали – частота, %.

Fig. 4. Examples of *Pinus sylvestris* tree height distributions in the background area (*a* – PSP1), buffer (*b* – PSP4; *c* – PSP5) and impact zones (*d* – PSP7, *e* – PSP9). X-axis – height grades, m; y-axis – frequency, %.

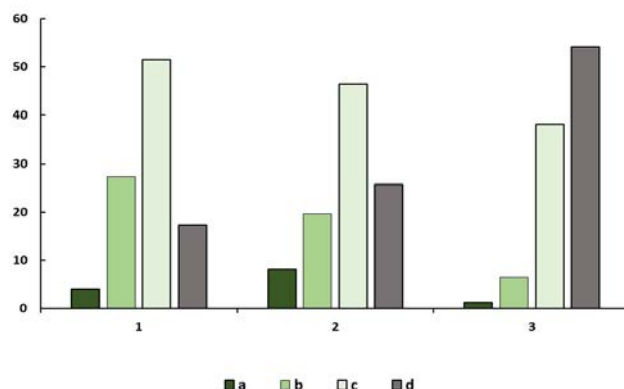


Рис. 5. Усредненные виталитетные спектры древостоев сосны в фоновой (1), буферной (2) и импактной (3) зонах.

По горизонтали: 1 – фоновый район, 2 – буферная зона, 3 – импактная зона; по вертикали – доля (%) каждой категории жизненного состояния от общего числа деревьев: *a* – здоровые; *b* – ослабленные; *c* – сильно ослабленные; *d* – усыхающие.

Fig. 5. Average vitality spectra of pine stands in background (1), buffer (2) and impact (3) zones.

X-axis: 1 – background area, 2 – buffer zone, 3 – impacted zone; y-axis – share (%) of each vitality class from the total number of trees: *a* – healthy; *b* – weakened; *c* – severely weakened; *d* – dying-off.

доли которых составляют соответственно 27 и 52% от общего числа деревьев, при этом доля усыхающих особей достаточно велика и достигает 17%. В буферной зоне абсолютный максимум в виталитетных спектрах сосновых древостоев приходится на сильно ослабленные особи (46%), при этом доля усыхающих особей возрастает в 1.5 раза, а доля ослабленных особей соответственно уменьшается примерно в 1.5 раза по отношению к их доле в фоновом районе. В импактной зоне свыше 50% особей от их общего числа относятся к категории усыхающих, достаточно велика доля сильно ослабленных особей (38%), а доля здоровых особей минимальна (1.3%) среди сравниваемых древостоев.

Более детальный анализ виталитетной структуры сосновых древостоев выявил их особенности в разных сообществах и по градиенту аэротехногенного загрязнения (табл. 3). Во всех виталитетных спектрах древостоев сосны выявлена левосторонняя асимметрия, которая усиливается по мере приближения к источнику загрязнения, что свидетельствует об увеличении доли низших классов жизненности. Отрицательные значения эксцесса, зарегистрированные в фоновых древостоях и в буферной зоне, сменяются положительными величинами в импактной зоне, т.е. происходит смена более или менее выров-

Таблица 3. Статистические параметры виталитетных спектров древостоев сосны по градиенту аэротехногенного загрязнения
Table 3. Statistical parameters of pine stands vitality spectra along aerotechnogenic pollution gradient

№ ПП Number of PSP	<i>M</i>	<i>Std. Dev.</i>	<i>Md</i>	<i>As</i>	<i>Ex</i>	<i>V</i> , %	<i>L_n</i>
Фоновый район / Background area							
1	2.82	0.76	3.00	−0.25	−0.21	27.0	0.48
2	2.29	1.15	2.00	0.58	−0.47	30.4	0.66
Буферная зона / Buffer zone							
3	2.95	0.89	3.00	−0.37	−0.76	30.2	0.44
4	2.80	0.86	3.00	−0.45	−0.26	30.5	0.48
5	2.81	0.76	3.00	−0.56	0.36	27.3	0.44
Импактная зона / Impacted zone							
6	3.35	0.74	3.00	−0.94	0.40	22.0	0.33
7	3.20	0.62	3.00	−0.60	1.54	19.4	0.37
8	3.69	0.52	4.00	−1.44	1.25	14.1	0.23
9	3.55	0.71	4.00	−1.61	2.26	20.0	0.27

Примечание. *M* – среднее значение категории состояния; *Std. Dev.* – стандартное отклонение; *Md* – медиана; *As* – коэффициент асимметрии; *Ex* – эксцесс; *V* – коэффициент вариации; здесь и в табл. 4: *L_n* – индекс жизненного состояния.
Note. *M* – mean value of the state category; *Std. Dev.* – standard deviation; *Md* – median; *As* – asymmetry coefficient; *Ex* – excess; *V* – coefficient of variation; here and in table 4: *L_n* – vital status index.

Таблица 4. Результаты регрессионного анализа зависимости размерных параметров и показателей виталитета особей сосны от индекса техногенной нагрузки при аппроксимации линейными уравнениями типа $y = a + bx$
Table 4. Results of regression analysis of the dependence of size parameters and vitality indices of individual pine trees on the anthropogenic load index when approximated by linear equations of the type $y = a + bx$

Параметр Parameter	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>K</i>	<i>M</i>	<i>Se</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
$D_{1.3}$	9	−0.86	<i>a</i>	11.90	0.58	20.6	0.000
			<i>b</i>	−0.028	0.006	−4.44	0.003
D_0	9	−0.85	<i>a</i>	14.65	0.69	21.3	0.000
			<i>b</i>	−0.032	0.008	−4.27	0.004
<i>H</i>	9	−0.86	<i>a</i>	9.95	0.56	17.9	0.000
			<i>b</i>	−0.028	0.006	−4.49	0.003
Категория жизненного состояния (КС) Vitality class (VS)	9	0.88	<i>a</i>	2.68	0.10	25.7	0.000
			<i>b</i>	0.006	0.001	5.00	0.002
L_n	9	−0.85	<i>a</i>	0.518	0.002	14.9	0.000
			<i>b</i>	−0.002	0.0004	−4.29	0.004

Примечание. *N* – объем выборки; *R* – коэффициент корреляции; *K* – коэффициенты уравнения; *M* – значения коэффициентов; *Se* – стандартная ошибка коэффициентов; *t* – расчетное значение критерия Стьюдента; *p* – уровень значимости.
Note. *N* – sample size; *R* – correlation coefficient; *K* – equation coefficients; *M* – coefficient values; *Se* – standard error of the coefficients; *t* – calculated value of Student's criterion; *p* – significance level.

ненных спектров на островершинные с абсолютным максимумом на усыхающих особях. Все виталитетные спектры характеризуются невысокой степенью вариабельности, коэффициент вариации изменяется от 14.1 до 30.5%. Индекс жизненного состояния последовательно снижается по градиенту аэротехногенного загрязнения от 0.48–0.66 в фоновых сосновых лесах до 0.23 в древостоях импактной зоны.

Таким образом, можно констатировать, что несмотря на сниженную аэротехногенную нагрузку по мере приближения к источнику загрязнения ухудшается жизненное состояние древостоев сосны, что выражается в снижении индекса жизненного состояния. Абсолютный максимум в виталитетных спектрах смещается с ослабленных или сильно ослабленных на категорию усыхающих особей, что приводит к возрастанию по абсолютной величине коэффициентов асимметрии и эксцесса в распределениях особей сосны по категориям жизненного состояния.

Связь параметров древостоя с уровнем загрязнения местообитаний

Результаты регрессионного анализа данных показывают, что зависимости размерных параметров особей и показателей виталитета от уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами могут быть аппроксимированы линейными уравнениями с высокими уровнями значимости (табл. 4). Все коэффициенты корреляции значимы при уровне значимости $p < 0.004$.

Таким образом, можно констатировать, что с увеличением уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами значимо уменьшаются высота деревьев сосны и диаметры стволов, ухудшается жизненное состояние древостоев, увеличивается доля усыхающих особей в виталитетных спектрах.

В настоящее время на комбинате «Североникель» ежегодный объем выбросов диоксида серы не превышает 35 тыс. т, а твердых веществ — 3.5 тыс. т, что в 5–8 раз меньше этих показателей в период высокой аэротехногенной нагрузки, наблюдавшейся в 1970–1990-е гг. Необходимо подчеркнуть, что сниженная интенсивность атмосферной эмиссии загрязняющих веществ сохраняется уже свыше 20 лет. Следовательно, вполне логично предположить, что за этот период начался процесс самоочищения Al-Fe-гумусовых подзолов и уровень загрязнения

местообитаний тяжелыми металлами снизился. Однако проведенные исследования показали, что в буферной зоне значения ИТН варьируют в пределах 6.3–17.4 отн. ед., что обусловлено розой ветров. На территории импактной зоны значимые различия в содержании тяжелых металлов в лесной подстилке конкретных ПП отсутствуют, но сохраняется очень высокий уровень загрязнения органогенного горизонта почвы тяжелыми металлами (ИТН > 130 отн. ед.). Следовательно, равновесие между поступлением тяжелых металлов из загрязненного воздуха на поверхность почвы и их вымыванием в нижележащие горизонты почвы не наступило, продолжается процесс накопления соединений Ni и Cu. Полученные результаты согласуются с мнением большинства исследователей, изучавших уровень загрязнения почв вблизи предприятий цветной металлургии на фоне разной интенсивности атмосферной эмиссии загрязняющих веществ, о высокой консервативности почв по отношению к тяжелым металлам [4, 17, 18, 20–24; 32–35].

Среди лесов бореальной зоны северотаежные сосновые леса отличаются разреженностью, невысокой сомкнутостью крон и достаточно низкими морфометрическими параметрами (высота, диаметр, сумма площадей сечения). На Кольском полуострове в процессе постпирогенной сукцессии (в интервале от 80 до 380 лет после пожара) высота древостоев сосны увеличивалась от 8.0 до 17.5 м, диаметр ствола деревьев на высоте 1.3 м варьировал от 10 до 32 см [36, 37]. При одинаковой давности пожара (80–85 лет) в ряду от наиболее сухих сосновых редколесий к наиболее влажным соснякам зеленомошным все размерные параметры древостоев сосны увеличиваются: средняя высота деревьев в пределах от 8.5 до 13.0 м; диаметр ствола на высоте 1.3 м — от 10.7 до 15.0 см; средняя сумма площадей сечения — от 6.4 до 27.2 м²/га [38, 39]. Полученные нами средние значения размерных параметров древостоев фоновых сосняков хорошо согласуются с приведенными литературными данными для района исследований, что свидетельствует об идентичности лесорастительных условий местообитаний при давности последнего пожара 80–85 лет.

Согласно данным [40, 41], к настоящему времени возраст сосновых древостоев на сети мониторинговых постоянных пробных площадей, расположенных по градиенту аэротехногенного загрязнения,

составляет в среднем 70 лет, диаметр ствола на высоте груди уменьшается с 8.3 см в фоновом районе до 3.4–5.1 см в импактной зоне, а высота деревьев — с 8.0 м до 3.2–4.3 м соответственно. Выявленные нами закономерности изменения размерных параметров деревьев сосны в целом согласуются с приведенными данными для сети мониторинговых пробных площадей. Результаты дисперсионного анализа данных показывают значимые различия всех размерных параметров по градиенту современной аэротехногенной нагрузки, а зависимость всех размерных параметров деревьев сосны от уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами с высоким уровнем значимости аппроксимируется линейными регрессионными уравнениями. Следовательно, можно констатировать, что сохраняющийся в настоящее время высокий уровень загрязнения верхнего горизонта подзолов по-прежнему остается главным фактором, лимитирующим ростовые процессы деревьев сосны.

Исследование виталитетной структуры ценопопуляций лесообразующих видов в фоновых лесах Кольского полуострова выявило доминирование ослабленных и сильно ослабленных деревьев сосны в процессе послепожарного восстановления сосновых лесов разной типологической принадлежности [36, 37, 39, 42–44]. Эта закономерность прослеживается на всех стадиях восстановления сосновых лесов (80–380 лет после пожара), а также в сосново-еловых лесах Кольского полуострова [44]. Все размерные параметры деревьев сосны разных категорий жизненного состояния значимо различаются [31]. При давности последнего пожара 80–85 лет высота и диаметр ствола деревьев последовательно снижаются соответственно от 12 м и 18.0 см у здоровых особей до 8 м и 8.1 см у усыхающих деревьев сосны. Ухудшение жизненного состояния особей древесных растений, приводящее к их ослаблению, может быть обусловлено многочисленными факторами. Основной причиной ослабления деревьев в естественных условиях большинство исследователей считают обострение уровня конкуренции между особями в процессе развития сообщества, что отмечалось не только на примере сосны обыкновенной, но и для других лесообразующих пород — *Larix sukaczewii* Dylis и *L. sibirica* Ledeb. [45], *Pinus sibirica* Du Tour [46, 47], *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. [37, 44], *Abies nordmanniana* (Steven) Spach [48]. В то же время для коренных сосняков Печоро-Илычского заповедника пока-

зано, что степень поврежденности конкретного соснового массива в основном обусловлена его возрастом и частотой прохождения в нем лесных пожаров и слабо зависит от водного режима и почвенных условий местообитания [49]. Состояние древостоев кедра сибирского на прегенеративных стадиях развития особей и в начале генеративного периода тем лучше, чем слабее конкуренция; в дальнейшем основное значение в изменении жизненного состояния играют процессы, связанные со старением [47]. Полученные нами данные о преобладании ослабленных и сильно ослабленных особей сосны в фоновых 70-летних древостоях полностью согласуются с мнением большинства исследователей о доминировании этих категорий жизненного состояния в виталитетных спектрах древостоев сосны.

По мере приближения к источнику загрязнения жизненное состояние древостоев сосны ухудшается, и минимальные значения индекса жизненного состояния регистрируются на территории импактной зоны, а в виталитетном спектре абсолютный максимум приходится на долю усыхающих особей. Из этого следует, что на современном этапе фактором, определяющим виталитетную структуру сосновых древостоев, является уровень почвенного загрязнения местообитаний тяжелыми металлами. В то же время при рассмотрении виталитетных спектров сосновых древостоев в динамическом аспекте некоторые исследователи констатируют улучшение жизненного состояния особей сосны на фоне резкого снижения интенсивности атмосферной эмиссии загрязняющих веществ [40, 41]. Авторами зарегистрировано увеличение продолжительности жизни хвои сосны и уменьшение повреждения ассимиляционных органов хлорозами и некрозами на всей загрязненной территории, особенно ярко эти признаки проявляются в пределах импактной зоны.

Ранее [50, 51] нами было показано, что резкое сокращение объемов атмосферных выбросов комбинатом «Североникель» положительно сказалось на накоплении тяжелых металлов в листьях ягодных кустарничков и хвое сосны, а также привело к возрастанию радиального прироста стволовой древесины сосны на загрязненной территории. Как показали результаты сравнительного анализа радиального прироста деревьев сосны за два периода исследований (1980–1999 и 2000–2019 гг.), ответная реакция радиального прироста сосны на снижение интенсивности аэротехногенной нагрузки выражена

наиболее ярко в импактной зоне, различия достигают 1.8–3 крат. В период сниженной аэротехногенной нагрузки (2000–2019 гг.) значения медиан радиального прироста значительно превышают таковые в фоновом районе, что можно рассматривать в качестве признака восстановления продуктивности стволовой древесины сосны. Корреляционный анализ данных радиального прироста сосны и объемов атмосферных выбросов диоксида серы и полиметаллической пыли выявил различия во взаимосвязи этих параметров при разном уровне аэротехногенной нагрузки. На территории буферной зоны взаимосвязь между указанными параметрами отсутствует, а в пределах импактной зоны установлена значимая отрицательная корреляция ($r = -[0.51–0.81]$, $p < 0.05$), что демонстрирует ответную реакцию ростовых процессов на снижение аэротехногенной нагрузки [51]. При сопоставлении уровней накопления тяжелых металлов в индикаторных видах растений за два периода исследований (1980–1999 и 2000–2019 гг.) установлено, что различия в содержании тяжелых металлов в листьях растений, произрастающих на территории буферной зоны, незначимы ($z = 0.72–2.2$, $p = 0.08–0.50$). В пределах импактной зоны максимальное снижение содержания Ni и Cu (в 6–8 раз) обнаружено в листьях *Empetrum hermaphroditum*, а минимальное (менее 3 раз) — в листьях *Vaccinium myrtillus* [50]. Уменьшение содержания тяжелых металлов в ассимиляционных органах лекарственных растений обусловлено меньшим количеством пылевых частиц, поступающих из загрязненного воздуха на поверхность листовой пластинки в процессе седиментации. Однако содержание Ni в листьях лекарственных растений на территории импактной зоны превышает токсичный порог, поэтому не рекомендуется проводить сбор лекарственного сырья в радиусе 15–20 км от г. Мончегорска.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование современного состояния средневозрастных сосновых древостоев Кольского полуострова на фоне сниженной интенсивности аэротехногенного загрязнения позволяет сформулировать следующие выводы.

1. Несмотря на резкое снижение объемов атмосферных выбросов загрязняющих веществ комбинатом «Североникель», уровень загрязнения верхнего органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов тяжелыми металлами сохраняется высоким на территории буферной

зоны и очень высоким в пределах импактной зоны, что подтверждает мнение большинства исследователей о высокой степени консервативности лесных почв по отношению к тяжелым металлам. Дополнительное поступление техногенных соединений на поверхность почвы по-прежнему препятствует самоочищению загрязненных почв.

2. Распределения размерных параметров деревьев *Pinus sylvestris* примерно в 50% случаев подчиняются нормальному закону. Аппроксимация экспоненциальным и распределением Вейбулла неприменима для всех эмпирических размерных параметров исследуемых древостоев сосны независимо от уровня загрязнения местообитаний. В ряде случаев (30%) применима аппроксимация либо χ^2 -распределением, либо логнормальным распределением, для которого характерно преобладание низших градаций параметров.

3. Характер распределений размерных параметров (высота дерева, диаметр основания ствола, диаметр на высоте 1.3 м) всех исследуемых древостоев *Pinus sylvestris* свидетельствует о доминировании малоразмерных особей, как в фоновых условиях, так и при аэротехногенном загрязнении. По мере приближения к источнику загрязнения значительно уменьшаются все размерные параметры деревьев сосны и существенно сужаются их диапазоны, особенно ярко это проявляется в импактной зоне.

4. В виталитетных спектрах фоновых сосновых древостоев преобладают ослабленные и сильно ослабленные особи. По градиенту аэротехногенного загрязнения ухудшается жизненное состояние древостоев, абсолютный максимум в виталитетных спектрах в импактной зоне смещается на усыхающие особи. На фоне сниженной атмосферной эмиссии загрязняющих веществ главным фактором, определяющим состояние особей *P. sylvestris* и сосновых древостоев, продолжает оставаться уровень загрязнения почвы тяжелыми металлами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ 121032500047-1) Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Авторы благодарят за помощь в проведении химических анализов А. И. Беляеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Pacyna J. M., Pacyna E. G., Aas W.* 2009. Changes of emissions and atmospheric deposition of mercury, lead, and cadmium. — *Atmos. Environ.* 43(1): 117–127.
<https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.09.066>
2. *Pacyna E. G., Pacyna J. M., Fudala J., Strzelecka-Jastrzab E., Hlawiczka S., Panasiuk D., Nitter S., Pregger T., Pfeiffer H., Friedrich R.* 2007. Current and future emissions of selected heavy metals to the atmosphere from anthropogenic sources in Europe. — *Atmos. Environ.* 41(38): 8557–8566.
<https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2007.07.040>
3. *Fioletov V. E., McLinden C. A., Krotkov N., Li C., Joiner J., Theys N., Carn S., Moran M. D.* 2016. A global catalogue of large SO₂ sources and emissions derived from the Ozone Monitoring Instrument. — *Atmos. Chem. Phys.* 16(18): 11497–11519.
<https://doi.org/10.5194/acp-16-11497-2016>
4. *Воробейчик Е. Л.* 2022. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований. — *Экология.* 1: 3–41.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
5. *Трубина М. Р., Дьяченко А. П.* 2020. Современное состояние мохового покрова лесов после сокращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. — *Поволж. экол. журн.* 4: 477–491.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>
6. *Трубина М. Р., Михайлова И. Н., Дьяченко А. П.* 2022. Динамика сообществ криптогамных организмов на мертвой древесине после снижения выбросов медеплавильного завода. — *Экология.* 6: 421–429.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722060166>
7. *Михайлова И. Н.* 2020. Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода. — *Экология.* 1: 43–50.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720010072>
8. *Михайлова И. Н.* 2022. Динамика границ распространения эпифитных макролишайников после снижения выбросов медеплавильного завода. — *Экология.* 5: 321–333.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722050080>
9. *Мухачева С. В.* 2021. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. I. Состав, обилие и разнообразие. — *Экология.* 1: 66–76.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
10. *Мухачева С. В.* 2022. Многолетняя динамика концентраций тяжелых металлов в организме землероек рода *Sorex* в периоды высоких и сниженных выбросов медеплавильного завода. — *Экология.* 5: 370–384.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722050092>
11. *Баркан В. Ш., Лянгузова И. В.* 2018. Содержание тяжелых металлов в доминантных видах мхов как индикатор аэротехногенной нагрузки. — *Экология.* 2: 119–126.
<https://doi.org/10.7868/S0367059718020051>
12. *Нестерков А. В.* 2022. Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов медеплавильного завода. — *Экология.* 6: 468–478.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722060130>
13. *Урбанавичюс Г. П., Боровичев Е. А., Еришов В. В.* 2021. Криптогамные организмы — пионеры восстановления северогазовых лесов при снижении воздушного промышленного загрязнения. — *Лесоведение.* 2: 195–207.
<https://doi.org/10.31857/S0024114821020108>
14. *Бельский Е. А., Ляхов А. Г.* 2021. Динамика населения птиц-дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода). — *Экология.* 4: 278–288.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721040041>
15. *Бельская Е. А.* 2018. Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода. — *Экология.* 1: 74–80.
<https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
16. *Бельская Е. А., Замшина Г. А.* 2023. Тяжелые металлы в листьях березы в период сокращения выбросов крупного медеплавильного завода. — *Экология.* 6: 446–452.
<https://doi.org/10.31857/S0367059723060112>

17. Черненко Т. В., Кабиров Р. Р., Басова Е. В. 2011. Восстановительные сукцессии северотаежных ельников при снижении аэротехногенной нагрузки. — Лесоведение. 6: 49–66. <https://www.elibrary.ru/okdvx>
18. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: Изд-во ООО “ВВМ”, 2009. 276 с.
19. Сухарева Т. А., Лукина Н. В. 2014. Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове. — Экология. 2: 97–104. <https://doi.org/10.7868/S0367059714020085>
20. Лянгузова И. В. 2017. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки. — Экология. 4: 250–260. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040114>
21. Воробейчик Е. Л., Трубина М. Р., Хантемирова Е. В., Бергман И. Е. 2014. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода. — Экология. 6: 448–458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
22. Воробейчик Е. Л., Кайгородова С. Ю. 2017. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов. — Почвоведение. 8: 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
23. Лянгузова И. В., Гольдвирт Д. К., Фадеева И. К. 2016. Пространственно-временная динамика загрязнения Al-Fe-гумусового подзола в зоне влияния комбината цветной металлургии. — Почвоведение. 10: 1261–1276. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16100105>
24. Kabala C., Chodak T., Szerszen L. 2008. Influence of land use pattern on changes in copper content in soils around a copper smelter, based on a 34-year monitoring cycle. — *Žemės ūkio Mokslai*. 15(3): 8–12.
25. Позолотина В. Н., Лебедев В. А., Антонова Е. В., Григорьев А. А., Шалаумова Ю. В., Тарасов О. В. 2022. Современное состояние древостоев в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа, ближней к эпицентру Кыштымской аварии. — Экология. 1: 42–54. <https://doi.org/10.31857/S0367059722010097>
26. Нестерков А. В., Нестеркова Д. В. 2023. Реакция населения беспозвоночных остепненных и пойменных лугов на выбросы Карабашского медеплавильного завода. — Экология. 6: 470–480. <https://doi.org/10.31857/S0367059723060057>
27. Позняков В. Я. 1999. Североникель. М. 432 с.
28. Классификация и диагностика почв России. Смоленск, 2004. 342 с.
29. Переверзев В. Н. 2011. Почвообразование в лесной зоне Кольского полуострова. — Вестн. КНЦ РАН. 2: 74–82. <https://www.elibrary.ru/pbjxkl>
30. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
31. Катютин П. Н., Горшков В. В. 2020. Жизненное состояние, скорость роста и надземная фитомасса *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в средневозрастных северотаежных лесах. — Растительные ресурсы. 56(2): 99–111. <https://doi.org/10.31857/S0033994620020065>
32. Евдокимова Г. А., Калабин Г. В., Мозгова Н. П. 2011. Содержание и токсичность тяжелых металлов в почвах зоны воздействия воздушных выбросов комбината «Североникель». — Почвоведение. 2: 261–268. <https://www.elibrary.ru/ndjduv>
33. Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П., Корнейкова М. В. 2014. Содержание и токсичность тяжелых металлов в почвах зоны воздействия газоздушных выбросов комбината «Печенганикель». — Почвоведение. 5: 625–631. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14050049>
34. Кашупина Г. М. 2018. Мониторинг загрязнения почв тяжелыми металлами в окрестностях медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове. — Почвоведение. 4: 493–505. <https://doi.org/10.7868/S0032180X1804010X>
35. Баркан В. Ш., Лянгузова И. В. 2018. Изменение уровня загрязнения органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов в ответ на снижение аэротехногенной нагрузки (Кольский полуостров). — Почвоведение. 3: 338–346.
36. Горшков В. В., Ставрова Н. И., Катютин П. Н., Тумакова Е. А. 2013. Типы размерной и виталитетной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях северной тайги (Кольский п-ов). — Растительные ресурсы. 49(4): 512–531. <https://www.elibrary.ru/rcfevf>
37. Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н. 2016. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов. — Труды Карельского научного центра РАН. 3: 10–28. <https://doi.org/10.17076/bg187>

38. Ставрова Н. И., Горишков В. В., Катютин П. Н. 2021. Разнообразие размерной структуры средневозрастных сосновых (*Pinus sylvestris* L.) древостоев в условиях северной тайги (Мурманская область). — Труды Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. Вып. 9. 12(6): 51–56.
<https://doi.org/10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.006>
39. Ставрова Н. И., Горишков В. В., Катютин П. Н. 2023. Виталитетная структура древостоев в средневозрастных северотаежных сосновых лесах. — Лесоведение. 5: 471–485.
<https://doi.org/10.31857/S0024114823040113>
40. Ярмишко В. Т., Игнатъева О. В. 2019. Многолетний импактный мониторинг состояния сосновых лесов центральной части Кольского полуострова. — Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 6: 658–668.
<https://doi.org/10.1134/S0002332919060134>
41. Ярмишко В. Т., Игнатъева О. В. 2021. Сообщества *Pinus sylvestris* L. в техногенной среде на Европейском Севере России: Структура, особенности роста, состояние. — Сиб. лесн. журн. 3: 44–55.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210305>
42. Горишков В. В., Ставрова Н. И., Катютин П. Н., Лянгузов А. Ю. 2021. Радиальный прирост сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в северотаежных лишайниковых сосновых лесах и редколесьях. — Известия РАН. Сер. Биологическая. 2: 200–210.
<https://doi.org/10.31857/S0002332921020053>
43. Katjutin P. N., Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Lyanguzov A. Yu., Bakkal I. J u., Mikhailov S. A. 2020. Radial growth of trees differing in their vitality in the middle-aged Scots pine forests in the Kola peninsula. — *Silva Fennica*. 54(3): 10263.
<https://doi.org/10.14214/sf.10263>
44. Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katjutin P. N., Bakkal I. Ju. 2020. The structure of Northern Siberian spruce–Scots pine forests at different stages of post-fire succession. — *Forests*. 11: 558.
<https://doi.org/10.3390/f11050558>
45. Fedorkov A. 2014. Vitality and height growth of two *Larix* species and provenances in a field trial located in north-west Russia. — *Silva Fennica*. 48(1): 1053.
<https://doi.org/10.14214/sf.1053>
46. Демидко Д. А. 2006. Виталитетная структура ненарушенных древостоев кедра сибирского в субальпийском подпо-
ясе и на верхней границе леса в Горном Алтае. — Экология. 5: 394–397.
47. Демидко Д. А. 2011. Состояние кедровых древостоев Северо-Восточного Алтая и методы его оценки. — Лесоведение. 1: 19–27.
48. Бебия С. М. 2000. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев. — Лесоведение. 4: 35–43.
49. Торлопова Н. В., Ильчуков С. В. 2003. Жизненное состояние коренных сосняков Печоро-Илычского биосферного заповедника. — Лесоведение. 3: 34–40. <https://www.elibrary.ru/onouud>
50. Lyanguzova I., Katjutin P. 2023. Effects of high and low aerotechnogenic emissions of heavy metals on wild plants. — *Forests*. 14(8): 1650.
<https://doi.org/10.3390/f14081650>
51. Катютин П. Н., Лянгузова И. В. 2023. Особенности динамики радиального прироста *Pinus sylvestris* L. при разном уровне промышленного загрязнения на Кольском полуострове. — Лесотехнический журнал. 13(4–2): 76–94.
<https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/18>

Current State of *Pinus Sylvestris* (Pinaceae) Stands under Reduced Aerotechnogenic Load at the Kola Peninsula

© 2024. I. V. Lyanguzova¹, P. N. Katjutin^{1, 2 *}

¹V.L. Komarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia

²Saint-Petersburg State Forest Technical University, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Abstract — Against the backdrop of reduced atmospheric emissions from a large copper-nickel combine (Murmansk region) recorded over the last 20 years, the size and vitality structures of *Pinus sylvestris* L. stands in middle-aged pine forests in the background area, buffer and impact zones were studied, and the current content of Ni and Cu in forest

litter was estimated. It was found that the reduction of the aerotechnogenic load did not lead to a decrease in the level of pollution of the organogenic horizon of Al-Fe-humus podzols by heavy metals; in the impact zone their content is still more than 100 times higher than background concentrations. Distributions of all morphometric parameters of pine stands regardless of the level of aerotechnogenic load are characterised by positive asymmetry, which indicates the predominance of small-sized individuals in pine stands. The vitality spectra of background pine stands are dominated by weakened and severely weakened individuals; with increasing levels of heavy metal pollution of habitats, the vital state of stands deteriorates, and the absolute maximum in vitality spectra shifts to the share of desiccated individuals.

Keywords: northern taiga, pine forests, stands, size structure, vitality structure, heavy metals, aerotechnogenic pollution, Murmansk region

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the objects of the Unique scientific installation No. USU_673947 "Collections of open and protected ground plants of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences."

REFERENCES

1. Pacyna J. M., Pacyna E. G., Aas W. 2009. Changes of emissions and atmospheric deposition of mercury, lead, and cadmium. — *Atmos. Environ.* 43(1): 117–127.
<https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.09.066>
2. Pacyna E. G., Pacyna J. M., Fudala J., Strzelecka-Jastrzab E., Hlawiczka S., Panasiuk D., Nitter S., Pregger T., Pfeiffer H., Friedrich R. 2007. Current and future emissions of selected heavy metals to the atmosphere from anthropogenic sources in Europe. — *Atmos. Environ.* 41(38): 8557–8566.
<https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2007.07.040>
3. Fioletov V. E., McLinden C. A., Krotkov N., Li C., Joiner J., Theys N., Carn S., Moran M. D. 2016. A global catalogue of large SO₂ sources and emissions derived from the Ozone Monitoring Instrument. — *Atmos. Chem. Phys.* 16(18): 11497–11519.
<https://doi.org/10.5194/acp-16-11497-2016>
4. Vorobeichik E. L. 2022. Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state of the art review. — *Rus. J. Ecol.* 53(1): 1–39.
<https://doi.org/10.1134/S1067413622010118>
5. Trubina M. R., Dyachenko A. P. 2020. Current state of forest moss communities after reduction of emissions from the Middle-Ural Copper Smelter. — *Povolzhskiy Journal of Ecology.* 4: 477–491.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>
6. Trubina M. R., Mikhailova I. N., Dyachenko A. P. 2022. Dynamics of communities of cryptogamic organisms on dead wood after reduction of emissions from a copper smelter. — *Rus. J. Ecol.* 53(6): 437–447.
<https://doi.org/10.1134/s1067413622060169>
7. Mikhailova I. N. 2020. Dynamics of epiphytic lichen communities in the initial period after reduction of emissions from a copper smelter. — *Rus. J. Ecol.* 51(1): 38–45.
<https://doi.org/10.1134/S1067413620010075>
8. Mikhailova I. N. 2022. Dynamics of distribution boundaries of epiphytic macrolichens after reduction of emissions from a copper smelter. — *Rus. J. Ecol.* 53(5): 335–346.
<https://doi.org/10.1134/s1067413622050083>
9. Mukhacheva S. V. 2021. Long-term dynamics of small mammal communities in the period of reduction of copper smelter emissions: 1. Composition, abundance and diversity. — *Rus. J. Ecol.* 52(1): 84–93.
<https://doi.org/10.1134/S1067413621010100>
10. Mukhacheva S. V. 2022. Long-term dynamics of heavy metal concentrations in the food and liver of shrews (genus. *Sorex*) during high and reduced emissions periods from the copper smelter. — *Rus. J. Ecol.* 53(5): 381–395.
<https://doi.org/10.1134/s1067413622050095>
11. Barkan V. Sh., Lyanguzova I. V. 2018. Concentration of heavy metals in dominant moss species as an indicator of aerial technogenic load. — *Rus. J. Ecol.* 49(2): 128–134.
<https://doi.org/10.1134/S1067413618020030>
12. Nesterkov A. V. 2022. Recovery signs in grass-stand invertebrate communities after a decrease in copper smelting emissions. — *Rus. J. Ecol.* 53(6): 553–564.
<https://doi.org/10.1134/s1067413622060133>

13. *Urbanavichus G. P., Borovichev E. A., Ershov V. V.* 2021. Cryptogamic organisms as pioneers of the Northern taiga recovery affected under the conditions of lowered industrial air pollution. — Russian Journal of Forest Science. 2: 195–207. <https://doi.org/10.31857/S0024114821020108>
14. *Bel'skii I. A., Lyakhov A. G.* 2021. Dynamics of the community of hole-nesting birds upon reduction of industrial emissions (the example of the Middle-Ural Copper Smelter). — Rus. J. Ecol. 52(4): 296–306. <https://doi.org/10.1134/S1067413621040044>
15. *Belskaya E. A.* 2018. Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from Middle-Ural Copper Smelter. — Rus. J. Ecol. 49(1): 87–92. <https://doi.org/10.1134/S1067413617060029>
16. *Belskaya E. A., Zamshina G. A.* 2023. Heavy metals in birch leaves during the reduction of emissions from a large copper smelter. — Rus. J. Ecol. 54(6): 509–515. <https://doi.org/10.1134/s1067413623060115>
17. *Chernenkova T. V., Kabirov R. R., Basova E. V.* 2011. Regeneration successions of Northern taiga spruce forests under reduction of aerotechnogenic impact. — Contemp. Probl. Ecol. 4(7): 742–757. <https://doi.org/10.1134/S199542551107006X>
18. [Dynamics of forest communities in the Nord-West of Russia]. 2009. St. Petersburg. 276 p. (In Russian)
19. *Sukhareva T. A., Lukina N. V.* 2014. Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola peninsula. — Rus. J. Ecol. 45(2): 95–102. <https://doi.org/10.1134/S1067413614020088>
20. *Lyanguzova I. V.* 2017. Dynamic trends of heavy metal contents in plants and soil under different industrial air pollution regimes. — Rus. J. Ecol. 48(4): 311–320. <https://doi.org/10.1134/S1067413617040117>
21. *Vorobeichik E. L., Trubina M. R., Khantemirova E. V., Bergman I. E.* 2014. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions. — Rus. J. Ecol. 45(6): 498–507. <https://doi.org/10.1134/S1067413614060150>
22. *Vorobeichik E. L., Kaigorodova S. Y.* 2017. Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission. — Eurasian Soil Sci. 50(8): 977–990. <https://doi.org/10.1134/S1064229317080130>
23. *Lyanguzova I. V., Goltvirt D. K., Fadeeva I. K.* 2016. Spatiotemporal dynamics of the pollution of Al-Fe-humus podzols in the impact zone of a nonferrous metallurgical plant. — Eurasian Soil Science. 49(10): 1189–1203. <https://doi.org/10.1134/S1064229316100094>
24. *Kabala C., Chodak T., Szerszen L.* 2008. Influence of land use pattern on changes in copper content in soils around a copper smelter, based on a 34-year monitoring cycle. — Žemės ūkio Mokslai. 15(3): 8–12.
25. *Pozolotina V. N., Lebedev V. A., Antonova E. V., Grigo'iev A. A., Shalaumova Yu. V., Tarasov O. V.* 2021. Current state of forest tree stands in the East-Ural radioactive trace area closet to Kyshtym accident epicenter. — Russ. J. Ecol. 52(6): 578–590. <https://doi.org/10.1134/S106741362201009X>
26. *Nesterkov A. V., Nesterkova D. V.* 2023. The response of the invertebrate communities of steppe and floodplain meadows to emissions from the Karabash copper smelter. — Russ. J. Ecol. 54(6): 542–552. <https://doi.org/10.1134/s106741362306005x>
27. *Poznyakov V. Ya.* 1999. Severonickel. M. 432 p. (In Russian)
28. Classification and diagnostic of soils of Russia. 2004. Smolensk. 342 p. (In Russian)
29. *Pereverzev V. N.* 2011. Pochvoobrazovanie v lesnoi zone Kol'skogo poluoostrova. — Vestnik Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2: 74–82. <https://www.elibrary.ru/pbjxkl> (In Russian)
30. Methods for forest community studies. 2002. Saint-Petersburg. 240 p. (In Russian)
31. *Katyutin P. N., Gorshkov V. V.* 2020. Vitality, growth speed and aboveground biomass of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in middle-aged north taiga forests. — Rastitelnye resursy. 56(2): 99–111. <https://doi.org/10.31857/S0033994620020065> (In Russian)
32. *Evdokimova G. A., Kalabin G. V., Mozgova N. P.* 2011. Contents and toxicity of heavy metals in soils of the zone affected by aerial emissions from the Severonikel Enterprise. — Eurasian Soil Sci. 44(2): 237–244. <https://doi.org/10.1134/S1064229311020037>
33. *Evdokimova G. A., Mozgova N. P., Korneikova M. V.* 2014. The content and toxicity of heavy metals in soils affected by aerial emissions from the Pechenganikel plant. — Eurasian Soil Science. 47(5): 504–510. <https://doi.org/10.1134/S1064229314050044>

34. Kashulina G. M. 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper-nickel smelter on the Kola Peninsula. — Eurasian Soil Science. 51(4): 467–478.
<https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
35. Barkan V. Sh., Lyanguzova I. V. 2018. Changes in the degree of contamination of organic horizons of Al-Fe-humus podzols upon a decrease in aerotechnogenic loads, the Kola Peninsula. — Eurasian Soil Sci. 51(3): 327–335.
<https://doi.org/10.1134/S106422931803002X>
36. Gorshkov V. V., Stavrova N. I., Katoutin P. N., Tumakova E. A. 2013. Types of size and vitality structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations in Northern taiga (Kola Peninsula). — Rastitelnye resursy. 49(4): 512–531. <https://www.elibrary.ru/rcfevf> (In Russian)
37. Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N. 2016. Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest. — Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science. 3: 10–28.
<https://doi.org/10.17076/bg187> (In Russian)
38. Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N. 2021. Variety of size structure of middle-aged pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in the Northern taiga (Murmansk region). — Transactions of the Kola Science Centre. Applied Ecology of the North. Series 9. 12(6): 51–56.
<https://doi.org/10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.006>
39. Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N. 2023. Vitality structure of the middle-aged northern taiga pine forest stands. — Lesovedenie. 5: 471–485.
<https://doi.org/10.31857/S0024114823040113> (In Russian)
40. Yarmishko V. T., Ignateva O. V. 2019. Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula. — Biology Bulletin. 46(6): 636–645.
<https://doi.org/10.1134/S106235901906013X>
41. Yarmishko V. T., Ignat'eva O. V. 2021. Communities of *Pinus sylvestris* L. in the technogenic environment in the European North of Russia: structure, features of growth, condition. — Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 3: 44–55.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210305> (In Russian)
42. Gorshkov V. V., Stavrova N. I., Katyutin P. N., Lyanguzov A. Y. 2021. Radial growth of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in lichen pine forests and woodlands of the northern taiga. — Biol. Bull. 2: 200–210.
<https://doi.org/10.1134/S1062359021020059>
43. Katyutin P. N., Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Lyanguzov A. Yu., Bakkal I. Ju., Mikhailov S. A. 2020. Radial growth of trees differing in their vitality in the middle-aged Scots pine forests in the Kola Peninsula. — Silva Fennica. 54(3): 10263.
<https://doi.org/10.14214/sf.10263>
44. Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N., Bakkal I. Ju. 2020. The structure of Northern Siberian spruce–Scots pine forests at different stages of post-fire succession. — Forests. 11(5): 558.
<https://doi.org/10.3390/f11050558>
45. Fedorkov A. 2014. Vitality and height growth of two *Larix* species and provenances in a field trial located in north-west Russia. — Silva Fennica. 48(1): 1053.
<https://doi.org/10.14214/sf.1053>
46. Demidko D. A. 2006. Vitality structure of undisturbed Siberian stone pine stands in the subalpine belt and at the timberline in the Mountain Altai. — Russ. J. Ecology. 37(5): 359–362.
<https://doi.org/10.1134/S1067413606050109>
47. Demidko D. A. 2011. The state of Siberian pine forests in Northeastern Altai and methods for its assessment. — Lesovedenie. 1: 19–27. (In Russian) <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/280>
48. Bebiya S. M. 2000. [Tree differentiation in the forest, their classification and determination of stand vitality]. — Lesovedenie. 4: 35–43. (In Russian)
49. Torloпова N. V., Ilchukov S. V. 2003. Vital state of native pine forests at the Pechora-Ilych biosphere reserve. — Lesovedenie. 3: 34–40. <https://www.elibrary.ru/onouud> (In Russian)
50. Lyanguzova I. V., Katyutin P. N. 2023. Effects of high and low aerotechnogenic emissions of heavy metals on wild plants. — Forests. 14(8): 1650.
<https://doi.org/10.3390/f14081650>
51. Katyutin P. N., Lyanguzova I. V. 2023. Radial growth of *Pinus sylvestris* L. under industrial pollution on the Kola Peninsula. — Lesotekhnicheskii Zhurnal. 13(4–2): 76–94.
<https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/18> (In Russian)

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

УДК 615.322:[547.94+577.118]+615.099

ПИРРОЛИЗИДИНОВЫЕ АЛКАЛОИДЫ И ТОКСИЧЕСКИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТЫ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ *NONEA ROSSICA* (BORAGINACEAE)

© 2024 г. В. В. Величко^{1,*}, Д. С. Круглов¹, Д. Н. Оленников²,
К. И. Ершов¹, М. Е. Карташова¹

¹ФГБОУ ВО «Новосибирский государственный медицинский университет»
Минздрава России, г. Новосибирск, Россия

²Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

*e-mail: velichkvik@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 17.05.2024 г.

Принята к публикации 27.05.2024 г.

Нонея русская (*Nonea rossica* Steven) — многолетнее травянистое растение семейства Boraginaceae, представляет интерес в качестве источника лекарственного растительного сырья, имеет свойства непрямого антикоагулянта, проявляет противомикробную и противогрибковую активность. Кроме того, известно, что представители этого семейства могут содержать пирролизидиновые алкалоиды, обладающие гепатотоксическим действием, что делает проблематичным применение фитопрепаратов на их основе. Наряду с алкалоидами токсичность лекарственных растительных препаратов определяется и химическими элементами-токсикантами. Цель работы — исследование токсичных компонентов в составе надземной части (травы) нонеи русской. Состав и содержание алкалоидов определяли методом ВЭЖХ; содержание микроэлементов проводили методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой. В результате анализа было выявлено наличие в сырье пирролизидиновых алкалоидов-энантиомеров интермедина и ликопсамина и их дериватов, суммарное содержание которых составило менее 20000 мкг/кг сырья. Содержание элементов-токсикантов — As, Cd, Pb, Hg, Be, Sr, Sb, Tl и U — не превышает пределов, допустимых нормативной документацией.

Ключевые слова: *Nonea rossica*, Boraginaceae, токсичные компоненты, интермедин, ликопсамин, микроэлементы

DOI: 10.31857/S0033994624040089, **EDN:** PQQYRU

В середине прошлого века синтетические фармацевтические препараты потеснили препараты растительного происхождения. Однако в последние десятилетия появляется все больше информации, свидетельствующей о значимой роли лекарственного растительного сырья как основы для изготовления препаратов, позволяющих эффективно проводить профилактику и терапию различных заболеваний. В качестве основных преимуществ препаратов растительного происхождения можно отметить следующие: мягкое и пролонгированное действие, высокую эффективность применения на начальных стадиях и при хронических заболеваниях, при сопутствующих функциональных нарушениях и для профилактики их возникновения.

Таким образом, поиск перспективных видов лекарственного растительного сырья является актуальной задачей современной фармакогнозии.

Нонея русская (*Nonea rossica* Steven) — представитель семейства бурачниковых (Boraginaceae), широко распространена на территории Сибири. Ранее нашими исследованиями была установлена антикоагулянтная [1], противомикробная в отношении грамположительных микроорганизмов (*Staphylococcus aureus* и *Bacillus cereus*) и противогрибковая в отношении грибов вида *Candida albicans*, активность [2] надземной части нонеи русской. Таким образом, нонея русская является перспективным растением для применения в официальной медицине.

Известно, что растения семейства Boraginaceae могут накапливать пирролизидиновые алкалоиды, в результате действия которых возможно проявление не только спазмолитического действия, как например, для платифиллина, но и гепатотоксического в качестве нежелательного побочного эффекта. Токсичность обусловлена превращением пирролизидиновых алкалоидов в соответствующие производные пиррола [3], обладающие высокой реакционной способностью и прерывающие репликацию ДНК, в результате которой возникают мутации, приводящие к раку печени и почек [4]. Гепатотоксическое действие большинства пирролизидиновых алкалоидов развивается при хроническом поступлении, а при введении высоких доз — при остром отравлении. Это обстоятельство ограничивает возможности медицинского использования представителей семейства Boraginaceae, в т.ч. и нонеи русской.

Следует отметить, что токсичность лекарственных растительных препаратов определяется не только сильнодействующими веществами органической природы (алкалоиды, сердечные гликозиды и т.п.), но и химическими элементами-токсикантами. Государственная фармакопея Российской Федерации XV издания нормирует содержание в сырье для приготовления фитопрепаратов наиболее значимых элементов-токсикантов: свинец, кадмий, мышьяк и ртуть [5]. Вместе с тем институт микроэлементов ЮНЕСКО относит к токсичным элементам также Be, Sr, Sb, Tl и U [6]. Известно, что бериллий имеет генотоксическое действие, так как является кофактором мутагенов и канцерогенов; стронций задерживает процессы формирования костей, так как вытесняет кальций из костной ткани; сурьма — проявляет тератогенное действие; таллий обладает мощным нейротоксическим действием; уран проявляет канцерогенные и нефротоксические свойства.

Таким образом, определение содержания алкалоидов и токсических элементов в лекарственном сырье является актуальным. Цель работы — исследование токсичных компонентов в составе наземной части *Nonea rossica*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования компонентного состава алкалоидов и микроэлементов служили наземные части *N. rossica*, собранные в период цветения в 2023 г. на остепненном лугу в окр.

с. Воробьево Колыванского р-на Новосибирской обл. (55°31' с.ш., 82°57' в.д.).

Состав и количественное содержание алкалоидов определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Анализ осуществляли на жидкостном хроматографе LCMS-8050 (Shimadzu, Columbia, MD, USA), соединенном с диодно-матричным детектором (ДМД) и 3Q-детектором с ионизацией электрораспылением (ИЭР/МС; electrospray ionization, ESI), используя колонку ReproSil-Pur 120 C18-AQ (250 мм × 4.6 мм × 5 мм; Dr. Maisch GmbH, Ammerbuch, Germany). Условия ВЭЖХ: подвижная фаза, элюент А — вода, элюент В — ацетонитрил; программа градиента — 0-20 мин 2-80% В, 20-30 мин 80-100% В, 30-35 мин 100% В, 35-40 мин 100-2% В; инжектируемый объем — 1 мкл; скорость потока — 1 мл/мин, температура колонки — 30°C; диапазон сканирования спектров поглощения — 200-600 нм. Условия ИЭР-МС: режим ионизации — электрораспыление, положительная ионизация; температура интерфейса ИЭР — 300°C; температура линии десольватации — 250°C; температура нагревательного блока — 400°C; скорость газа-распылителя (N₂) — 3 л/мин; скорость газа-нагревателя (воздух) — 10 л/мин; давление газа, используемого для диссоциации, индуцируемой соударением (CID gas, Ar) — 270 кПа; скорость Ar — 0.3 мл/мин; напряжение на капилляре — 3 кВ; диапазон сканирования масс (*m/z*) 100-1900. Количественный анализ индивидуальных соединений проводили по разработанной ранее методике, использующей ВЭЖХ-МС метод [7]. Для построения градуировочных графиков серию сравниваемых веществ с концентрацией от 1 до 100 мкг/мл анализировали в описанных выше условиях трижды для каждой концентрации вещества. По полученным данным проводили построение градуировочного графика с применением пакета программ Advanced Grapher ver. 2.2 (Alentum Software, Inc., США).

Количественное определение содержания микроэлементов проводили методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой на масс-спектрометре «ELAN мод. 9000, DRCII, DRC-e» (Perkin Elmer Inc., США).

Для проведения измерений навеску измельченного сырья (0.1–0.2 г) помещали во фторопластовый вкладыш в автоклаве и добавляли 5 мл концентрированной азотной кислоты. Автоклав герметично закрывали и помещали в микроволновую печь. Разложение пробы проводили при ступенчатом подь-

еме температуры до 160, 180 и 200°C с выдерживанием автоклава на каждой температурной ступени в течение одного часа. После охлаждения автоклавы открывали в вытяжном шкафу и полученные растворы переносили в полиэтиленовые бюксы. В каждый бюкс добавляли по 0.1 мл раствора индия с концентрацией 1.0 мг/л (внутренний стандарт при масс-спектральных измерениях), объем раствора доводили до 7–8 мл водой для лабораторного анализа, и затем доводили массу растворов в бюксах до 10 г. Для контроля правильности определения использовался метод добавок.

Перед началом анализа образцов проводили проверку градуировок, которая заключалась в измерении стандартного аттестованного образца исследуемой матрицы. В качестве стандартных образцов использовались многоэлементные стандартные растворы ICP-MS-68-A и ICP-MS-68-B (массовые концентрации 0.01 г/л), а также одноэлементный стандартный раствор Hg (массовая концентрация 1 г/л) — все производства High-Purity Standards, США.

Стабильность градуировочных характеристик контролировали путем сравнения результатов определения содержания введенного внутреннего стандарта индия (^{115}In) в каждом анализируемом

образце. Параметры работы масс-спектрометра: мощность генератора — 1150 Вт; распылитель — поперечно-поточный, материал РЕЕК, сапфировые наконечники; распылительная камера — неохлаждаемая двухходовая, тип Скотта, материал — ритон. Расход плазмообразующего потока аргона — 15 л/мин; расход анализируемого образца — 1.5 мл/мин. Для обеспечения стабильного режима работы спектрометра все измерения проводились в термостатированных условиях при температуре $22.0 \pm 1.5^\circ\text{C}$.

Все измерения проводили для пяти навесок сырья, полученные значения усредняли. Статистическую обработку результатов проводили с доверительной вероятностью $P = 95\%$ [8, 9]. Расчет выполняли средствами программы Microsoft Excel. Кластерный анализ выполнен с помощью программы «Statistica-8».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В надземных частях нонеи русской обнаружили пирролизидиновые алкалоиды-энантиомеры интермедин, ликопсамин и их дериваты (рис. 1). Описание выявленных в результате хроматографического исследования соединений и их содержание приведены в таблице 1.

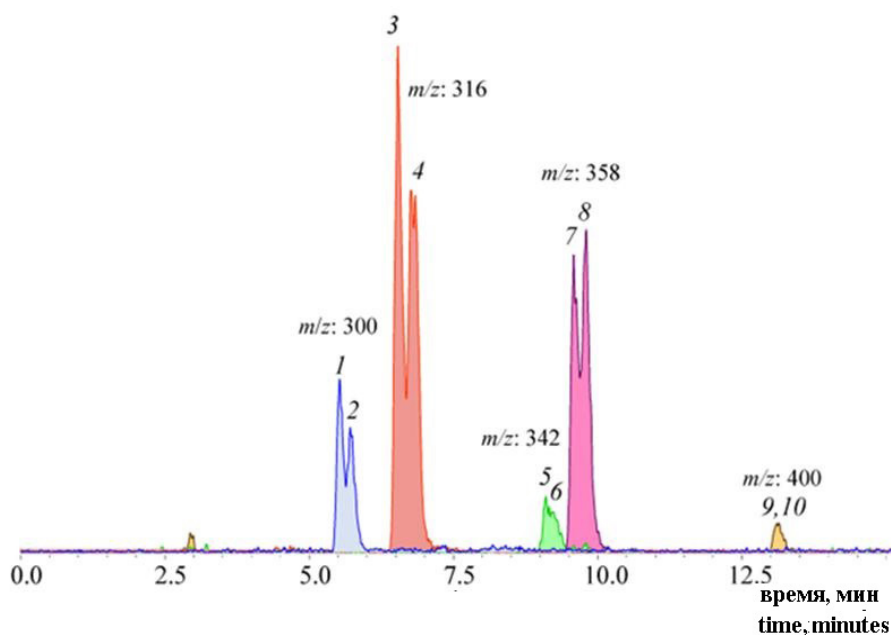


Рис. 1. Хроматограмма экстракта травы *Nonea rossica* Steven в режиме мониторинга выбранных ионов (SIM). Нумерация пиков соответствует нумерации соединений в Табл. 1.

Fig. 1. Chromatogram of *Nonea rossica* Steven herb extract in selected ion monitoring (SIM) mode. The numbering of peaks corresponds to the numbering of compounds in Table 1.

Таблица 1. Хроматографическая подвижность, данные масс-спектров и содержание соединений, идентифицированных в различных органах *Nonea rossica***Table 1.** Chromatographic mobility, mass spectral data and quantitative content of compounds identified in different organs of *Nonea rossica*

№	t _R , мин t _R , minutes	Соединения Compounds	[M+H] ⁺	УИ* LI*	Содержание, мкг/г воздушно-сухого сырья ± S.D. Content, µg/g of air-dried raw material ± S.D.		
					в листьях in leaves	в цветках in flowers	в стеблях in stalks
1	5.51	Интермедин / Intermedin	300	1	0.91 ± 0.02	0.25 ± 0.00	< 0.01
2	5.78	Ликопсамин / Lycopsamine	300	1	0.53 ± 0.01	0.11 ± 0.00	< 0.01
3	6.50	Интермедин N-оксид Intermedin N-oxide	316	1	5.14 ± 0.10	3.14 ± 0.06	0.18 ± 0.00
4	6.81	Ликопсамин N-оксид Lycopsamine N-oxide	316	1	4.62 ± 0.09	2.63 ± 0.05	0.12 ± 0.00
5	9.11	7'-Ацетил-интермедин 7'-Acetyl-intermedine	342	1	0.14 ± 0.00	0.01 ± 0.00	< 0.01
6	9.28	7'-Ацетил-ликопсамин 7'-Acetyl-lycopsamine	342	1	0.10 ± 0.00	< 0.01	< 0.01
7	9.56	7'-Ацетил-интермедин N-оксид 7'-Acetyl-intermedine N-oxide	358	1	3.82 ± 0.06	1.14 ± 0.02	< 0.01
8	9.82	7'-Ацетил-ликопсамин N-оксид 7'-Acetyl-lycopsamine N-oxide	358	1	3.95 ± 0.07	0.92 ± 0.02	< 0.01
9	13.05	3,7'-Диацетил-интермедин N-оксид 3,7'-Diacetyl-intermedine N-oxide	400	2	0.01 ± 0.00	< 0.01	< 0.01
10	13.18	3,7'-Диацетил-ликопсамин N-оксид 3,7'-Diacetyl-lycopsamine N-oxide	400	2	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Суммарное содержание Total content					19.22 (19220 мкг/кг)	8.20 (8200 мкг/кг)	0.30 (300 мкг/кг)

Примечание. *Уровень идентификации: идентифицированное соединение после анализа данных УФ, масс-спектрометрии в сравнении с ранее выделенным веществом (1) или предположительно охарактеризованные соединения после сравнения данных УФ и масс-спектров с таковыми из литературы (2).

Note. *Level of identification: compound identified after analysis of UV, mass spectrometry data in comparison with previously isolated substance (1), or compounds putatively characterized by comparison of UV and mass spectrometry data with those from the literature sources (2).

Результаты определения содержания в наземных частях нонеи русской элементов-токсикантов приведены в таблице 2.

Государственная фармакопея XV издания нормирует содержание в лекарственном растительном сырье (ЛРС) мышьяка, кадмия, свинца и ртути [5]. Нормы по содержанию Be, Sr, Sb, Tl и U в ЛРС на настоящий момент отсутствуют, поэтому можно провести оценку безопасного уровня исходя из ПДК указанных элементов, приведенных в действующем стандарте на питьевую воду [10].

Для расчетов мы учтем, что обычная доза лекарственного растительного препарата (ЛРП) со-

ставляет 10 г сырья на 200 мл воды [11]. В таблице 2 приведена масса элементов, содержащихся в 200 мл воды питьевой и масса этих же элементов в 200 мл настоя при условии, что в раствор перейдет все их количество, содержащееся в дозе ЛРС.

Загрязненная пирролизидиновыми алкалоидами пища вызывала хронические заболевания печени и синдром обструкции синусоидального русла печени у людей [12]. В 2020 году Европейский союз установил максимальные уровни ПА в некоторых пищевых продуктах. Предельная концентрация алкалоидов в травяных настоях составляет 200 мкг/кг, а в ароматизированном чае — 150 мкг/кг. Предель-

Таблица 2. Содержание токсичных элементов в лекарственных растительных препаратах, изготовленных из лекарственного растительного сырья «Нонеи трава» и допустимые уровни потребления
Table 2. Content of toxic elements in herbal drug preparations (HDP) from «Noneae herba» medicinal plant raw material and the permissible consumption levels

Параметр Parameter Элемент Element	Содержание в сырье <i>N. rossica</i> Content in <i>N. rossica</i> raw materials мкг/г µg/g	Норма для фиточаев [5] Standard for herbal teas [5] мкг/г µg/g	Норма для воды питьевой [11] Maximum permissiblecon- centration for drinking water [11] мкг/л µg/l	Допустимое количество в 200 мл воды Permissible amount per 200 ml of water мкг µg	Количество в дозе ЛРП из <i>N. rossica</i> (10 г/сутки) Amount per dose of HDP from <i>N. rossica</i> (10 g/day) мкг µg
Бериллий (Be)	0.001	—	0.2	0.04	0.01
Мышьяк (As)	0.190	0.5	—	—	—
Стронций (Sr)	68.500	—	7000.0	1400.0	685.0
Кадмий (Cd)	0.124	1.0	—	—	—
Сурьма (Sb)	0.071	—	5.0	1.0	0.71
Ртуть (Hg)	0.008	0.1	—	—	—
Таллий (Tl)	0.001	—	0.1	0.02	0.01
Свинец (Pb)	0.190	6.0	—	—	—
Уран (U)	0.058	—	15.0	3.0	0.58

ная концентрация в жидких травяных настоях для младенцев и детей младшего возраста составляет 1.0 мкг/кг. Интермедин и ликопсамин являются двумя моноэфирными пирролизидиновыми алкалоидами ретронецинового (гепатотоксического) типа, которые часто присутствуют в растениях рода окопник. Кроме того, в исследовании Z. Wang с соавторами [13] сообщалось, что интермедин в концентрации 100 мкг/мл проявлял очевидную токсичность для гепатоцитов человека (HepD) и индуцировал их апоптоз путем внутриклеточных активных форм кислорода (ROS) и митохондриального апоптоза.

Предварительные исследования токсичности при однократном введении экстрактов надземной части *N. rossica* (данные не приводятся) не выявили токсических доз экстрактов, однако гистологиче-

ские исследования печени этих животных не проводили. Для подтверждения безопасности лекарственного сырья *N. rossica* необходимы дальнейшие исследования хронической токсичности экстрактов, полученных из надземных частей этого растения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии в надземных частях (траве) ноннеи русской *Nonea rossica* Steven (Boraginaceae) обнаружены пирролизидиновые алкалоиды ликопсамин и интермедин. Их суммарное содержание составляет менее 20000 мкг/кг сырья.

Выявлено, что содержание элементов-токсикантов в сырье *N. rossica* ниже норм, допустимых нормативными документами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Долганова О. М., Величко В. В., Карташова М. Е., Ершов К. И., Круглов Д. С. 2023. Антикоагулянтная активность травы ноннеи русской (*Nonea rossica* Steven). — Journal of Siberian Medical Sciences. 7(4): 68–76. <https://doi.org/10.31549/2542-1174-2023-7-4-68-76>

2. Величко В. В., Карташова М. Е., Кучерова С. Д., Круглов Д. С., Бутова Л. Г., Евстропов А. Н. 2023. Фитохимическая характеристика и антимикробные свойства экстрактов *Nonea rossica* (Boraginaceae). — Раст. ресурсы. 59(3): 297–305. <https://doi.org/10.31857/S0033994623030068>

3. El-Shazly A., Wink M. 2014. Diversity of pyrrolizidine alkaloids in the boraginaceae structures, distribution, and biological properties. — Diversity. 6(2): 188–282. <https://doi.org/10.3390/d6020188>

4. Cooper R. A., Huxtable R. J. 1999. The relationship between reactivity of metabolites of pyrrolizidine alkaloids and extrahepatic toxicity. — Proc. West Pharmacol. Soc. 42: 13–16.
5. ОФС.1.5.3.0009 Определение содержания тяжелых металлов и мышьяка в лекарственном растительном сырье и лекарственных растительных препаратах. Государственная фармакопея Российской Федерации. XV изд. М.; 2023. <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-5/1-5-1/opredelenie-soderzhaniya-tyazhelykh-metalllov-i-myshyaka-v-lekarstvennom-rastitelnom-syre-i-lekarstv/>
6. Ребров В. Г., Громова О. А. 2008. Витамины, макро- и микроэлементы. М. 960 с.
7. Kashchenko N. I., Olennikov D. N., Chirikova N. K. 2023. Phenolic compounds and pyrrolizidine alkaloids of two north bluebells: *Mertensia stylosa* and *Mertensia serrulate*. — Applied Sciences. 13(5): 3266. <https://doi.org/10.3390/app13053266>
8. Никитин В. И. 2017. Первичная статистическая обработка экспериментальных данных. Самара. 80 с.
9. Бельский М. Л. 1963. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л. 151 с.
10. СанПиН 1.2.3685-21 «Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания» <https://docs.cntd.ru/document/573500115>
11. Никонов Г. К., Мануйлов Б. М. 2005. Основы современной фитотерапии. М. 520 с.
12. Wang Z., Qiao L., Zheng Q., Han H., Li Z., Zhang X., Chen H. 2022. Combined Hepatotoxicity and toxicity mechanism of intermedine and lycopsamine. — Toxins. 14(9): 633. <https://doi.org/10.3390/toxins14090633>
13. Wang Z., Han H., Wang C., Zheng Q., Chen H., Zhang X., Hou R. 2021. Hepatotoxicity of pyrrolizidine alkaloid compound intermedine: comparison with other pyrrolizidine alkaloids and its toxicological mechanism. — Toxins. 13(12): 849. <https://doi.org/10.3390/toxins13120849>

Pyrrolizidine Alkaloids and Toxic Microelements in the Above-Ground Parts of *Nonea Rossica* (Boraginaceae)

© 2024. V. V. Velichko^{1, *}, D. S. Kruglov¹, D. N. Olennikov²,
K. I. Ershov¹, M. E. Kartashova¹

¹Novosibirsk State Medical University Novosibirsk, Russia,

²Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia

*e-mail: velichkvik@rambler.ru

Abstract — *Nonea rossica* Steven — a perennial herbaceous plant of the Boraginaceae family and herbal drug preparations obtained from it are of interest as they exhibit indirect anticoagulant properties, antimicrobial and antifungal activity. At the same time, it is known that Boraginaceae species contain pyrrolizidine alkaloids that have a hepatotoxic effect, which makes it difficult to use preparations made from these plants. Along with alkaloids, the toxicity of herbal preparations is also determined by toxic trace elements. The objective of the research was to study the toxic components in the above-ground parts of *N. rossica*. The composition and content of alkaloids were determined by HPLC. Quantitative determination of trace element content was carried out using inductively coupled plasma mass spectrometry. The analyses determined the presence of pyrrolizidine enantiomers intermedine and lycopsamine and their derivatives; their total content in plant raw materials was less than 20000 µg/kg. The content of such toxic elements as As, Cd, Pb, Hg, Be, Sr, Sb, Tl, and U does not exceed legally permissible concentrations.

Keywords: *Nonea rossica*, Boraginaceae, intermedine, lycopsamine, trace elements

REFERENCES

1. Dolganova O. M., Velichko V. V., Kartashova M. E., Ershov K. I., Kruglov D. S. 2023. Anticoagulant activity of *Nonea rossica* Steven herb. — Journal of Siberian Medical Sciences. 7(4): 68–76. <https://doi.org/10.31549/2542-1174-2023-7-4-68-76> (In Russian)
2. Velichko V. V., Kartashova M. E., Kucherova S. D., Kruglov D. S., Burova L. G., Evstropov A. N. 2023. Phytochemical characteristics and antimicrobial effects of *Nonea rossica* (Boraginaceae) extracts. — Rastitelnye Resursy. 59(3): 297–305. <https://doi.org/10.31857/S0033994623030068> (In Russian)

3. *El-Shazly A., Wink M.* 2014. Diversity of pyrrolizidine alkaloids in the boraginaceae structures, distribution, and biological properties. — *Diversity*. 6(2): 188–282.
<https://doi.org/10.3390/d6020188>
4. *Cooper R. A., Huxtable R. J.* 1999. The relationship between reactivity of metabolites of pyrrolizidine alkaloids and extrahepatic toxicity. — *Proc. West Pharmacol. Soc.* 42: 13–16.
5. [GPM.1.5.3.0009 Determination of the content of heavy metals and arsenic in medicinal plant raw materials and herbal medicinal products]. 2023. — In: [State Pharmacopoeia of the Russian Federation, XV edition]. Moscow. <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-5/1-5-1/opredelenie-soderzhaniya-tyazhyelykh-metallov-i-myshyaka-v-lekarstvennom-rastitelnom-syre-i-lekarstv/> (In Russian)
6. *Rebrov B. G., Gromova O. A.* 2008. [Vitamins, macro- and microelements]. Moscow. 960 p. (In Russian)
7. *Kashchenko N. I., Olennikov D. N., Chirikova N. K.* 2023. Phenolic compounds and pyrrolizidine alkaloids of two north bluebells: *Mertensia stylosa* and *Mertensia serrulate*. — *Applied Sciences*. 13(5): 3266.
<https://doi.org/10.3390/app13053266>
8. *Nikitin V. I.* 2017. [Primary statistical processing of experimental data]. Samara. 80 p. (In Russian)
9. *Belenky M. L.* 1963. [Elements of quantitative evaluation of pharmacological effect]. Moscow, Leningrad. 151 p. (In Russian)
10. [SanPiN 1.2.3685-21 "Hygienic standards and requirements for ensuring safety and (or) harmlessness to humans from environmental factors"]. <https://docs.cntd.ru/document/573500115> (In Russian)
11. *Nikonov T. G., Manuilov B. M.* 2005. [Fundamentals of modern phytotherapy]. Moscow. 520 p. (In Russian)
12. *Wang Z., Qiao L., Zheng Q., Han H., Li Z., Zhang X., Chen H.* 2022. Combined hepatotoxicity and toxicity mechanism of intermedine and lycopsamine. — *Toxins*. 14(9): 633.
<https://doi.org/10.3390/toxins14090633>
13. *Wang Z., Han H., Wang C., Zheng Q., Chen H., Zhang X., Hou R.* 2021. Hepatotoxicity of pyrrolizidine alkaloid compound intermedine: comparison with other pyrrolizidine alkaloids and its toxicological mechanism. — *Toxins*. 13(12): 849.
<https://doi.org/10.3390/toxins13120849>