

ISSN 0033-9946

Том 59, Выпуск 4

Октябрь - Декабрь 2023



РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 59, вып. 4, 2023

ОБЗОРЫ

Компонентный состав и лечебные эффекты видов рода *Astragalus* (Fabaceae)

Н. К. Кличханов, М. Н. Сулейманова

329

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Ресурсная оценка *Rhaponticum uniflorum* (Asteraceae) в Забайкалье

В. М. Шишмарев, Т. М. Шишмарева

354

Ресурсы медоносных и безнектарных пергааносных растений Средней Азии и Казахстана по материалам мелиссопалинологического анализа

Р. Г. Курманов

367

Биология ресурсных видов

Функциональные изменения апикальной меристемы побегов при снижении освещенности в кроне *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) при интродукции в Санкт-Петербурге

В. Б. Скупченко

378

Особенности развития видов рода *Sorbus* (Rosaceae) при интродукции в Республике Карелия

Е. А. Платонова, Э. М. Маггеррамова, Т. А. Тимохина, Л. А. Сергиенко

394

Морфология пыльцы некоторых медоносных видов семейства Rosaceae Ленинградской области

А. Д. Скомаха, В. В. Григорьева, Н. А. Медведева, Д. А. Брицкий

412

Особенности семенного размножения *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae)

Т. В. Елисафенко, П. Н. Юрина, Б. М. Жигмитцыренова,
М. В. Казаков, В. В. Тараскин

424

Компонентный состав ресурсных видов

Межпопуляционная изменчивость содержания полифенолов в листьях *Spiraea aquilegifolia* (Rosaceae) в Республике Бурятия

В. А. Костинова, О. В. Иметхенова, Н. В. Петрова

439

Хроника

Первая научно-практическая конференция “Этносы и флора: региональные традиции и знания как основа гармоничного природопользования”

450

Contents

Vol. 59, issue 4, 2023

REVIEW

Chemical Composition and Therapeutic Effects of Some *Astragalus* (Fabaceae) Species

N. K. Klichkhanov, M. N. Suleimanova

329

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Resources of Useful Plants

Resources of *Rhaponticum uniflorum* (Asteraceae) in Transbaikala

V. M. Shishmarev, T. M. Shishmareva

354

Resources of Melliferous and Polleniferous Plants of Central Asia and Kazakhstan
Based on Melissopalynological Analysis

R. G. Kurmanov

367

Biology of Resource Species

Changes in the Shoot Apical Meristem with Decrease in Illumination within the Crown
of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) Introduced in St. Petersburg

V. B. Skupchenko

378

Developmental Characteristics of *Sorbus* (Rosaceae) Species under Introduction
in the Republic of Karelia

E. A. Platonova, E. M. Magerramova, T. A. Timohina, L. A. Sergienko

394

Pollen Morphology of Some Melliferous Rosaceae Species of the Leningrad Region

A. D. Skomakha, V. V. Grigorjeva, N. A. Medvedeva, D. A. Britski

412

Features of Seed Reproduction of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae)

*T. V. Elisafenko, P. N. Yugrina, B. M. Zhigmitcyrenova,
M. V. Kazakov, V. V. Taraskin*

424

Component Structure of Resource Species

Interpopulation Variability of Polyphenol Concentration in the Leaves
of *Spiraea aquilegifolia* (Rosaceae) from the Republic of Buryatia

V. A. Kostikova, O. V. Imetkhenova, N. V. Petrova

439

Chronicles

The First Scientific and Practical Conference “Ethnicity and Flora: Regional Traditions
and Knowledge as a Foundation for Consistent Nature Management”

450

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ И ЛЕЧЕБНЫЕ ЭФФЕКТЫ ВИДОВ РОДА *ASTRAGALUS* (FABACEAE)© 2023 г. Н. К. Кличханов¹, *, М. Н. Сулейманова¹¹ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет», г. Махачкала, Россия

*e-mail: klich-khan@mail.ru

Поступила в редакцию 13.03.2023 г.

После доработки 08.04.2023 г.

Принята к публикации 09.05.2023 г.

Представлены результаты исследований компонентного состава и биологической активности видов рода астрагал *Astragalus* L. (Fabaceae), проведенных за последние 5–7 лет. В надземных и подземных частях растений 34 видов этого рода содержатся тритерпеновые сапонины, флавоноиды, полисахариды, дубильные вещества, свободные органические кислоты, высшие жирные кислоты, витамины, микроэлементы и др. Среди других видов рода *Astragalus* наиболее полно исследованным, в отношении компонентного состава и биологической активности, является *A. membranaceus* (Fisch.) Bunge. Результаты экспериментальных исследований в условиях *in vitro* и *in vivo* свидетельствуют о том, что сумма биологически активных веществ, фракции и индивидуальные вещества, извлеченные из разных частей *A. membranaceus*, *A. membranaceus* var. *mongholicus*, проявляют противовоспалительную, иммуностимулирующую, антиоксидантную, противораковую, антидиабетическую, кардиопротекторную, гепатопротекторную активности. Компонентный состав и биологические эффекты других видов рода *Astragalus* пока мало исследованы. В обзоре обобщены текущие успехи в области изучения новых соединений, выделенных из растений рода *Astragalus* и их биологической активности.

Ключевые слова: *Astragalus*, биологические активные вещества, лечебные эффекты, клиническое применение

DOI: 10.31857/S0033994623040052, **EDN:** XYOCZG

Лекарственные растения привлекают внимание для профилактики, контроля и лечения ряда заболеваний в качестве альтернативы химическим препаратам. В связи с этим, актуальным является поиск малотоксичных эффективных средств растительного происхождения. Среди дикорастущих видов значительный интерес давно вызывают представители семейства бобовые (Fabaceae). Они по праву заслуживают такого внимания как продуценты растительного белка, которым нет равных в мире растений. Одно из центральных мест в семействе бобовых занимает род астрагал *Astragalus* L., насчитывающий 3270 видов [1], в том числе около 120 видов встречаются в Европе, 150 видов – в Южной Америке, 500 видов – в Северной Америке и 1500 видов – в Азии [2]. Род представлен одно-, дву-, многолетними травами и кустарниками. Представители этого рода участвуют в формировании характерных растительных сообществ; виды этого рода используют как кормовые, медоносные, декоративные и лекарственные растения.

Растения рода *Astragalus* содержат богатый комплекс биологически активных веществ (БАВ): ал-

калоиды, флавоноиды, тритерпеновые сапонины, азотсодержащие соединения, в том числе не-протеиновые аминокислоты, глицины, фенольные кислоты и их эфиры, кумарины, высшие жирные кислоты, полисахариды, витамины группы В, С, Е, РР, соли глицирризиновой кислоты, микроэлементы, дубильные вещества, эфирные масла, камедь и др. [3–5]. Только из корней астрагала перепончатого (*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge) было извлечено и идентифицировано более 200 соединений [4].

Представители рода *Astragalus* с древних времен нашли применение в народной медицине разных стран, особенно в Китае [6]. В настоящее время на основе БАВ, полученных из корней *A. membranaceus* и других видов, созданы лекарственные препараты, которые назначают при лечении гипертонической болезни, других сердечно-сосудистых заболеваний, вирусных гепатитов, а также в качестве антиоксидантных средств [7]. За последние годы (2017–2021) в России были изучены компонентный состав и биологические эффекты астрагала сладколистного (*A. glycyphyllos* L.), лисьего (*A. vulpinus* Willd.), серпоплодного (*A. fal-*

catus L.), нутового (*A. cicer* L.), длиннолистного (*A. dolichophyllus* Pall.), белостебельного (*A. albi-caulis* DC.), астрагала Хеннинга (*A. henningii* (Stev.) Klok.) и некоторых других видов [8–14]. Компонентный состав и биологическая активность большинства видов астрагалов, произрастающих на территории России, практически не изучены, что не позволяет решать практические задачи их рационального использования.

Цель обзора – обобщение результатов исследований компонентного состава и лечебных эффектов представителей рода *Astragalus*, проведенных за последние 5–7 лет.

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ РОДА АСТРАГАЛ

Сапонины. Представители рода *Astragalus* богаты сапонинами. Их содержание в разных видах колеблется в пределах 0.5–3.5 мг/г. В надземной части (траве) *A. vulpinus* выявлено до 12% сапонинов [9], а у *A. dolichophyllus* – около 2.3% [15]. Сапонины также обнаружены в надземной части (траве) астрагала прутьевидного *A. virgatus/varius* S.G. Gmel. [16]. Из корней *A. membranaceus* было выделено более 170 видов тритерпеновых сапонинов [4]. Среди них имеются специфические для данного рода растений астразиверсианины II и X, астрагалозиды I, II, IV и VI (AS-I, II, IV, VI), циклокантозиды E и G, брахиозиды A, B и C, циклоцефалозид II, циклокантозид E и циклоастрегенол. Основными четырьмя типами, на долю которых приходится около 80% всех сапонинов, являются AS-I–VIII, ацетиластрагалозид, изоастрагалозид I–IV и соя-сапонины [4].

Флавоноиды. Анализ различных частей (корни, стебли, листья, цветки) *A. membranaceus* и *A. membranaceus* var. *mongholicus* выявил наличие около 19 гликозилированных и негликозилированных флавоноидов [17]. Среди них каликозин-7-*O*-β-D-глюкозид, каликозин, кверцетин, изорамнетин-3-*O*-β-D-глюкозид, изорамнетин-3-*O*-неогеспериозид, диосметин-7-*O*-β-D-глюкопиранозид, ононин, (–)-метилиниссолин-3-*O*-β-D-глюкозид, изомукронулатол-7-*O*-β-D-глюкозид, апигенин, кемпферол, гесперетин, формонетин и др. Найдены различия в содержании флавоноидов в различных частях *A. membranaceus* и *A. membranaceus* var. *mongholicus*. Дигидрофлавоны, изофлавоны и флавоны в основном обнаружены в надземных частях (листья и цветки) растений, тогда как изофлаваны – в корнях [17].

В этилацетатном экстракте корней *A. chrysostachys* Boiss. основным флавоноидом оказался апигенин-ди-*C*-глюкозид [18]. В наземных частях астрагала бородавчатого (*A. verrucosus* Moris) обнаружен кемпферол-3-*O*-робинобиозидиапигенин [19], у астрагала датского (*A. danicus* Retz.) – флавоноид апигенин-7-глюкозид [20]. В корнях астрагала

сходного (*A. propinquus* Schischkin. = *A. membranaceus* (Fischer) Bunge) обнаружены сальвигенин, апигенин, лютеолин [19]. В корнях этого же вида, произрастающего на территории Республики Бурятия, выделены и идентифицированы такие флавоноиды, как одоратин, каликозин, формонетин, изомукронулатол и астраптерокарпан и их производные в форме агликонов, гликозидов и ацилгликозидов, включая изофлавоноиды одоратин 7-*O*-глюкозид, каликозин 7-*O*-глюкозид, одоратин 7-*O*-(6"-*O*-малонил)-глюкозид, каликозин 7-*O*-(6"-*O*-малонил)-глюкозид, формонетин-7-*O*-глюкозид, формонетин-7-*O*-(6"-*O*-малонил)-глюкозид, изофлаван изомукронулатол-7-*O*-глюкозид и птерокарпаны (астраптерокарпан 3-*O*-глюкозид и астраптерокарпан 3-*O*-(6"-*O*-малонил)-глюкозид) [21]. Гликозиды каликозина впервые обнаружены для данного вида. Авторы выявили сезонную динамику накопления флавоноидов в корнях растения. Флавоногликозиды изорамнетин-3-*O*-робинобиозид, изорамнетин-3-*O*-(2,6-ди-*O*-α-рамно-пиранозил-β-галактопиранозид) и алангифлавозид выделены из всего растения астрагала колючкового *A. aitensis* Ivanisch. [22]. Доминирующими изофлавонами в *A. glycyphyllos* и *A. cicer* оказались формонетин и биоханин [23].

Фитохимический анализ метанольного экстракта из трех видов астрагалов позволил установить, что *A. gymnolobus* Fisch. и *A. onobrychis* L. богаче фенольными соединениями и флавоноидами, чем *A. leporinus* Boiss. var. *hirsutus* (Post) D.F. Chamb [24]. Последующий анализ с помощью жидкостной хроматографии и tandemной масс-спектрометрии показал, что экстракты содержат в больших количествах гесперидин и гиперозид. Содержание суммы главных флавоногликозидов в листьях астрагала Ионе (*A. ionae* Palib), *A. lenensis* Shemetova и астрагала Палибина (*A. palibinii* Polozhij) варьирует в пределах 0.26–0.70%, у астрагала крупнорогого (*A. macroceras* C. A. Mey.) – 0.37–0.59%. У астрагала узкорогого (*A. stenoceras* C.A. Mey.) содержание флавоногликозидов составляет 0.20% от массы абсолютно сухого сырья [25]. Согласно исследованиям М.У. Сергалиевой и Н.А. Барсковой [9], общее содержание флавоноидов в надземной части (траве) *A. vulpinus* составляет 6.3%. В период плодоношения в астрагале хивинском (*A. chiwens* Bunge) и астрагале свернутом (*A. contortuplicatus* L.) содержание флавоноидов составляет 2.4 и 2.1% соответственно [26]. Высокое содержание флавоноидов выявлено и в траве *A. virgatus/varius* [16]. Для *A. falcatus* этот показатель достигал 5.3% [27]. В корнях *A. mongholicus*, культивируемого в алтайском Приобье, содержание флавоноидов составило 5.3% [28].

Полисахариды. Содержание полисахаридов в *A. membranaceus* зависит от выбранной для анализа части растения, места произрастания или вы-

ращивания, способа посадки и возраста. Было установлено, что содержание полисахаридов в стеблях и листьях *A. mongholicus* значительно ниже, чем в корнях [29]. Выявляемое количество полисахаридов и их состав также зависели от способа их экстракции и метода анализа [30]. Основными полисахаридами астрагалов являются гетерополисахариды, декстран, нейтральный полисахарид и кислый полисахарид. Гетерополисахариды представляют собой кислый водорастворимый полисахарид, тогда как декстран делится на водорастворимую и водонерастворимую формы [31], а именно $\alpha(1 \rightarrow 4)(1 \rightarrow 6)$ декстран и $\alpha(1 \rightarrow 4)$ декстран соответственно [32]. Из корней *A. mongholicus* выделен тип кислого гетерополисахарида, молекулярная масса которого составляет 76 кДа. Он состоит из L-арабинозы, D-галактозы, D-галактуроновой кислоты, D-глюкуроновой кислоты в молярном отношении 18 : 18 : 1 : 1, небольшого количества O-ацетильных групп и пептидного остатка [33]. Анализ моносахаридов *A. membranaceus* с помощью сверхэффективной жидкостной хроматографии и масс-спектрометрии позволил установить наличие в их составе маннозы, глюкозы, ксилозы, арабинозы, глюкуроновой кислоты и рамнозы в молярных соотношениях 0.27 : 12.83 : 1.63 : 0.71 : 1.04 : 0.56 [34]. Из 14 типов полисахаридов, выделенных из астрагала, 13 имеют β -d(1 $\rightarrow$ 6)-галактоолигосахаридное разветвление β -D-(1 $\rightarrow$ 3)-галактозу [35]. Всего из корней *A. membranaceus* выделяют 24 вида полисахаридов, большинство из которых являются гетерополисахаридами. Молекулярная масса гетерополисахаридов колеблется в пределах 8.7–4800 кДа; они состоят из различных моносахаридов, включая L-рамнозу, L-рабинозу, D-ксилозу, L-ксилозу, D-рибозу, L-рибозу, D-галактозу, D-глюкозу и D-маннозу [36].

Z. Sheng с коллегами [37] изучили состав полисахаридов корней *A. membranaceus* из четырех мест произрастания с помощью ЯМР. Результаты показали, что независимо от мест произрастания полисахариды имеют идентичные гликозидные связи и моносахаридный состав (глюкоза, галактоза, арабиноза). Преобладающими полисахаридами были пектины рамногалактуронан II и α -(1 $\rightarrow$ 4)-глюкан. Однако степень метилирования в пектинах значительно варьировала. Профили молекулярной массы полисахаридов также различались. 62–80% полисахаридов имели молекулярную массу 20–40 кДа. Полисахариды с молекулярной массой 160–300 и 700–1200 кДа были представлены в значительно меньшем количестве. По данным авторов, молекулярная масса и степень метилирования полисахаридов в корнях *A. membranaceus* зависели от места произрастания растения.

Из надземной части *A. babatagensis* L. выделены спирторастворимые сахара, водорастворимые

полисахариды, пектиновые вещества и гемицеллюлозы (А и Б) [38]. В траве *A. vulpinus*, собранной во время цветения растений, обнаружено суммарное содержание полисахаридов в количестве 5.4% [9].

Дубильные вещества. Дубильные вещества обнаружены в некоторых видах астрагалов. Так, в *A. virgatus/varius* содержание танинов составило 3.1% [19], в корнях астрагала вздутоплодного (*A. physocarpus* L.) – 0.29%, в *A. dolichophyllus* – 1.16% [12], а в траве *A. vulpinus* – 2.8% [9], в корнях *A. mongholicus* – 9.8% [28]. Содержание танинов в метанольном экстракте листьев астрагалов алеппского (*A. aleppicus* Boiss.), кольцевидного (*A. annularis* Forssk.) и боэтийского (*A. boeticus* L.) колебалось в пределах 1.27–2.45% [39].

Свободные органические кислоты. В корнях *A. membranaceus* идентифицированы такие свободные органические кислоты, как феруловая, ванилиновая, изоферуловая, гидроксифенилакриловая и кофейная [4]. В надземной части (траве) астрагала *A. onobrychis* определены 3-окси-2-метилглутаровая, 2-окси-2-метилянтарная, азе-лаиновая, субериновая, бензойная, левулиновая, лимонная, малоновая, фумаровая, щавелевая, яблочная, янтарная кислоты [8]. Отметим, что содержание лимонной и малоновой кислот достигали максимальных значений (7.6 и 15.2 г/кг соответственно). Общее содержание свободных органических кислот в траве астрагала вздутого (*A. physodes* L.) составляет около 7.6% [40].

Аминокислоты. В корнях астрагала *A. membranaceus* обнаружены 25 аминокислот, в том числе γ -аминомасляная кислота, метионин, треонин, аспарагиновая кислота, лизин, глутаминовая кислота, аланин, серин, глицин, пролин, цистин, изолейцин, аспарагин, лейцин и аргинин [цитируется по 41]. В корнях *A. membranaceus*, произрастающего в Республике Бурятия и Прибайкальском крае, выявлены 9 свободных аминокислот, из которых преобладающими являются пролин, аргинин, треонин и глутаминовая кислота [42].

Проведен сравнительный анализ содержания аминокислот в экстрактах различных продуктов, полученных из *A. membranaceus*: листового чая, сухих листьев и сухого корня [43]. Результаты показали, что содержание 17 аминокислот в экстрактах сухих листьев и листового чая было очень сходным. Максимальные содержания отмечены для аспарагиновой и глутаминовой кислот. Суммарное содержание аминокислот в сухих листьях составило 24.2%, в листовом чае – 28.9%, а в корнях их содержание было почти в три раза ниже (8.9%), чем в листьях.

В траве *A. vulpinus* общее содержание аминокислот составило 4.1% [9], а в экстракте травы *A. physodes* – 4.5% [44]. Методом тонкослойной хроматографии определен состав аминокислот

водных извлечений из травы *A. henningii*, *A. varius*, астрагала яйцеплодного (*A. testiculatus* Pall.), астрагала шерстистоцветкового (*A. dasyanthus* Pall.) и астрагала Цингера (*A. zingeri* Korsh.) [45]. Во всех анализируемых образцах обнаружены аспарагин и пролин. В извлечениях из травы *A. henningii*, *A. varius* и *A. testiculatus* идентифицированы такие аминокислоты, как аргинин, аспарагин, пролин, глутаминовая кислота, треонин, валин, метионин и фенилаланин. Максимальное суммарное содержание аминокислот (5.50 и 5.23%) установлено в водных извлечениях из травы *A. henningii* и *A. testiculatus* соответственно, а минимальное (1.67%) — в *A. zingeri*.

Микроэлементы. Исследованные представители рода *Astragalus* богаты как макро-, так и микроэлементами. В них обнаружены рубидий, марганец, медь, хром, кобальт, скандий, цезий, железо, молибден и цинк [4, 46]. Многие виды астрагалов способны избирательно накапливать Se. С помощью дифференциально-импульсной полярографии было исследовано содержание микроэлементов в корнях, стеблях и листьях мелкоголового (*A. microcephalus* Willd.) и лузитанского (*A. lusitanicus* Lam.) астрагалов [47]. В разных частях растений было обнаружено 10 микроэлементов: Se, Mo, Cd, Pb, Cr, Zn, As, Cu, Fe, Ti. В корнях *A. microcephalus* было обнаружено 18.3 ± 1.5 мг/100 г Se. Содержание Se в стеблях (5.5 мг/100 г) и листьях (6.3 мг/100 г) было значительно меньше. Это указывает на то, что селен в основном накапливается в корнях.

В траве *A. albicaulis* обнаружены 5 макро- и 30 микроэлементов [13]. Отметим, что K, Ca, P, Mg и Fe содержатся в больших количествах; содержание токсичных элементов в растении не превышало ПДК.

И.Е. Лобанова и О.В. Чанкина [48] при анализе элементного состава вегетативных и генеративных органов *A. glycyphyllos* в течение вегетационного периода обнаружили 19 химических элементов. Из макроэлементов в высокой концентрации были обнаружены K и Ca. Из микроэлементов были выявлены Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Br, Rb, Sr, Y, Zr, Nb, Mo, Pb. Обнаружена зависимость количества каждого элемента от органа и периода вегетации. Тяжелый металл-токсикант Pb накапливался в низкой концентрации ($80\text{--}660$ мкг/100 г), не превышающей ПДК для чая. Следует отметить, что в корнях *A. glycyphyllos* обнаружено высокое содержание Fe как в начале вегетации (39.6 мг/100 г), так и в конце плодоношения (57.4 мг/100 г) [48]. В надземных частях *A. glycyphyllos* и *A. cicer* также обнаружено высокое содержание железа [23]. Максимальное его содержание у *A. glycyphyllos* составило 65 мг/100 г сырья. Ранее высокое содержание Fe (37.7 и 33.6 мг/100 г) было обнаружено в корнях *A. microcephalus* и *A. lusitanicus* соответственно [47].

L. Wang с соавторами [46] в период с августа по октябрь исследовали минеральный состав культивируемого *A. membranaceus*. В корнях было изучено содержание макроэлементов (Ca, P, K, Mg, и Na) и микроэлементов (Al, Ba, Co, Cu, Fe, Mn, Zn, Li, Sr). Установлено, что минеральный состав корней зависел от плотности посадки растений и возрастал к осени. Из макроэлементов максимальным содержанием отличался K (924.9 мг/100 г), минимальным — Na (4.08 мг/100 г). Содержание 9 микроэлементов колебалось от 0.15 до 40.9 мг/100 г. Содержание железа составило 31.6 мг/100 г. Среднее содержание Fe, Mn и Cu в корнях уменьшалось в ряду: Fe > Mn > Cu.

Другие компоненты. Методом хромато-масс-спектрометрии в надземной части (траве) *A. glycyphyllos* удалось обнаружить 19 насыщенных, моновенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот [8]. Среди насыщенных кислот преобладала пальмитиновая кислота (1.8 г/кг), среди моновенасыщенных кислот — олеиновая кислота (0.2 г/кг), среди полиненасыщенных жирных кислот — линолевая (1.1 г/кг) и линоленовая (2.7 г/кг) кислоты. В траве *A. albicaulis* выявлены 17 насыщенных и ненасыщенных жирных кислот [8]. Преобладающей насыщенной кислотой являлась пальмитиновая кислота (1.8 ± 0.08 г/кг). Среди моноеновых кислот преобладающей являлась олеиновая кислота (0.6 ± 0.02 г/кг). Из полиненасыщенных жирных кислот в траве исследуемого вида астрагала отмечено максимальное содержание линолевой (0.9 ± 0.04 г/кг) и линоленовой (3.0 ± 0.08 г/кг) кислот. Богат жирными кислотами *A. onobrychis*. В траве этого вида идентифицированы 2-оксипальмитиновая, арахидовая, бегеновая, гептадекановая, капроновая, лауриновая, линолевая, миристиновая, олеиновая, пентадекановая, пальмитиновая, стеариновая, тетракановая, трикозановая и хенейкозановая кислоты [8]. Также в различных видах астрагалов выявили содержание кумаринов и алкалоидов, а также витаминов — фолиевой и аскорбиновой кислот [26].

ЛЕЧЕБНЫЕ ЭФФЕКТЫ

Извлечения из надземных и подземных частей видов рода Астрагал обладают разнообразной биологической активностью. Для них характерны иммуномодулирующие, противораковые, антидиабетические, нейропротекторные, омолаживающие и другие свойства. Исследования последних лет направлены на выявление биологической активности и раскрытие механизмов действия различных компонентов астрагалов.

Антивирусные эффекты. В ряде исследований выявлено наличие у полисахаридов из корней *A. membranaceus* противовирусного эффекта. Полисахариды астрагала (ПСА) ингибировали репликацию коронавируса, вызывающего бронхит

у птиц [49]. Результаты исследований, проведенных в условиях *in vitro* на клетках печени куриного эмбриона, выявили дозозависимую цитотоксичность ПСА в отношении зараженных клеток. В клетках, зараженных вирусом, а затем обработанных ПСА исследователи наблюдали снижение уровней мРНК воспалительных цитокинов интерлейкинов 1В, 6, 8 (IL-1В, IL-6, IL-8) и фактора некроза опухоли- α (TNF α), которые участвуют в прогрессировании вирусной инфекции.

ПСА подавляли также инфекцию цикловируса свиней PCV2 [50]. У мышей, зараженных вирусом, но при этом получавших в течение 28 дней ПСА в дозах 200 и 400 мг/кг, наблюдали значительное снижение патологического повреждения тканей, количества копий ДНК вируса, экспрессии стресс-белка, регулируемого глюкозой GRP78. Авторы считают, что противовирусный эффект связан с подавлением окислительного стресса, способствующего усилению репликации ДНК PCV2. У инфицированных животных наблюдали снижение активности собственной антиоксидантной системы организма. Подавление окислительного стресса авторы связывают с ингибированием сигнального пути ядерного фактора “каппа-би” (NF- κ B), доказанного ранее авторами в условиях *in vitro* [51].

Иммуномодулирующий эффект. ПСА способствуют улучшению иммунной активности у поросят-отъемышей [52]. Согласно результатам исследования, у поросят, получавших комплекс ПСА в дозе 800 мг/кг, повышался уровень иммуноглобулинов IgA, IgG и IgM через 14 и 28 дней по сравнению с контрольными животными. Кроме того, ПСА способствовали повышению экспрессии белков сигнального пути TLR4 (Toll-подобный рецептор 4)-NF- κ B, который участвует в идентификации патогенов и защите от инфекций у млекопитающих.

Влияние ПСА, выделенных из корней *A. membranaceus* var. *mongholicus*, на различные пути активации специфического и неспецифического иммунитета рассмотрено в работе К. Li с соавторами [53]. Согласно результатам их исследования, ПСА значительно повышает специфический иммунитет организма за счет активации индуцированной митогеном конканавалином (ConA) пролиферации Т-лимфоцитов, усиления пролиферации В-лимфоцитов, повышения секреции IgG лимфоцитами селезенки. Кроме того, ПСА повышают неспецифический иммунитет за счет увеличения фагоцитарной активности макрофагов, повышения активности естественных киллеров (NK-клеток) селезенки. Основной вклад в иммунологическую активность ПСА, как выяснили авторы, вносят полисахариды с массой около 10 кДа.

Иммуномодулирующий эффект оказывают и флавоноиды астрагала сплюсненного (*A. complanatus* R. Brown.).

Yu Li с соавторами [54] по результатам проведенных исследований на клетках линии RAW264.7 в условиях *in vitro* обнаружили, что содержание IL-6, IL-1 β , TNF- α и NO, а также уровни экспрессии мРНК IL-6, IL-1 β , TNF- α и индуцибельной синтазы оксида азота (iNOS) в обработанных флавоноидами группах, значительно увеличились. Более того, флавоноиды астрагала индуцировали активацию макрофагов для высвобождения вышеупомянутых медиаторов, частично участвующих в сигнальных путях NF- κ B/MAPK (митоген-активируемая протеинкиназа). Авторы считают, что флавоноиды астрагала регулируют иммунную функцию в клетках RAW264.7 активируя NF- κ B сигнальный путь.

Влияние экстракта травы *A. vulpinus* на фагоцитарную активность нейтрофилов крови было доказано М.У. Сергалиевой с соавторами [55] в экспериментах на крысах в условиях социального стресса. Потребление экстракта *A. vulpinus* в дозе 50 мг/кг в течение 14 дней снизило фагоцитарный индекс у крыс до уровня контроля.

Иммунокорректирующие свойства проявляют и спирто-водные экстракты *A. vulpinus* в концентрациях 1–10% [56]. Лейкопения, вызванная циклофосфамидом у белых мышей линии Balb/c, получавших внутрижелудочно экстракт *A. vulpinus* в зависимости от концентрации экстракта выражалась слабее, чем у мышей, получавших физиологический раствор. Потребление экстракта астрагала в течение 14 дней в концентрации 1% оказывало иммунокорректирующее действие на фоне циклофосфамид-индуцированной иммунодепрессии. Однако у мышей, получавших экстракт *A. vulpinus* в концентрациях 5 и 10%, наблюдали усиление иммуносупрессивного действия циклофосфамида.

В условиях экспериментальной депрессии, сформированной в результате сенсорного контакта, приводящей к иммунному дисбалансу, экстракт *A. physodes* в дозе 50 мг/кг в течение 14 сут способствовал восстановлению клеточной и гуморальной реакции иммунитета у крыс на 25%, и снижению фагоцитарного числа и фагоцитарного индекса у агрессоров и жертв на 16–25% [57].

Противоопухолевые эффекты. БАВ из астрагалов оказывают противораковые эффекты различной направленности: способствуют усилению собственной иммунной защиты, препятствуют метастазированию, обладают синергирующими свойствами при химиотерапии, уменьшают токсичность препаратов, применяемых при лечении рака, оказывают цитотоксический эффект на раковые клетки, вызывая апоптоз и препятствуя их дифференцировке.

Учитывая тот факт, что макрофаги M1 подавляют рост опухолевых клеток, а M2 стимулируют его, W. Wei с соавторами [58] изучили способ-

ность водорастворимых ПСА из корней *A. membranaceus* var. *mongholicus* влиять на дифференцировку макрофагов. Мышам линии Balb/c в жировую подушку молочной железы вводили клетки рака 4T1, в эту же область вводили клетки макрофагов костного мозга, обработанные ПСА в концентрации 100 и 200 мкг/мл. Выявили уменьшение размера опухоли у опытной группы по сравнению с контрольной. ПСА стимулировали экспрессию маркеров макрофагов M1 (iNOS, IL-6, TNF- α и хемокиновый лиганд 10 (CXCL10)) и сместили макрофаги с фенотипа M2 на M1. Как предполагают авторы, ПСА запускает поляризацию M1 посредством комбинации факторов транскрипции, включая передачу через сигнальные пути Notch, NF- κ B и MAPKs. Обнаруженное повышение экспрессии гена SOCS3, который снижает уровень продукции цитокинов, авторы связывают непосредственно с поляризацией макрофагов в M1.

L. Zhou с соавторами [59] изучили в условиях *in vitro* и *in vivo* роль TLR4-опосредованного MyD88-зависимого сигнального пути в иммуномодулирующем действии ПСА. На модели дефицита TLR4 и мышам, лишенным функционального MyD88 (миелоидный фактор дифференциации 88) вводили клетки линии асцитной карциномы Эрлиха в концентрации 1×10^7 клеток/мл в подмышечную впадину. Затем животные получали ПСА в дозе 500 мг/кг/сут перорально в течение 25 дней. В результате выявлено снижение скорости роста опухоли и повышение апоптоза клеток опухоли.

В раковых клетках линии MG63 (клеточная линия остеопороза человека) *in vitro* ПСА в дозах 1–20 мг/мл оказывали антипролиферативное действие путем подавления экспрессии циклина D1, который регулирует переход фазы G1 в S, тем самым способствуя митозу опухолевых клеток [60]. Повышенная экспрессия циклина D1 наблюдается при раковых опухолях. ПСА повышают содержание белка p21, который является ингибитором циклин-зависимой киназы, регулирует контрольную точку G-фазы, вызывает остановку клеточного цикла и нарушает репликацию ДНК. ПСА подавляют антиапоптотический Bcl-2 и усиливают проапоптотический Bax, что приводит к активации каспазы-9 и каспазы-3. Экспрессия цитохрома в цитоплазме клеток MG63 также увеличивалась после обработки ПСА. Эти изменения белков, связанных с апоптозом, указывают на то, что ПСА могут индуцировать апоптоз клеток MG63 через митохондриальные и каспаз-зависимые пути. ПСА снижают уровень миграции и инвазии клеток MG63 путем понижения содержания матриксных металлопротеиназ MMP-2 и MMP-9, которые способствуют разрушению внеклеточного матрикса и базальной мембраны, что является причиной миграции и инвазии. МикроРНК miR-113-а подавляет инвазию и способ-

ствует апоптозу. Авторы обнаружили, что под действием ПСА экспрессия miR-113-а повышается, что приводит к уменьшению миграции и пролиферации, а также к апоптозу клеток MG63. Аналогичные механизмы воздействия обнаружены при исследовании совместного влияния ПСА и 10-гидроксикамптотецина на клетки немелкоклеточного рака легких линии H1299 [61].

Изучено влияние *Astragalus membranaceus* и дудника китайского (*Angelica sinensis* L.) на рост рака легких и кахексию у мышей. Водные экстракты *Astragalus membranaceus* и *Angelica sinensis* в соотношении 5 : 1 в дозе 2.5 мг/кг при пероральном введении в течение 25 дней после инокулирования клеток карциномы Льюиса (LLC, CRL-1642) значительно ингибировали рост раковой опухоли, препятствовали снижению веса и скелетных мышц у мышей C57BL/6 [62]. Наблюдаемые эффекты авторы связывают с иммуномодулирующей функцией экстракта, так как обнаружено уменьшение образования свободных радикалов и цитокинов, стимулирование дифференцировки NK- и Тс-клеток и перебалансирование соотношения Th/Тс-клеток, Th1/Th2 цитокинов и связанных с опухолью макрофагов M1/M2. Комбинация экстрактов этих растений также подавляла экспрессию NF- κ B, STAT3 (сигнальный белок и активатор транскрипции), индуцируемый гипоксией фактор 1-альфа (HIF-1 α) и фактор роста эндотелия сосудов (VEGF) в опухолях.

В другом исследовании изучали воздействие сухого экстракта корней *A. membranaceus* на клетки рака молочной железы линий MCF-7, SK-BR-3 и MDA-MB-231 [63]. Авторы обнаружили наличие значительного антипролиферативного и апоптического эффектов экстракта при концентрации 50 мкг/мл при обработке в течение 48 часов. Авторы считают, что эффекты вызваны ингибированием сигнального пути PI3K/Akt/mTOR в раковых клетках молочной железы изофлавоноидами (кампанулин, ононин, каликозин и формонетин), обнаруженными в составе экстракта. Подавляющее воздействие на эти же линии клеток рака (MCF-7 и MDA-MB-231) выявлено и для ПСА [64]. Результаты показали, что ПСА значительно подавляют пролиферацию клеток рака молочной железы и уменьшают их миграцию и инвазию. Исследователи выявили воздействие ПСА на концентрацию белков CDC6 и CCNB1, повышение содержания которых наблюдается при различных раковых опухолях. CCNB1 является регулятором клеточного митоза, но поврежденный CCNB1 может стать онкогеном. Эти белки экспрессируются сигнальным путем p53. Авторы предполагают, что ПСА влияет на ген P53, мутация которого наблюдается при раке у человека.

В исследованиях *in vivo* клетки линии рака MDA-MB-231 были имплантированы в жировые

подушки молочных желез шестинедельных самок бестимусных голых мышей [65]. Введение AS-IV в дозе 20 мг/кг внутрибрюшинно через 8 дней после инокуляции опухолевых клеток способствовало уменьшению размеров опухоли. Также было обнаружено антиметастатическое воздействие AS-IV в той же дозе при введении в хвостовую вену клеток рака молочной железы линии MDA-MB-231. По мнению авторов, оно было опосредовано подавлением экспрессии белка Vav3 (фактор обмена гуаниновых нуклеотидов для ГТФаз семейства Ras) и инактивацией передачи сигналов через белки семейства ГТФаз (Rac1) и MAPK, а также подавлением экспрессии MMP-2 и -9.

Противораковый эффект был обнаружен у компонентов экстракта листьев *A. boeticus* [66]. В исследованиях на клетках колоректального рака человека линий CaCO-2, HT-29 и HCT-116 авторы обнаружили цитотоксичное действие гликозидов циклоартанового типа, выделенных из *A. boeticus*. При этом активность наблюдали только у тех соединений, в структуре которых наряду с С6-ацетоксигруппой и свободной С25 гидроксильной группой был С3-ксилопиранозил. Исследователи пришли к выводу о том, что ацилированные циклоартановые гликозиды могут терять ацильные заместители, чтобы модифицировать белки, дерегуляция которых способствует канцерогенезу. В частности, ацильные группы могут быть ковалентно связаны с аминокислотными боковыми цепями, регулирующими функции белка и препятствующими прогрессированию рака.

Y.M. Zhang с соавторами [67] считают, что ПСА оказывают эпигенетический эффект, связанный с ацетилированием гистонов. Их исследование выявило, что после воздействия ПСА в мезенхимальных стволовых клетках, культивируемых совместно с клетками рака легких линии A459, значительно изменился уровень ацетилирования гистонов H4K5, H4K8 и H3K9. Следует отметить, что изменение уровня ацетилирования гистона H3K9 по всему геному наблюдается при раке легких.

N. Phacharapiyangkul с соавторами [68] считают возможным применение ПСА при химиотерапии цисплатином. Они изучали воздействие ПСА, полученных из корней *A. membranaceus*, на белок коннексин 43, который повышает эффективность химиотерапии, способствуя проникновению цитостатиков в опухолевые клетки. При химиотерапии (цисплатин) наблюдается снижение уровня этого белка. Это влечет за собой увеличение активности индолеамин 2,3-диоксигеназы 1, катаболизирующей триптофан, что уменьшает количество активных Т-клеток и разрушает иммунный надзор. На клеточных линиях рака B16F10 и LL2 было выявлено, что обработка опухолевых клеток ПСА (100 нг/мл) увеличивала экспрессию

коннексина 43 при снижении уровня индолеамин 2,3-диоксигеназы. Полученные результаты в дальнейшем проверяли *in vivo*. Мышам подкожно инокулировали клетки B16F10 или LL2 (10^6), а затем внутрибрюшинно вводили ПСА (50 мг/кг) на 7, 10 и 13 день и цисплатин (2 мг/кг) на 8, 11 и 14 дни. На фоне комбинированной терапии (ПСА + цисплатин) значительно уменьшился рост опухоли и увеличилась выживаемость мышей, а также содержание коннексина 43 сохранялось на первоначальном уровне.

Результаты исследований Z. Zhou с соавторами [69] также свидетельствуют об усилении антипролиферативного и апоптотического эффектов цисплатина под воздействием ПСА на клетках рака носоглотки линий CNE-1, CNE-2 и SUNE-1 и модели ксенотрансплантата на мышах. Было установлено, что ПСА значительно и дозозависимым образом ингибировали пролиферацию клеток назофарингеальной карциномы, а ингибирующие эффекты цисплатина существенно усиливались при сочетании с ПСА в различных концентрациях как в условиях *in vitro*, так и *in vivo*. ПСА увеличивали скорость индуцированного цисплатином апоптоза клеток назофарингеальной карциномы и на модели ксенотрансплантата у мышей.

Противоопухолевый эффект оказывал полисахарид гемицеллюлоза AX-I-3b, выделенный из *A. membranaceus* [70]. Результаты исследований *in vitro* показали, что AX-I-3b значительно ингибировал пролиферацию клеток аденокарциномы легкого человека A549 и индуцировал апоптоз. Эксперименты в условиях *in vivo* показали, что AX-I-3b при внутрибрюшинном введении значительно замедляла рост трансплантированных опухолей у мышей с раком легких Льюиса. В высоких дозах AX-I-3b (200 мг/кг) значительно усиливала способность цисплатина ингибировать рост трансплантированных опухолей у мышей с раком легких Льюиса. Полисахарид AX-I-3b в значительной степени компенсировал снижение функций иммунной системы мышей с раком легких Льюиса, вызванное цисплатином.

Влияние на кости. У крыс на модели постменопаузального остеопороза, полученного путем двустороннего удаления яичников, было изучено ПСА на костную ткань [71]. ПСА при ежедневном однократном введении в дозах 200, 400, и 800 мкг/кг в течение 12 нед. после овариэктомии способствовали уплотнению костей, повышению в них содержания минералов и уровня кальция в крови. Кроме того, уменьшался индекс окислительного стресса у крыс за счет увеличения экспрессии генов β -катенина и мРНК Wnt2 и ингибирования экспрессия гена мРНК FoxO3a (белок семейства транскрипционных факторов Forkhead подкласса O).

У ускоренно стареющих мышей SAMP6 со спонтанным сенильным остеопорозом, изучено влияние экстракта *A. membranaceus* в различных дозах (2.4–9.6 г/кг) на развитие остеопороза [73]. Исследование показало, что экстракт астрагала может увеличивать плотность костей, улучшать их микроструктуру и увеличивать содержание кальция и фосфора в бедренной кости мышей SAMP6. Было установлено, что экстракт может регулировать ось витамин Д/фактор роста фибробластов 23(FGF23)/ко-рецептор Klotho, увеличивая экспрессию рецептора витамина Д, повышая экспрессию гена CYP27B1 и снижая экспрессию гена CYP24A1. CYP27B1 способствует синтезу витамина Д, тогда как CYP24A1 – распаду этого витамина, что косвенно увеличивает синтез витамина Д, способствуя остеогенезу и препятствуя развитию остеопороза.

Антидиабетические эффекты. Успешное применение ПСА для лечения гипергликемии показано в работе S. Sun и соавторов [73]. ПСА способны предотвращать апоптоз, вызванный гипергликемией в клетках кардиомиоцитов линии H9C2. У клеток, предварительно обработанных ПСА в дозах 0.1, 0.2, 0.4, 0.8, 1.6 и 3.2 мг/мл в течение 24 ч, увеличивалась жизнеспособность и снижалась скорость апоптоза при инкубации с различными концентрациями глюкозы (5.5, 12.5, 25, 33 и 44 ммоль/л 24 часа). Результаты исследования показали, что ПСА подавляют экспрессию проапоптотических белков как внешнего, так и внутреннего путей и модулируют отношение Bcl-2/Bax в митохондриях.

У мышей с сахарным диабетом, вызванным стрептозотацином, ПСА при введении в дозе 2 г/кг в течение 15 нед. привело к улучшению гемодинамики, ультраструктуры миокарда, увеличению содержания стволовых клеток и клеток-предшественников желудочков сердца, уменьшению апоптоза и образования активных форм кислорода (АФК) в сердце гомозиготных мышей линии db/db [74]. Кроме того, ПСА ингибировали экспрессию белков генов-мишеней апоптоза (Bax, Bcl-2 и каспазы-3) и регулировали экспрессию белков генов-мишеней окисления. В частности, повышалась активность глутатионпероксидазы, супероксиддисмутазы и каталазы, и одновременно снижалось общее количество фосфорилированных форм трех основных MAPK – N-концевой киназы c-JUN (JNK), p38 и киназы, регулируемой внеклеточными сигналами (ERK), участвующих в регуляции апоптоза в сердцах мышей db/db.

Снижение показателей окислительного стресса под воздействием ПСА наблюдали и в клетках печени HepG2, в которых была вызвана инсулинорезистентность инкубированием с инсулином (10^{-6} моль/л) в течение 48 ч [75]. Однако в этом

случае какое-либо значительное влияние на апоптоз ПСА не оказывали. В этом же исследовании авторы изучили возможный путь влияния ПСА на снижение инсулинорезистентности и выяснили, что они воздействуют посредством регуляции сигнального пути глюкогенеза, о чем говорит повышение уровня GLUT2 – инсулиннезависимого переносчика глюкозы, и снижение экспрессии белка FOXO1, который играет ключевую роль в чувствительности к инсулину и активации Akt в процессе синтеза гликогена и глюкогенеза. Эффект ПСА усиливался при совместном применении с ними полисахаридов берберина в дозе 10 мг.

Экстракты *Astragalus membranaceus* (0.8 г/кг) и женьшеня (*Panax notoginseng* Wall., 0.4 г/кг) при совместном применении в течение 12 нед. у крыс с диабетом, вызванным стрептозотацином, способствовали частичному ингибированию апоптоза подоцитов гломерул почек за счет восстановления баланса экспрессии Bax и Bcl-2 [76]. Кроме того, под воздействием экстрактов в подоцитах у этих крыс снизилась активность Nox4, одной из изоформ НАДФН-оксидаз, высоко экспрессирующая в почечных тканях. АФК, продуцируемые Nox4, участвуют в патологическом процессе сахарного диабета 2-го типа, снижая толерантность к глюкозе.

ПСА в дозе 0.1 мкг/мл способствуют снижению инсулинорезистентности адипоцитов, а также дозозависимо увеличивают пролиферацию и дифференцировку преадипоцитов мыши 3T3-L1 [77]. Причиной инсулинорезистентности является недостаток GLUT4, инсулинзависимого переносчика глюкозы. ПСА способствовали увеличению в адипоцитах во время дифференцировки как общего, так и доли мембранносвязанного GLUT4. Связывание инсулина с его рецептором приводит к фосфорилированию остатков тирозина в субстрате инсулинового рецептора 1 (IRS1), а затем запускает фосфорилирование PI3K и Akt, что дополнительно способствует транслокации GLUT4 и поглощению глюкозы. ПСА увеличивали фосфорилирование как тирозина в IRS1, так и Akt, и авторы предполагают, что ПСА стимулируют поглощение глюкозы путем активации сигнального пути инсулин-Akt. Исследователями было замечено повышение под воздействием ПСА уровня адипонектина, цитокина адипоцитов с инсулиносенсибилизирующими свойствами, что приводит к усилению фосфорилирования IRS1 и Akt. Еще одним фактором индуцирования ПСА повышения чувствительности к инсулину в адипоцитах может являться активация AMP-активируемой протеинкиназы (AMPK), способствующей транслокации GLUT4 и транспорту глюкозы в адипоцитах 3T3-L1.

Другие исследователи связывают воздействие ПСА на инсулинорезистентность с регуляцией микроРНК печени [78]. Изменения уровня микроРНК наблюдаются при сахарном диабете 2-го типа и показатель рекомендован в качестве биомаркера этой болезни [80]. У крыс Goto-Kakizaki (GK) с генетически предопределенным сахарным диабетом инсулиннезависимого типа без ожирения (T2DM GK) и в инсулинрезистентных клетках линии HepG2 были определены 12 микроРНК, которые имели значительные различия в экспрессии в модельных группах (T2DM GK) и в группах контроля (крысы Вистар) [79]. При этом были обнаружены значительные изменения в экспрессии miR-203a-3p у крыс с диабетом. У крыс, получавших 500 мг/кг/день ПСА в течение 8 нед., и у клеток HepG2, обработанных ПСА в дозе 10 мкм/мл в течение 48 ч, обнаружены изменения соотношения этих показателей, приближающиеся к контролю. Результаты исследования позволяют предполагать, что нарушение регуляции и функций miR-203a-3p в печени играют важную роль в развитии инсулинорезистентности. Исследователи определили, что глюкозорегулируемый белок GRP78 является мишенью гена miR-203a-3p. При возникновении стресса классический маркерный белок GRP78 эндоплазматического ретикулума высоко экспрессируется и активирует три пути апоптоза. Исследователи считают, что ПСА прямо или опосредованно усиливают экспрессию miR-203a-3p, снижают экспрессию мРНК и белка GRP78, а также регулируют передачу сигналов при стрессе в эндоплазматическом ретикулуме печени. Все это приводит к ослаблению инсулинорезистентности.

ПСА также оказывают положительное влияние на нефропатию при сахарном диабете [80]. В условиях гипергликемии в почечной ткани усиливается экспрессия трансформирующего фактора роста (TGF- β 1), повышается экспрессия его субстрата – белка Smad, передающего сигнал активирующего фиброз TGF- β 1 от рецептора до ядра. При сахарном диабете 2-го типа, вызванного путем внутрибрюшинной инъекции стрептозотоцина в дозе 35 мг/кг, у крыс, получавших ПСА в дозах 25, 50 и 100 мг внутрижелудочно ежедневно в течение 8 недель исследователи наблюдали снижение уровней экспрессии этих белков. Результаты исследования позволяют предположить, что ПСА могут ингибировать активность сигнального пути TGF- β 1/Smad, снижать образование внеклеточного матрикса и защищать почки от развития интерстициального фиброза при сахарном диабете 2-го типа.

Нейропротекторное действие. При сахарном диабете наблюдаются когнитивные нарушения и потеря памяти. Причиной этого считают изменения синаптической пластичности, приводящие к блокировке нейросигнализации. Как выяснили

G. Zhang с соавторами [81], потребление ПСА в дозе 20 мг/кг в течение 10 недель не только снизило уровни глюкозы в крови и массы тела, но также улучшило когнитивные способности крыс с диабетом. При диабете потребление ПСА уменьшило количество мертвых клеток в области CA1 гиппокампа, индуцировало изменения экспрессии и уровня фосфорилирования рецепторов N-метил-D-аспартата, кальций/кальмодулин-зависимой протеинкиназы II, белка, связывающего цАМФ-респонсивный элемент, в гиппокампе, которые играют важную роль в регуляции нейрогенеза, синаптической передачи информации, обучения и памяти.

Защита от ишемических и реперфузионных повреждений. Экстракт *A. membranaceus* и лигустразин оказывают противовоспалительное действие при ишемическом повреждении головного мозга [82]. При тромболитической терапии ишемии головного мозга возможно повреждение ГЭБ и разрастание кровоизлияния в результате вторичной воспалительной реакции. Эндогенные регуляторные Т-клетки оказывают нейропротекторное действие и уменьшают повреждение ГЭБ на моделях церебральной ишемии/реперфузии. В поврежденном мозге после лечения тромболитиком явно увеличиваются провоспалительные цитокины IL-17, IL-1 β и интерферон- γ (IFN- γ), и в то же время регуляторные Т-клетки в селезенке и связанные с ней цитокины TGF- β , IL-10 заметно снижаются. При терапии экстрактом астрагала и лигустразином Т-клетки и связанные с ними цитокины (TGF- β , IL-10) были значительно увеличены, в то время как IL-17, IFN- γ и IL-1 β существенно снизились. Эта комбинированная терапия также увеличивала экспрессию Foxp3, основного транскрипционного фактора Tregs, и поддерживала функцию иммунной толерантности Tregs. Авторы предполагают, что противовоспалительный эффект комбинированной терапии работает путем усиления регуляции Tregs и последующего стимулирования производства противовоспалительных факторов.

При церебральной ишемии/реперфузии наблюдают постишемическую инфильтрацию головного мозга и активацию цитотоксических лимфоцитов – естественных киллеров (NK). В дополнение к цитолитическим эффектам NK-клетки являются основным источником интерферона γ (INF- γ), который вызывает некроз ишемизированных нейронов. AS-IV из *A. membranaceus*, введенный внутрибрюшинно (20 мг/кг) с момента реперфузии дважды в день в течение 7 дней, уменьшал инфаркт головного мозга и предупреждал функциональные нарушения у крыс при церебральной ишемии, и эти положительные эффекты сохранялись в течение как минимум 7 дней [83]. Кроме того, AS-IV подавлял обильную инфильтрацию NK-клеток в ишемизированное по-

лушарие на 1-е сутки после ишемии головного мозга, а также заметно снижал экспрессию мРНК $\text{INF-}\gamma$ и почти полностью ингибировал его секрецию в ишемизированном мозге.

Была изучена роль кальций-чувствительного рецептора (CaSR) связанного с G-белками, активация которых усугубляет ишемически-реперфузионное повреждение, в защитном эффекте AS-IV на модели окклюзия/реперфузия средней мозговой артерии у крыс [84]. Результаты показали, что AS-IV, введенный внутривенно в дозе 20 мг/кг в период реперфузии, и ингибитор CaSR (NPS-2143) значительно уменьшали неврологический дефицит, объем инфаркта мозга и снижали проницаемость ГЭБ путем ингибирования апоптоза, вызванного активацией CaSR.

AS-IV, введенный внутривенно, снижал неврологический дефицит, объем церебрального инфаркта, уменьшая патоморфологические повреждения и апоптоз головного мозга при ишемии/реперфузии [85]. Авторы выяснили, что AS-IV ослаблял повреждение головного мозга при ишемии/реперфузии у крыс за счет увеличения экспрессии белков Cx36 и протеинкиназы A, а также снижения отношения Bax/Bcl-2 .

Влияние на желудочно-кишечный тракт. В работе Y. Cui с соавторами [86] выявлено, что экстракт корней *A. membranaceus* может защитить слизистую оболочку тонкой кишки мышей от повреждения липополисахаридами. Экстракт астрагала снижал в сыворотке крови концентрации $\text{IL-1}\beta$, IL-4 , IL-6 , IL-8 и $\text{TNF-}\alpha$ по сравнению с мышами, которым вводили только липополисахарид. Установлено, что экстракт астрагала уменьшал отек слизистой оболочки кишечника и способствовал его восстановлению путем подавления экспрессии воспалительных цитокинов.

Результаты, полученные S. Adesso с соавторами [87], говорят о том, что экстракт корней *A. membranaceus* снижает воспалительную реакцию в эпителиальных клетках кишечника в условиях *in vitro*. Им удалось выяснить, что защитный эффект экстракта астрагала достигается за счет снижения продукции $\text{TNF-}\alpha$, экспрессии циклооксигеназы-2 (COX-2), iNOS, образования нитротирозина, активации NF- κ B. Также экстракт оказывал заметный антиоксидантный эффект, снижая высвобождение АФК и активируя антиоксидантную защиту.

S. Li с соавторами [88] исследовали способность ПСА из корней *A. membranaceus* влиять на процесс выздоровления крыс с антибиотикоассоциированной диареей, вызванной потреблением линкомицина. ПСА в дозе 100 мг/кг в течение 7 дней уменьшал инфильтрацию толстой кишки воспалительными клетками у крыс с диареей, увеличивал продукцию пропионата и бутирата,

улучшал метаболизм, отрегулировал разнообразие и состав кишечной микробиоты, способствовал увеличению относительного количества *Pseudomonas* и уменьшению относительной численности *Allobaculum* и *Coprococcus*.

Потребление ферментированной травы *A. membranaceus* при участии *Lactobacillus plantarum* способствовало улучшению кишечной микробиоты цыплят-бройлеров в сравнении с эффектом неферментированной травы [89]. Как полагают авторы, положительное воздействие ферментированной травы астрагала связано с антиоксидантным и противовоспалительным эффектами, а также с тем, что флавоноиды поддерживают целостность кишечного барьера, модулируют секрецию кишечных гормонов и формируют состав и функции микробиоты, а кишечная микробиота гидролизует абсорбированные после ферментации сапонины, что может положительно влиять на здоровье цыплят.

H. Wang с коллегами [90] сообщают, что последствия расстройства пищеварительной системы, вызванной диетой с высоким содержанием жиров, низким содержанием белков и интенсивными физическими нагрузками удастся устранить потреблением ПСА в дозе 1.41 г/кг ежедневно в течение двух недель. У опытных крыс, получивших ПСА, наблюдалось восстановление массы тела и спонтанной активности, повышение уровня валина и фенилаланина, а также бетаина, что говорит об ускорении метаболизма, а также восстановлении энергетического обмена, регистрируемому по уровню лимонной и молочной кислот.

Антимикробное действие. Растения рода астрагал перспективны и для изготовления антимикробных и заживляющих средств. Исследование влияния водно-этанольного экстракта надземной части (травы) *Astragalus vulpinus* на 6 штаммов микроорганизмов выявило наличие противомикробной активности [91]. Установлено, что антимикробный эффект экстракта астрагала более выражен по отношению к грамотрицательным бактериям по сравнению с грамположительными, что проявлялось бактериостатическим действием на *Staphylococcus aureus* и бактерицидным — на штаммы *Enterococcus aerogenes*, *Klebsiella pneumoniae*, *Escherichia coli* и *Proteus mirabilis*. Более эффективное бактериостатическое действие экстракта *Astragalus vulpinus* оказал на *Staphylococcus aureus* в разведениях от 1 : 1 до 1 : 6 [92]. Водно-этанольный экстракт травы *Astragalus vulpinus* в тех же разведениях оказывал бактерицидный эффект и на штамм *Proteus mirabilis*, но при более высоких разведениях (1 : 8 и 1 : 10) наблюдалось и бактериостатическое действие [93].

На шести штаммах исследована антимикробная активность экстрактов из листового чая, су-

хого листа и сухих корней, полученных из *Astragalus membranaceus* [43]. Экстракты сухих листьев и сухих корней, за исключением *Aspergillus niger* и *Staphylococcus aureus*, проявляли ингибирующую активность в отношении *Salmonella*, *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli* и дрожжей. Экстракт листового чая астрагала обладал противомикробным действием в отношении всех штаммов, кроме *Aspergillus niger*.

Была изучена антимикробная активность различных фракций, экстрагированных из стеблей и листьев *Astragalus membranaceus* [94]. Результаты исследования показали, что экстракты, полученные с использованием таких экстрагентов, как петролейный эфир, *n*-бутанол, вода очищенная обладают низкой активностью в отношении *Geotrichum candidum* и *Escherichia coli*, но хорошим действием в отношении *Staphylococcus aureus*, *Bacillus subtilis*, *Aspergillus flavus* и *Candida albicans*. Этилацетатная фракция, полученная из стеблей и листьев *Astragalus membranaceus*, проявляла хорошую антибактериальную активность в отношении многих тестируемых бактерий, особенно в отношении *Bacillus subtilis* с диаметром зоны ингибирования 15.7 мм и значением минимальной ингибирующей концентрации 12.5 мг/мл.

По отношению к бактериям *Escherichia coli* и *Pseudomonas aeruginosa* антимикробный эффект выявлен для этанольного экстракта из корней *Astragalus sieversianus* Pall. [95]. В этом же исследовании высокие показатели синергического действия в отношении испытанного бактериального тест-объекта — *Escherichia coli* выявлены для комплексов этанольных экстрактов корней *Astragalus sieversianus* + *Veronica incana* L., IC₅₀ комплексов составила 2.3 мг/мл.

Проведены сравнительные исследования антибактериальной активности экстрактов корней *Astragalus tribuloides* Delile и наночастиц серебра (AgNP), изготовленные с использованием экстракта корня *Astragalus tribuloides*, в отношении грамотрицательных (*Escherichia coli* и *Shigella flexneri*) и грамм положительных (*Bacillus cereus* и *Staphylococcus aureus*) бактерий [96]. Установлено, что экстракт корня *Astragalus tribuloides* и AgNP, изготовленные методом “зеленого” синтеза, обладают выраженным антибактериальным действием в отношении исследуемых штаммов бактерий. AgNP проявил более высокую ингибирующую активность в отношении грамотрицательных бактерий, чем грамположительных бактерий, в то время как экстракт корня *Astragalus tribuloides* обладал более высокой ингибирующей активностью в отношении грамположительных бактерий по сравнению с грамотрицательными бактериями.

Наночастицы ZnO, изготовленные с использованием экстракта корня *Astragalus membranaceus*, также

обладали высоким антибактериальным действием в отношении бактерий *Escherichia coli* и *Staphylococcus aureus* [97].

Были проведены сравнительные исследования антибактериальной активности водных и этанольных экстрактов надземной частей *Astragalus henningii*, *A. varius*, *A. testiculatus*, *A. dasyanthus* в отношении трех штаммов микроорганизмов (*Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*) [98]. Установлено, что водное извлечение из надземной части *Astragalus henningii* обладает более выраженной антимикробной активностью по сравнению с водными извлечениями из других видов, а извлечение из надземной части *Astragalus varius* не обладает антимикробным действием. Водно-спиртовые извлечения из надземных частей (травы) четырех видов астрагалов проявили антимикробную активность в отношении всех стандартных штаммов, наиболее активно было водно-спиртовое извлечение из *Astragalus testiculatus*, а наименее — извлечение из травы *A. dasyanthus*.

Омолаживающий эффект. В связи с увеличением продолжительности жизни и старением общества нам приходится сталкиваться с такими заболеваниями, связанными со старением, как болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона, сердечно-сосудистые заболевания и диабет. Поэтому в последние годы ведутся интенсивные исследования для поиска способов замедления старения и увеличения продолжительности жизни. Исследования в этом направлении ведутся и с использованием БАВ из видов рода *Astragalus*. М.А. Березуцкий с соавторами [109] выделили пять направлений, в которых различные соединения и препараты из астрагалов проявляют свои геропротекторные эффекты: активация теломеразы и увеличение длины теломер; ингибирование процессов репликативного старения клеток; антиоксидантная активность; нейротекторный эффект, активация нейрогенеза и регенерация поврежденных нейронов; влияние на процессы возрастной деградации желтого пятна и защиты ганглиозных клеток сетчатки; влияние на процессы фотостарения кожи; влияние на процессы алопеции.

Теломеры представляют собой динамические нуклеопотеиновые структуры, которые защищают концы хромосом от деградации и активации реакции на повреждение ДНК. Теломеры считаются биологическими часами, играющими важную роль в старении и стабильности генома. I. Guinobert с соавторами [100] изучали влияние экстракта корней *Astragalus mongholicus* по сравнению с даназолом на длину теломер и активность теломеразы лимфоцитов доноров. Образцы лимфоцитов периферической крови с короткими теломерами от 18 здоровых доноров подвергались

воздействию экстракта *A. mongholicus* (1 мкг/мл) или даназола в течение трех дней. Было обнаружено значительное удлинение теломер в лимфоцитах после обработки экстрактом и уменьшение доли лимфоцитов с короткими теломерами (менее 3 т. п. н.) у всех доноров. Обнаруженное удлинение теломер было связано с увеличением активности теломеразы.

N.I. Erukashvily с соавторами [101] попытались определить вклад отдельных компонентов *Astragalus membranaceus* (AS-IV, циклоастратегенол), а также дипептида Тимовиал—Эпивиал на длину теломер и активность теломеразы в мезенхимальных стромальных клетках пуповины человека и стареющих фибробластах. Как выяснилось, ни один из изученных компонентов сам по себе не вызывал существенного изменения определяемых параметров. Только циклоастратегенол оказывал незначительное влияние на длину теломер в фибробластах. Комбинация ключевого соединения AS-IV, агликона астрагалозидов — циклоастратегенола и биопептидного комплекса вызывала более значительные изменения длины теломер и теломеразной активности, чем каждый компонент в отдельности. Показано, что комплекс оказывает значительное влияние на длину теломер и активность теломеразы.

В экспериментах на крысах Вистар было изучено влияние длительного (5 месяцев) потребления экстракта *Astragalus membranaceus* (100 мг/кг ежедневно) на некоторые возрастные биохимические изменения в печени [102]. Было обнаружено, что потребление экстракта старыми крысами приводит к значительному усилению экспрессии печеночного гена обратной транскриптазы теломеразы и увеличению длины теломер. Кроме того, экстракт астрагала снижал хронический окислительный стресс и воспаление печени, связанные со старением крыс. Авторы считают, что антиоксидантные эффекты *A. membranaceus* могут лежать в основе его влияния на экспрессию гена обратной транскриптазы теломеразы и длину теломер.

Благодаря короткому жизненному циклу, низкой стоимости и множеству трансгенных штаммов для изучения влияния экстрактов астрагалов на старение и размножение исследователи выбрали модель плодовых мушек *Drosophila melanogaster*. Полисахариды астрагала, добавленные к среде выращивания *Drosophila melanogaster* в концентрации 0,3, 1 и 3 мг/мл, значительно продлевали продолжительность жизни как мужских, так и женских особей, улучшали размножение и развитие мушек [103]. Кроме того, ПСА повышали активность и экспрессию антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы и каталазы, снижали уровень смертности, вызванной перекисью водорода и голоданием. Авторам удалось установить, что

антивозрастная активность ПСА, в основном, опосредована антиоксидантной способностью и влиянием на сигнальный путь инсулин/инсулиноподобный фактор.

Исследование омолаживающего эффекта водного экстракта *Astragalus membranaceus* на *Drosophila melanogaster* показало, что экстракт в дозе 1,25 мг/мл способен значительно увеличить продолжительность жизни дрозифилы на модели естественного старения и защитить от окислительного стресса, вызванного воздействием H_2O_2 и параквата [104]. При этом экстракт улучшал способность мух лазать и потреблять пищу, также предотвращал возрастное повышение уровня глутамата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные фармакологические исследования и клиническая практика предоставляют все больше и больше доказательств эффективности применения экстрактов и БАВ, выделенных из представителей рода астрагал *Astragalus* L. (Fabaceae). Результаты исследований, выполненных в условиях *in vivo* и *in vitro*, доказывают, что *A. membranaceus* обладает множеством лечебных эффектов, среди которых наиболее изучены иммуномодулирующие, антиоксидантные, противовоспалительные и противоопухолевые. Этот вид астрагала широко используется для лечения сердечно-сосудистых заболеваний, сахарного диабета, рака, респираторных заболеваний, заболеваний нервной системы и других. В последнее десятилетие были широко изучены основные молекулярные механизмы, участвующие в терапевтических эффектах *A. membranaceus*. Однако компонентный состав и биологические эффекты множества других видов рода *Astragalus* мало исследованы. В данном обзоре обобщены текущие успехи в области изучения новых соединений, выделенных из растений рода *Astragalus* и их биологической активности. Фитохимические исследования показали, что *A. membranaceus* и другие изученные виды в основном содержат изофлавоноиды, тритерпеновые сапонины, полисахариды, микроэлементы и некоторые другие соединения. На сегодняшний день из *A. membranaceus* выделено и идентифицировано более 200 соединений, подтверждена их различная биологическая активность. Среди них изофлавоноиды, сапонины и полисахариды представляют собой три основных группы полезных соединений, ответственных за фармакологическую активность и терапевтическую эффективность. Надеясь, что этот обзор будет способствовать дальнейшим исследованиям компонентного состава и биологической активности видов рода *Astragalus*, перспективных для создания лекарств.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Rundel P.W., Huggins T.R., Prigge B.A., Rasoul Sharifi M. 2015. Rarity in *Astragalus*: a California perspective. — *Aliso*. 33(2): 111–120.
<https://doi.org/10.5642/aliso.20153302.04>
2. Durazzo A., Nazhand A., Lucarini M., Silva A.M., Souto S.B., Guerra F., Severino P., Zaccardelli M., Souto E.B., Santini A. 2021. *Astragalus* (*Astragalus membranaceus* Bunge): botanical, geographical, and historical aspects to pharmaceutical components and beneficial role. — *Rend. Lincei Sci. Fis. Nat.* 32(3): 625–642.
<https://doi.org/10.1007/s12210-021-01003-2>
3. Yang L.P., Shen J.G., Xu W.C., Li J., Jiang J.Q. 2013. Secondary metabolites of the genus *Astragalus*: structure and biological activity update. — *Chem. Biodivers.* 10(6): 1004–1054.
<https://doi.org/10.1002/cbdv.201100444>
4. Guo Z., Lou Y., Kong M., Luo Q., Liu Z., Wu J. 2019. A systematic review of phytochemistry, pharmacology and pharmacokinetics on *Astragali radix*: Implications for *Astragali radix* as a personalized medicine. — *Int. J. Mol. Sci.* 20(6): 1463.
<https://doi.org/10.3390/ijms20061463>
5. Zhang Ch., Yang X., Wei J.R., Chen N.M.H., Xu J.P., Bi Y.Q., Yang M., Gong X., Li Z.Y., Ren K., Han Q.H., Zhang L., Li X., Ji M.Y., Wang C.C., Li M.H. 2021. Ethnopharmacology, phytochemistry, pharmacology, toxicology and clinical applications of *Radix Astragali*. — *Chin. J. Integr. Med.* 27: 229–240.
<https://doi.org/10.1007/s11655-019-3032-8>
6. Ionkova I., Shkondrov A., Zarev Y., Kozuharova E., Krasteva I. 2022. Anticancer secondary metabolites: from ethnopharmacology and identification in native complexes to biotechnological studies in species of genus *Astragalus* L. and *Gloriosa* L. — *Curr. Issues Mol. Biol.* 44(9): 3884–3904.
<https://doi.org/10.3390/cimb44090267>
7. Березуцкий М.А., Якубова Л.Р., Дурнова Н.А., Романтеева Ю.В., Белоногова Ю.В., Комарова Е.Э., Шереметьева А.С. 2020. Фармакологические свойства препаратов, созданных на основе экстракта астрагала (обзор). — *Химико-фармацевтический журн.* 54(4): 20–25.
<https://doi.org/10.30906/0023-1134-2020-54-4-20-25>
8. Позднякова Т.А., Бубенчиков Р.А. 2017. Жирные и органические кислоты астрагала солодколистного (*Astragalus glycyphyllos* L.). — *Пермский мед. журн.* 34(1): 90–94.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28435439>
9. Сергалиева М.У., Барскова Н.А. 2017. Астрагал лисий (*Astragalus vulpinus* Willd.) — источник биологически активных веществ. — *Астраханский мед. журн.* 12(1). 56–63.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=29841822>
10. Богатырева З.Н. 2014. Перспективы использования травы астрагала серпоплодного в медицине. — *Фундам. исслед.* (12–10): 2154–2156.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=22940466>
11. Позднякова Т.А., Бубенчиков Р.А. 2021. Оценка концентрации дубильных веществ травы астрагала нутового. — *Кардиоваскуляр. терапия и профилактика.* 20(S1): 70.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=45556855>
12. Шур Ю.В., Ласый Е.С., Гречухина М.И., Самотруева М.А. 2017. Сравнительный анализ содержания дубильных веществ в корнях астрагала вздутоплодного (*Astragalus physocarpus*) и астрагала длиннолистного (*Astragalus dolichophyllus*). — В сб.: *Инновационное развитие современной науки: проблемы, закономерности, перспективы: материалы IV международной научно-практической конференции.* Пенза. С. 218–221.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=30367395&pff=1>
13. Позднякова Т.А., Бубенчиков Р.А. 2017. Изучение элементного состава травы астрагала белостебельного. — В сб.: *Научный форум: медицина, биология и химия: материалы VI международной заочной научно-практической конференции.* Т. 4(6). М. С. 55–60. <https://elibrary.ru/item.asp?id=29837867&pff=1>
14. Матвиенко У.А., Дурнова Н.А. 2021. Антиоксидантная активность перспективных дикорастущих видов рода астрагал (*Astragalus* L.). — В сб.: *Свободные радикалы, антиоксиданты и старение: материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 90-летию юбилею Заслуженного работника высшей школы РФ, д. б. н., профессора Д. Л. Теплового.* Астрахань. С. 66–68.
15. Шур Ю.В., Сальникова Д.А. 2021. Макроскопический анализ и определение количественного содержания суммы сапонинов в траве *Astragalus dolichophyllus* Pall. — *Заметки ученого.* 7(1): 175–179.
<http://nauka-prioritet.ru/wp-content/uploads/2021/07/Июнь-2021-7-часть-1.pdf>
16. Ахадова Д.А., Гейдарова А.Э., Ясеневская А.Л., Сергалиева М.У. 2017. Изучение содержания биологически активных веществ в траве Астрагала прутьевидного (*Astragalus virgatus/varius*). — В сб.: *Молодежь, наука, медицина: материалы 63-й всероссийской межвузовской студенческой научной конференции с международным участием.* Тверь. С. 626–629.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=29812477&pff=1>
17. Li Y., Guo S., Zhu Y., Yan H., Qian D.W., Wang H.Q., Yu J.Q., Duan J.A. 2019. Comparative analysis of twenty-five compounds in different parts of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* and *Astragalus membranaceus* by

- UPLC-MS/MS. — J. Pharm. Anal. 9(6): 392–399.
<https://doi.org/10.1016/j.jpha.2019.06.002>
18. Ghasemian-Yadegari J., Hamedeyazdan S., Nazemiyeh H., Fathiazad F. 2019. Evaluation of phytochemical, antioxidant and antibacterial activity on *Astragalus chrysostachys* Boiss. roots. — Iran. J. Pharm. Res. 18(4): 1902–1911.
<https://doi.org/10.22037/ijpr.2019.1100855>
 19. Li X., Qu L., Dong Y., Han L., Liu E., Fang S., Zhang Y., Wang T. 2014. A review of recent research progress on the *Astragalus* genus. — Molecules. 19(11): 18850–18880.
<https://doi.org/10.3390/molecules191118850>
 20. Babich O., Prosekov A., Zaushintsena A., Sukhikh A., Dyshlyuk L., Ivanova S. 2019. Identification and quantification of phenolic compounds of Western Siberia *Astragalus danicus* in different regions. — Heliyon. 5(8): e02245.
<https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02245>
 21. Шишмарева Т.М., Шишмарев В.М., Оленников Д.Н. 2022. Химический состав корней *Astragalus propinquus* (Leguminosae), произрастающего в Бурятии. — Химия раст. сырья. 4: 197–208.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.20220411443>
 22. Vasilev H., Ross S., Šmejkal K., Maršík P., Jankovská D., Havlík J., Veselý O. 2019. Flavonoid glycosides from endemic Bulgarian *Astragalus aitosensis* (Ivanisch.). — Molecules. 24(7): 1419.
<https://doi.org/10.3390/molecules24071419>
 23. Butkutė B., Dagilytė A., Benetis R., Padarauskas A., Cesevičienė J., Olšauskaitė V., Lemežienė N. 2018. Mineral and phytochemical profiles and antioxidant activity of herbal material from two temperate *Astragalus* species. — BioMed. Res. Int. Article ID 6318630, 11 p.
<https://doi.org/10.1155/2018/6318630>
 24. Sarikurkcü C., Sahinler S.S., Tepe B. 2020. *Astragalus gymnolobus*, *A. leporinus* var. *hirsutus*, and *A. onobrychis*: phytochemical analysis and biological activity. — Ind. Crops Prod. 150: 112366.
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112366>
 25. Коцунуй О.В., Шеметова Т.А., Петрук А.А. 2019. Флавонолгликозиды некоторых сибирских видов секции *Xiphidium* Bunge рода *Astragalus* L. — Химия раст. сырья. 2: 67–72.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2019024263>
 26. Хожамбергенова П. 2019. Фитохимические исследования и перспективы использования в медицинской практике физиологически активных веществ астрагала хивинского и астрагала свернутого. — Вестн. науки. 3(12/21): 224–230.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=41487118>
 27. Огай М.А., Ковтун Е.В., Чахирова А.А., Саморядова А.Б., Богатырева З.Н. 2018. Разработка и исследование фитоэкстрактов, содержащих флавоноиды. — Научные результаты биомед. исслед. 4(2): 90–103.
<https://doi.org/10.18413/2313-8955-2018-4-2-0-10>
 28. Базарнова Н.Г., Ступина Л.А., Чернецова Н.В., Захарченко А.В. 2021. Фитохимический анализ астрагала монгольского (*Astragalus mongholicus* Bunge.), культивируемого в Алтайском Приобье. — В сб.: Научный и инновационный потенциал развития производства, переработки и применения эфиромасличных и лекарственных растений: материалы международной научно-практической конференции. Симферополь. С. 40–46.
 29. Bi X.F., Pang J., Shi X.H., Shi H.S. 2017. Study on the difference of some pharmacologically active ingredients in roots, stems and leaves of *Astragalus mongholicus*. — J. Shanxi College of Tradit. Chin. Med. 18(1): 29–31, 34.
 30. Wang H., Liu A., Zhao W., Zhao H., Gong L., Chen E., Cui N., Ji X., Wang S., Jiang H. 2018. Metabolomics research reveals the mechanism of action of astragalus polysaccharide in rats with digestive system disorders. — Molecules. 23(12): 3333.
<https://doi.org/10.3390/molecules23123333>
 31. Gao Y.F., Gao N. 2017. Research progress on physiological active components and pharmacological effects of *Astragalus membranaceus*. — New Agric. 1: 20–21.
<https://doi.org/10.3969/j.issn.1002-4298.2017.01.005>
 32. Chen G.H., Huang W.F. 2008. Research Progress on chemical constituents and pharmacological effects of *Astragalus membranaceus*. — Chin. J. New Drugs. 17(17): 1482–1485.
<https://doi.org/10.3321/j.issn:1003-3734.2008.17.006>
 33. Ai L.Z., Wu Y., Guo B.H., Wang M.Y. 2008. Research progress of astragalus polysaccharide. — Shandong Food Ferment. 1: 39–42.
 34. Liao J.Z., Li C.Y., Huang J., Liu W.P., Chen H.C., Liao S.Y., Chen H., Rui W. 2018. Structure characterization of honey-processed astragalus polysaccharides and its anti-inflammatory activity *in vitro*. — Molecules. 23(1): 168.
<https://doi.org/10.3390/molecules23010168>
 35. Kiyohara H., Uchida T., Takakiwa M., Matsuzaki T., Hada N., Takeda T., Shibata T., Yamada H. 2010. Different contributions of side-chains in β -D-(1 $\rightarrow$ 3,6)-galactans on intestinal Peyer's patch-immunomodulation by polysaccharides from *Astragalus mongholicus* Bunge. — Phytochem. 71(2–3): 280–293.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.10.001>

36. Jin M., Zhao K., Huang Q., Shang P. 2013. Structural features and biological activities of the polysaccharides from *Astragalus membranaceus*. — Int. J. Biol. Macromol. 64: 257–266.
<https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2013.12.002>
37. Sheng Z., Liu J., Yang B. 2021. Structure differences of water soluble polysaccharides in *Astragalus membranaceus* induced by origin and their bioactivity. — Foods. 10(8): 1755.
<https://doi.org/10.3390/foods10081755>
38. Азизов Д.З., Сабурова А., Азизова Д.Ш., Рахманбердыева Р.К. 2019. Полисахариды надземной части *Astragalus babatagensis* L. — Science Time. 2(62): 38–43.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37124064>
39. Jaradat N.A., Zaid A.N., Abuzant A., Khalaf S., Abu-Hassan N. 2017. Phytochemical and biological properties of four *Astragalus* species commonly used in traditional Palestinian medicine. — Eur. J. Integr. Med. 9: 1–8.
<https://doi.org/10.1016/j.eujim.2017.01.008>
40. Сергалиева М.У., Ахадова Д.А. 2018. Количественное определение свободных органических кислот в траве астрагала вздутого. — В сб.: Проблемы эффективного использования научного потенциала общества: материалы международной научно-практической конференции. Стерлитамак. Часть 3. С. 136–138.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32167732&pff=1>
41. Peng Y., Deng X., Yang S.S., Nie W., Tang Y.D. 2023. Progress in mechanism of *Astragalus membranaceus* and its chemical constituents on multiple sclerosis. — Chinese J. Integr. Med. 29(1): 89–95.
<https://doi.org/10.1007/s11655-022-3535-6>
42. Туртмеева Т.А., Николаева Г.Г., Гуляев С.М., Жалсанов Ю.В. 2013. Аминокислотный состав корней *Astragalus membranaceus* (Fish.) Bunge. — Вестн. БГУ. Мед. и фарм. 12: 75–77.
http://journals.bsu.ru/content/pages/157/medicina_farmaciya_2013_12.pdf
43. Samuel A.O., Huang B.T., Chen Y., Guo F.X., Yang D.D., Jin J.Q. 2021. Antioxidant and antibacterial insights into the leaves, leaf tea and medicinal roots from *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. — Sci. Rep. 11: 19625.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-97109-6>
44. Сергалиева М.У., Самогирева М.А., Ахадова Д.А. 2018. Содержание аминокислот в траве Астрагала вздутого. — В сб.: Проблемы эффективного использования научного потенциала общества: материалы международной научно-практической конференции. Стерлитамак. С. 138–142.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32167744&pff=1>
45. Матвиенко У.А., Дурнова Н.А., Караваева Л.В., Романтеева Ю.В. 2021. Аминокислотный состав травы некоторых видов рода *Astragalus* L. — Фармация. 70(4): 20–25.
<https://doi.org/10.29296/25419218-2021-04-03>
46. Wang L., Xiong F., Yang L., Xiao Y., Zhou G. 2021. A seasonal change of active ingredients and mineral elements in root of *Astragalus membranaceus* in the Qinghai-Tibet Plateau. — Biol. Trace Elem. Res. 199(10): 3950–3959.
<https://doi.org/10.1007/s12011-020-02486-0>
47. Somer G., Çalışkan A.C. 2007. Selenium and trace element distribution in *Astragalus* plants: developing a differential pulse polarographic method for their determination. — Turk. J. Chem. 31(4): 411–422.
<https://journals.tubitak.gov.tr/chem/vol31/iss4/3/>
48. Лобанова И.Е., Чанкина О.В. 2012. Элементный состав *Astragalus glycyphyllos*. — Химия раст. сырья. 15(2): 93–99.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18267702>
49. Zhang P., Liu X., Liu H., Wang W., Liu X., Li X., Wu X. 2018. *Astragalus* polysaccharides inhibit avian infectious bronchitis virus infection by regulating viral replication. — Microb. Pathog. 114: 124–128.
<https://doi.org/10.1016/j.micpath.2017.11.026>
50. Xue H., Gan F., Qian G., Hu J., Hao S., Xu J., Chen X., Huang K. 2017. *Astragalus* polysaccharides attenuate PCV2 infection by inhibiting endoplasmic reticulum stress *in vivo* and *in vitro*. — Sci. Rep. 7: 40440.
<https://doi.org/10.1038/srep40440>
51. Xue H., Gan F., Zhang Z., Hu J., Chen X., Huang K. 2015. *Astragalus* polysaccharides inhibits PCV2 replication by inhibiting oxidative stress and blocking NF-κB pathway. — Int. J. Biol. Macromol. 81: 22–30.
<https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2015.07.050>
52. Yang C.M., Han Q.J., Wang K.L., Xu Y.L., Lan J.H., Cao G.T. 2019. *Astragalus* and ginseng polysaccharides improve developmental, intestinal morphological, and immune functional characters of weaned piglets. — Front. Physiol. 10: 418.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00418>
53. Li K., Cao Y.X., Jiao S.M., Du G.H., Du Y.G., Qin X.M. 2020. Structural characterization and immune activity screening of polysaccharides with different molecular weights from *Astragali radix*. — Front. Pharmacol. 11: 582091.
<https://doi.org/10.3389/fphar.2020.582091>
54. Li Y., Hao N., Zou S., Meng T., Tao H., Ming P., Li M., Ding H., Li J., Feng S., Wang X., Wu J. 2018. Immune regulation of RAW264.7 cells *in vitro* by flavonoids from *Astragalus complanatus* via activating the NF-κB signalling pathway. — J. Immunol. Res. Article ID 7948068, 9 p.
<https://doi.org/10.1155/2018/7948068>

55. Сергалиева М.У., Мурталиева В.Х., Сомотруева М.А. 2018. Влияние экстракта астрагала лисьего на фагоцитарную активность нейтрофилов крови в условиях “социального” стресса. — В Сб.: Гармонизация подходов к фармацевтической разработке: тезисы международной научно-практической конференции. М. С. 180–183. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36909908>
56. Шур Ю.В., Шур В.Ю., Пустохаёлов И.В. 2018. Изучение иммуностропной активности экстрактов Астрагала лисьего в аспекте “доза–эффект”. — Астраханский мед. журн. 13(4): 115–123. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37340896>
57. Цибизова А.А., Сергалиева М.У., Мурталиева В.Х., Башикина О.А., Сомотруева М.А. 2022. Иммуностропное действие экстракта астрагала вздутого в условиях экспериментальной депрессии. — Экспер. и клин. фармакол. 85(12): 25–30. <https://doi.org/10.30906/0869-2092-2022-85-12-25-30>
58. Wei W., Li Z.P., Bian Z.X., Han Q.B. 2019. *Astragalus* polysaccharide RAP induces macrophage phenotype polarization to M1 via the Notch signaling pathway. — *Molecules*. 24(10): 2016. <https://doi.org/10.3390/molecules24102016>
59. Zhou L., Liu Z., Wang Z., Yu S., Long T., Zhou X., Bao Y. 2017. *Astragalus* polysaccharides exerts immunomodulatory effects via TLR4-mediated MyD88-dependent signaling pathway *in vitro* and *in vivo*. — *Sci. Rep.* 7: 44822. <https://doi.org/10.1038/srep44822>
60. Chu Y., Fang Y., Chi J., Li J., Zhang D., Zou Y., Wang Z. 2018. *Astragalus* polysaccharides decrease proliferation, migration, and invasion but increase apoptosis of human osteosarcoma cells by up-regulation of microRNA-133a. — *Braz. J. Med. Biol. Res.* 51(12): e7665. <https://doi.org/10.1590/1414-431X20187665>
61. Zhou Y., Hong T., Tong L., Liu W., Yang X., Luo J., Wang F., Jian Li J., Yan L. 2018. *Astragalus* polysaccharide combined with 10-hydroxycamptothecin inhibits metastasis in non-small cell lung carcinoma cell lines via the MAP4K3/mTOR signaling pathway. — *Int. J. Mol. Med.* 42(6): 3093–3104. <https://doi.org/10.3892/ijmm.2018.3868>
62. Wu T.H., Yeh K.Y., Wang C.H., Wang H., Li T. L., Chan Y.L., Wu C.J. 2019. The combination of *Astragalus membranaceus* and *Angelica sinensis* inhibits lung cancer and cachexia through its immunomodulatory function. — *J. Oncol.* Article ID 9206951, 15 p. <https://doi.org/10.1155/2019/9206951>
63. Zhou R., Chen H., Chen J., Chen X., Wen Y., Xu L. 2018. Extract from *Astragalus membranaceus* inhibit breast cancer cells proliferation via PI3K/AKT/mTOR signaling pathway. — *BMC Complement. Altern. Med.* 18: 83. <https://doi.org/10.1186/s12906-018-2148-2>
64. Liu C., Li H., Wang K., Zhuang J., Chu F., Gao C., Liu L., Feng F., Zhou C., Zhang W., Sun C. 2019. Identifying the antiproliferative effect of *Astragalus* polysaccharides on breast cancer: Coupling network pharmacology with targetable screening from the cancer genome atlas. — *Front. Oncol.* 9: 368. <https://doi.org/10.3389/fonc.2019.00368>
65. Jiang K., Lu Q., Li Q., Ji Y., Chen W., Xue X. 2017. Astragaloside IV inhibits breast cancer cell invasion by suppressing Vav3 mediated Rac1/MAPK signaling. — *Int. Immunopharmacol.* 42: 195–202. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2016.10.001>
66. Graziani V., Esposito A., Scognamiglio M., Chambery A., Russo R., Ciardiello F., Troiani T., Potenza N., Fiorentino A., D'Abrosca B. 2019. Spectroscopic characterization and cytotoxicity assessment towards human colon cancer cell lines of acylated cycloartane glycosides from *Astragalus boeticus* L. — *Molecules*. 24(9): 1725. <https://doi.org/10.3390/molecules24091725>
67. Zhang Y.M., Liu, Y.Q., Liu D., Zhang L., Qin J., Zhang Z., Su Y., Yan C., Luo Y.L., Li J., Xie X., Guan Q. 2019. The effects of *Astragalus* polysaccharide on bone marrow-derived mesenchymal stem cell proliferation and morphology induced by A549 lung cancer cells. — *Med. Sci. Monit.* 25: 4110–4121. <https://doi.org/10.12659/MSM.914219>
68. Phacharapiyangkul N., Wu L.H., Lee W.Y., Kuo Y.H., Wu Y.J., Liou H.P., Tsai Y.E., Lee C.H. 2019. The extracts of *Astragalus membranaceus* enhance chemosensitivity and reduce tumor indoleamine 2,3-dioxygenase expression. — *Int. J. Med. Sci.* 16(8): 1107. <https://doi.org/10.7150/ijms.33106>
69. Zhou Z., Meng M., Ni H. 2017. Chemosensitizing effect of *Astragalus* polysaccharides on nasopharyngeal carcinoma cells by inducing apoptosis and modulating expression of Bax/Bcl-2 ratio and caspases. — *Med. Sci. Monit.* 23: 462–469. <https://doi.org/10.12659/msm.903170>
70. Li K., Li S., Wang D., Li X., Wu X., Liu X., Du G., Li X., Qin X., Du Y. 2019. Extraction, characterization, antitumor and immunological activities of hemicellulose polysaccharide from *Astragalus radix* herb residue. — *Molecules*. 24(20): 3644. <https://doi.org/10.3390/molecules24203644>
71. Ou L., Wei P., Li M., Gao F. 2019. Inhibitory effect of *Astragalus* polysaccharide on osteoporosis in ovariectomized rats by regulating FoxO3a/Wnt signaling pathway. — *Acta Cir. Bras.* 34(05): e201900502. <https://doi.org/10.1590/s0102-865020190050000002>

72. Chai Y., Pu X., Wu Y., Tian X., Li Q., Zeng F., Wang J., Gao J., Gong H., Chen Y. 2021. Inhibitory effect of *Astragalus membranaceus* on osteoporosis in SAMP6 mice by regulating vitaminD/FGF23/Klotho signaling pathway. — *Bioengineered*. 12(1): 4464–4474.
<https://doi.org/10.1080/21655979.2021.1946633>
73. Sun S., Yang S., Dai M., Jia X., Wang Q., Zhang Z., Mao Y. 2017. The effect of *Astragalus* polysaccharides on attenuation of diabetic cardiomyopathy through inhibiting the extrinsic and intrinsic apoptotic pathways in high glucose-stimulated H9C2 cells. — *BMC Complement. Altern. Med.* 17: 310.
<https://doi.org/10.1186/s12906-017-1828-7>
74. Chen W., Sun Q., Ju J., Chen W., Zhao X., Zhang Y., Yang Y. 2018. Effect of *Astragalus* polysaccharides on cardiac dysfunction in db/db mice with respect to oxidant stress. — *BioMed. Res. Int.* Article ID 8359013, 10 p.
<https://doi.org/10.1155/2018/8359013>
75. Mao Z.J., Lin M., Zhan X., Qin L.P. 2019. Combined use of astragalus polysaccharide and berberine attenuates insulin resistance in IR-HepG2 cells via regulation of the gluconeogenesis signaling pathway. — *Front. Pharmacol.* 10: 1508.
<https://doi.org/10.3389/fphar.2019.01508>
76. Zhai R., Jian G., Chen T., Xie L., Xue R., Gao C., Wang N., Xu Y., Gui D. 2019. *Astragalus membranaceus* and *Panax notoginseng*, the novel renoprotective compound, synergistically protect against podocyte injury in streptozotocin-induced diabetic rats. — *J. Diabetes Res.* Article ID 1602892, 14 p.
<https://doi.org/10.1155/2019/1602892>
77. Zhang R., Qin X., Zhang T., Li Q., Zhang J., Zhao J. 2018. *Astragalus* polysaccharide improves insulin sensitivity via AMPK activation in 3T3-L1 adipocytes. — *Molecules*. 23(10): 2711.
<https://doi.org/10.3390/molecules23102711>
78. Wei Z., Weng S., Wang L., Mao Z. 2018. Mechanism of *Astragalus polysaccharides* in attenuating insulin resistance in rats with type 2 diabetes mellitus via the regulation of liver microRNA-203a-3p. — *Mol. Med. Rep.* 17(1): 1617–1624.
<https://doi.org/10.3892/mmr.2017.8084>
79. Rawal S., Munasinghe P.E., Shindikar A., Paulin J., Cameron V., Manning P., Williams M.J., Jones G.T., Bunton R., Galvin I., Katare R. 2017. Down-regulation of proangiogenic microRNA-126 and microRNA-132 are early modulators of diabetic cardiac microangiopathy. — *Cardiovasc. Res.* 113(1): 90–101.
<https://doi.org/10.1093/cvr/cvw235>
80. Meng X., Wei M., Wang D., Qu X., Zhang K., Zhang N., Li X. 2020. *Astragalus* polysaccharides protect renal function and affect the TGF- β /Smad signaling pathway in streptozotocin-induced diabetic rats. — *J. Int. Med. Res.* 48(5).
<https://doi.org/10.1177/0300060520903612>
81. Zhang G., Fang H., Li Y., Xu J., Zhang D., Sun Y., Zhou L., Zhang H. 2019. Neuroprotective effect of *Astragalus* polysaccharin on streptozotocin (STZ)-induced diabetic rats. — *Med. Sci. Monit.* 25: 135–141.
<https://doi.org/10.12659/MSM.912213>
82. Pan R., Zhou M., Zhong Y., Xie J., Ling S., Tang X., Huang Y., Chen H. 2019. The combination of *Astragalus membranaceus* extract and ligustrazine to improve the inflammation in rats with thrombolytic cerebral ischemia. — *Int. J. Immunopathol. Pharmacol.* 33(8): 2058738419869055.
<https://doi.org/10.1177/2058738419869055>
83. Dou B., Li S., Wei L., Wang L., Zhu S., Wang Z., Ke Z., Chen K., Wang Z. 2021. Astragaloside IV suppresses post-ischemic natural killer cell infiltration and activation in the brain: involvement of histone deacetylase inhibition. — *Front. Med.* 15(1): 79–90.
<https://doi.org/10.1007/s11684-020-0783-8>
84. Du S.J., Zhang Y., Zhao Y.M., Dong Y.J., Tang J.L., Zhou X.H., Gao W.J. 2021. Astragaloside IV attenuates cerebral ischemia-reperfusion injury in rats through the inhibition of calcium-sensing receptor-mediated apoptosis. — *Int. J. Mol. Med.* 47(1): 302–314.
<https://doi.org/10.3892/ijmm.2020.4777>
85. Yu J., Ji H.Y., Liu A.J. 2018. Alcohol-soluble polysaccharide from *Astragalus membranaceus*: Preparation, characteristics and antitumor activity. — *Int. J. Biol. Macromol.* 118(B): 2057–2064.
<https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.07.073>
86. Cui Y., Wang Q., Sun R., Guo L., Wang M., Jia J., Wu R. 2018. *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge repairs intestinal mucosal injury induced by LPS in mice. — *BMC Complement. Altern. Med.* 18: 230.
<https://doi.org/10.1186/s12906-018-2298-2>
87. Adesso S., Russo R., Quaroni A., Autore G., Marzocco S. 2018. *Astragalus membranaceus* extract attenuates inflammation and oxidative stress in intestinal epithelial cells via NF- κ B activation and Nrf2 response. — *Int. J. Mol. Sci.* 19(3): 800.
<https://doi.org/10.3390/ijms19030800>
88. Li S., Qi Y., Ren D., Qu D., Sun Y. 2020. The structure features and improving effects of polysaccharide from *Astragalus membranaceus* on antibiotic-associated diarrhea. — *Antibiotics*. 9(1): 8.
<https://doi.org/10.3390/antibiotics9010008>

89. Qiao H., Zhang L., Shi H., Song Y., Bian C. 2018. *Astragalus* affects fecal microbial composition of young hens as determined by 16S rRNA sequencing. — AMB Express. 8: 70.
<https://doi.org/10.1186/s13568-018-0600-9>
90. Wang H., Liu A., Zhao W., Zhao H., Gong L., Chen E., Cui N., Ji X., Wang S., Jiang H. 2018. Metabolomics research reveals the mechanism of action of *Astragalus* polysaccharide in rats with digestive system disorders. — Molecules. 23(12): 3333.
<https://doi.org/10.3390/molecules23123333>
91. Сальникова Н.А., Шур Ю.В., Цибизова А.А., Коновалов Д.А. 2019. Скрининг антимикробной активности экстракта травы Астрагала лисьего (*Astragalus vulpinus* Willd.). — Астраханский мед. журн. 14(4): 52–60.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=41863920>
92. Шур Ю.В., Паршина А.С. 2020. Пилотные исследования противомикробных свойств извлечения из травы астрагала лисьего. — Заметки ученого. 12: 124–126.
<http://nauka-prioritet.ru/wp-content/uploads/2021/01/Декабрь-2020-12.pdf>
93. Паршина А.С., Давгаева Д.Х., Панина Е.С., Шур Ю.В. 2020. Исследование антимикробной активности извлечения из травы астрагала лисьего в опыте *in vitro*. — В сб.: Фундаментальные и прикладные научные исследования: актуальные вопросы, достижения и инновации: статьи XL международной научно-практической конференции. Пенза. С. 291–293.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=44454366&pff=1>
94. Guo L., Sun Y., Ping X., Liu J., Wang X., Qin N. 2022. Chemical composition and antibacterial activity of ethyl acetate extract of *Astragalus membranaceus* aerial parts. — J. Food Saf. 42(1): e12947.
<https://doi.org/10.1111/jfs.12947>
95. Платаева А.К., Заворотная М.В., Кустова Т.С., Карпенюк Т.А., Гончарова А.В. 2017. Изучение антибактериальной и антиоксидантной активности суммарных растительных экстрактов и составленных из них комплексов. — Вестн. КНУ. Сер. биол. 2(71): 63–74.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=35147934>
96. Sharifi-Rad M., Pohl P., Epifano F., Álvarez-Suarez J.M. 2020. Green synthesis of silver nanoparticles using *Astragalus tribuloides* Delile. root extract: Characterization, antioxidant, antibacterial, and anti-inflammatory activities. — Nanomaterials 10(12): 2383.
<https://doi.org/10.3390/nano10122383>
97. Khan F.U., Khan Z.U.H., Ma J., Khan A.U., Sohail M., Chen Y., Yang Y., Pan X. 2021. An *Astragalus membranaceus* based eco-friendly biomimetic synthesis approach of ZnO nanoflowers with an excellent antibacterial, antioxidant and electrochemical sensing effect. — Mater. Sci. Eng. C. 118: 111432.
<https://doi.org/10.1016/j.msec.2020.111432>
98. Матвиенко У.А., Ходакова Н.Г., Дурнова Н.А. 2022. Скрининг антимикробной активности водных и водно-спиртовых извлечений из травы четырех видов *Astragalus* L. — Традиционная мед. 1(67): 51–55.
https://doi.org/10.54296/18186173_2022_1_51
99. Березуцкий М.А., Дурнова Н.А., Власова Я.А. 2019. Экспериментальные и клинические исследования механизмов антивозрастных эффектов химических соединений *Astragalus membranaceus* (обзор литературы). — Успехи геронтол. 32(5): 702–710. <https://elibrary.ru/item.asp?id=41486637>
100. Guinobert I., Blondeau C., Colicchio B., Oudrhiri N., Dieterlen A., Jeandidier E., Deschenes G., Bardot V., Cotte C., Ripoché I., Carde P., Berthomier L., M'Kacher R. 2020. The use of natural agents to counteract telomere shortening: effects of a multi-component extract of *Astragalus mongholicus* Bunge and danazol. — Biomedicines. 8(2): 31.
<https://doi.org/10.3390/biomedicines8020031>
101. Енукашвили Н.И., Скажина М.А., Чубарь А.В., Машутин А.Б. 2020. Влияние геропротекторов астрагалозида IV, цитоастрагенола и пептидного комплекса “Тимовиаль–Эпивиаль” на длину теломер и активность теломиразы в мезенхимных стромальных клетках и стареющих фибробластах человека. — Цитология. 61(11): 855–863.
<https://doi.org/10.1134/S0041377119110014>
102. Selim A.M., Nooh M.M., El-Sawalhi M.M., Ismail N.A. 2020. Amelioration of age-related alterations in rat liver: Effects of curcumin C3 complex, *Astragalus membranaceus* and blueberry. — Exp. Gerontol. 137: 110982.
<https://doi.org/10.1016/j.exger.2020.110982>
103. Yang F., Xiu M., Yang S., Li X., Tuo W., Su Y., Liu Y. 2021. Extension of *Drosophila* lifespan by *Astragalus polysaccharide* through a mechanism dependent on antioxidant and insulin/IGF-1 signaling. — Evid. Based Complementary Altern. Med. Article ID 6686748, 12 p.
<https://doi.org/10.1155/2021/6686748>
104. Zhang J., Qiao Y., Li D., Hao S., Zhang F., Zhang X., Li A., Qin X. 2022. Aqueous extract from *Astragalus membranaceus* can improve the function degradation and delay aging on *Drosophila melanogaster* through antioxidant mechanism. — Rejuvenation Res. 25(4): 181–190.
<https://doi.org/10.1089/rej.2021.0081>

Chemical Composition and Therapeutic Effects of Some *Astragalus* (Fabaceae) Species

N. K. Klichkhanov^a, *, M. N. Suleimanova^a

^aDagestan State University, Makhachkala, Russia

*e-mail: klich-khan@mail.ru

Abstract—The review integrates information on the studies of component composition and biological activity of some *Astragalus* L. (Fabaceae) species published over the last 5–7 years. The aerial and underground parts of 34 *Astragalus* species contain triterpene saponins, flavonoids, polisaccharides, tannins, free organic acids, higher fatty acids, vitamins, trace elements, and other constituents. Among *Astragalus* species, the best studied in relation to component composition and biological activity is *A. membranaceus* (Fisch.) Bunge. *In vitro* and *in vivo* experimental studies suggest that total amount of bioactive substances, fractions of and individual compounds extracted from different parts of *A. membranaceus* and *A. membranaceus* var. *mongholicus* exhibit anti-inflammatory, immunomodulatory, antioxidant, anticancer, cardioprotective, and hepatoprotective activity. The composition and biological effects of other *Astragalus* species have been little studied. The review synthesizes recent advances in the studies of new compounds extracted from *Astragalus* species, and on their biological activity.

Keywords: *Astragalus*, biologically active substances, therapeutic effects, clinical application

REFERENCES

1. Rundel P.W., Huggins T.R., Prigge B.A., Rasoul Sharifi M. 2015. Rarity in *Astragalus*: a California perspective. — *Aliso*. 33(2): 111–120.
<https://doi.org/10.5642/aliso.20153302.04>
2. Durazzo A., Nazhand A., Lucarini M., Silva A.M., Souto S.B., Guerra F., Severino P., Zaccardelli M., Souto E.B., Santini A. 2021. *Astragalus* (*Astragalus membranaceus* Bunge): botanical, geographical, and historical aspects to pharmaceutical components and beneficial role. — *Rend. Lincei Sci. Fis. Nat.* 32(3): 625–642.
<https://doi.org/10.1007/s12210-021-01003-2>
3. Yang L.P., Shen J.G., Xu W.C., Li J., Jiang J.Q. 2013. Secondary metabolites of the genus *Astragalus*: structure and biological activity update. — *Chem. Biodivers.* 10(6): 1004–1054.
<https://doi.org/10.1002/cbdv.201100444>
4. Guo Z., Lou Y., Kong M., Luo Q., Liu Z., Wu J. 2019. A systematic review of phytochemistry, pharmacology and pharmacokinetics on *Astragali* radix: Implications for *Astragali* radix as a personalized medicine. — *Int. J. Mol. Sci.* 20(6): 1463.
<https://doi.org/10.3390/ijms20061463>
5. Zhang Ch., Yang X., Wei J.R., Chen N.M.H., Xu J.P., Bi Y.Q., Yang M., Gong X., Li Z.Y., Ren K., Han Q.H., Zhang L., Li X., Ji M.Y., Wang C.C., Li M.H. 2021. Ethnopharmacology, phytochemistry, pharmacology, toxicology and clinical applications of *Radix Astragali*. — *Chin. J. Integr. Med.* 27: 229–240.
<https://doi.org/10.1007/s11655-019-3032-8>
6. Ionkova I., Shkondrov A., Zarev Y., Kozuharova E., Krasteva I. 2022. Anticancer secondary metabolites: from ethnopharmacology and identification in native complexes to biotechnological studies in species of genus *Astragalus* L. and *Gloriosa* L. — *Curr. Issues Mol. Biol.* 44(9): 3884–3904.
<https://doi.org/10.3390/cimb44090267>
7. Berezutskii M.A., Yakubova L.R., Durnova N.A., Romanteyeva Yu.V., Belonogova Yu.V., Komarova E.E., Sheremet'eva A.S. 2020. Drugs based on *Astragalus* extract and their pharmacological properties (review). — *Khimiko-Farmatsevticheskii Zhurnal*. 54(4): 20–25. (In Russian)
<https://doi.org/10.30906/0023-1134-2020-54-4-20-25>
8. Pozdnyakova T.A., Bubenchikov R.A. 2017. *Astragalus glycyphyllos*. Fatty and organic acids. — *Permskij medicinskij zhurnal*. 34(1): 90–94. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28435439>
9. Sergaliyeva M.U., Barskova N.A. 2017. *Astragalus vulpinus* Willd. is a source of biologically active agents. — *Astrakhan Medical Journal*. 12(1): 56–63. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=29841822>
10. Bogatyreva Z.N. 2014. Prospects of use of the grass of *Astragal* serpoplodny in medicine. — *Fundamental research*. (12–10): 2154–2156. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=22940466>

11. Pozdnyakova T.A., Bubenchikov R.A. 2021. [Evaluation of the concentration of tannins in the herb of *Astragalus cicer*]. – Cardiovascular Therapy and Prevention (Russian). 20(S1): 70. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=45556855>
12. Shur Ju.V., Lacy E.S., Grechukhina M.I., Samotrueva M.A. 2017. Comparative analysis of the content of substitute substances in the ferries of *Astragalus physocarpus* and *Astragalus dolichophyllus*. – In: [Innovative development of modern science: problems, observations, prospects. Proc. IV Int. Sci. Conf. Part 1.]. Penza. P. 218–221. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=30367395&pff=1>
13. Pozdnyakova T.A., Bubenchikov R.A. 2017. The study of elemental composition of the herb *Astragalus albicaulis* DC. – In: [Scientific forum: medicine, biology and chemistry. Proc. VI Sci. Conf.]. Moscow. V. 4(6). P. 55–60. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=29837867&pff=1>
14. Matvienko Yu.A., Durnova N.A. 2021. [Antioxidant activity of promising wild species of the genus *Astragalus* L.] – In: [Free radicals, antioxidants and aging]. Astrakhan. P. 66–68. (In Russian)
15. Shur Yu.V., Sal'nikova D.A. 2021. Macroscopic analysis and determination of the quantitative content of the sum of saponins in the herb of *Astragalus dolichophyllus* Pall. – Zаметki Uchenogo. 7(1): 175–179. (In Russian)
<http://nauka-prioritet.ru/wp-content/uploads/2021/07/Июнь-2021-7-часть-1.pdf>
16. Akhadova D.A., Gejdarova A.E., Yasyayvskaya A.L., Sergalieva M.U. 2017. [The study of the content of biologically active substances in the herb *Astragalus virgatus/varius*]. – In: [Youth, Science, Medicine. Proc. 63-rd Students Sci. Conf.]. Tver. P. 626–629.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=29812477&pff=1> (In Russian)
17. Li Y., Guo S., Zhu Y., Yan H., Qian D.W., Wang H.Q., Yu J.Q., Duan J.A. 2019. Comparative analysis of twenty-five compounds in different parts of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* and *Astragalus membranaceus* by UPLC-MS/MS. – J. Pharm. Anal. 9(6): 392–399.
<https://doi.org/10.1016/j.jpha.2019.06.002>
18. Ghasemian-Yadegari J., Hamedeyazdan S., Nazemiyeh H., Fathiazad F. 2019. Evaluation of phytochemical, antioxidant and antibacterial activity on *Astragalus chrysostachys* Boiss. roots. – Iran. J. Pharm. Res. 18(4): 1902–1911.
<https://doi.org/10.22037/ijpr.2019.1100855>
19. Li X., Qu L., Dong Y., Han L., Liu E., Fang S., Zhang Y., Wang T. 2014. A review of recent research progress on the *Astragalus* genus. – Molecules. 19(11): 18850–18880.
<https://doi.org/10.3390/molecules191118850>
20. Babich O., Prosekov A., Zaushintsena A., Sukhikh A., Dyshlyuk L., Ivanova S. 2019. Identification and quantification of phenolic compounds of Western Siberia *Astragalus danicus* in different regions. – Heliyon. 5(8): e02245.
<https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02245>
21. Shishmareva T.M., Shishmarev V.M., Olennikov D.N. 2022. Chemical composition of *Astragalus propinquus* (Leguminosae) roots originated from Buryatia. – Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 4: 197–208.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.20220411443> (In Russian)
22. Vasilev H., Ross S., Šmejkal K., Maršík P., Jankovská D., Havlík J., Veselý O. 2019. Flavonoid glycosides from endemic Bulgarian *Astragalus aitosensis* (Ivanisch.). – Molecules. 24(7): 1419.
<https://doi.org/10.3390/molecules24071419>
23. Butkutė B., Dagilytė A., Benetis R., Padarauskas A., Cesevičienė J., Olšauskaitė V., Lemežienė N. 2018. Mineral and phytochemical profiles and antioxidant activity of herbal material from two temperate *Astragalus* species. – BioMed. Res. Int. Article ID 6318630, 11 p.
<https://doi.org/10.1155/2018/6318630>
24. Sarikurkcü C., Sahinler S.S., Tepe B. 2020. *Astragalus gymnolobus*, *A. leporinus* var. *hirsutus*, and *A. onobrychis*: phytochemical analysis and biological activity. – Ind. Crops Prod. 150: 112366.
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112366>
25. Kotsupiy O.V., Shemetova T.A., Petruk A.A. 2019. Flavonolglycoside of some siberian species of the section *Xiphidium* Bunge of the genus *Astragalus*. – Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 2: 67–72. (In Russian)
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2019024263>
26. Hozhambergenova P. 2019. [Phytochemical investigations and prospects for the use of physiologically active substances of *Astragalus chiwensis* and *Astragalus contortuplicatus* in medical practice]. – Vestnik Nauki. 3(12/21): 224–230. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=41487118>
27. Ogay M.A., Kovtun E.V., Chakhirova A.A., Samoryadova A.B., Bogatyreva Z.N. 2018. Development and investigation of phytoextracts containing flavonoids. – Research Result. Medicine and Pharmacy. 4(2): 90–103. (In Russian)
<https://doi.org/10.18413/2313-8955-2018-4-2-0-10>
28. Bazarnova N.A., Stupina L.A., Chernetsova N.V., Zakharchenko A.V. 2021. Phytochemical analysis of *Astragalus mongholicus* Bunge. cultivated in the Altai Ob River region. – In: [Scientific and innovative potential for the development of production, processing and the use of essential oils and medicinal plants]. Simferopol'. P. 40. (In Russian)
29. Bi X.F., Pang J., Shi X.H., Shi H.S. 2017. Study on the Difference of Some Pharmacologically active ingredients in roots, stems and leaves of *Astragalus mongholicus*. – J. Shanxi College of Tradit. Chin. Med. 18(1): 29–31, 34.

30. Wang H., Liu A., Zhao W., Zhao H., Gong L., Chen E., Cui N., Ji X., Wang S., Jiang H. 2018. Metabolomics research reveals the mechanism of action of astragalus polysaccharide in rats with digestive system disorders. — *Molecules*. 23(12): 3333. <https://doi.org/10.3390/molecules23123333>
31. Gao Y.F., Gao N. 2017. Research progress on physiological active components and pharmacological effects of *Astragalus membranaceus*. — *New Agric.* 1: 20–21. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1002-4298.2017.01.005>
32. Chen G.H., Huang W.F. 2008. Research Progress on chemical constituents and pharmacological effects of *Astragalus membranaceus*. — *Chin. J. New Drugs*. 17(17): 1482–1485. <https://doi.org/10.3321/j.issn:1003-3734.2008.17.006>
33. Ai L.Z., Wu Y., Guo B.H., Wang M.Y. 2008. Research progress of astragalus polysaccharide. — *Shandong Food Ferment.* 1: 39–42.
34. Liao J.Z., Li C.Y., Huang J., Liu W.P., Chen H.C., Liao S.Y., Chen H., Rui W. 2018. Structure characterization of honey-processed astragalus polysaccharides and its anti-inflammatory activity *in vitro*. — *Molecules*. 23(1): 168. <https://doi.org/10.3390/molecules23010168>
35. Kiyohara H., Uchida T., Takakiwa M., Matsuzaki T., Hada N., Takeda T., Shibata T., Yamada H. 2010. Different contributions of side-chains in β -D-(1 $\rightarrow$ 3,6)-galactans on intestinal Peyer's patch-immunomodulation by polysaccharides from *Astragalus mongholicus* Bunge. — *Phytochem.* 71(2–3): 280–293. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.10.001>
36. Jin M., Zhao K., Huang Q., Shang P. 2013. Structural features and biological activities of the polysaccharides from *Astragalus membranaceus*. — *Int. J. Biol. Macromol.* 64: 257–266. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2013.12.002>
37. Sheng Z., Liu J., Yang B. 2021. Structure differences of water soluble polysaccharides in *Astragalus membranaceus* induced by origin and their bioactivity. — *Foods*. 10(8): 1755. <https://doi.org/10.3390/foods10081755>
38. Azizov D.Z., Saburova A., Azizova D.Sh., Rahmanberdyeva R.K. 2019. Polysaccharides of the aerial part *Astragalus babatagensis* L. — *Science Time*. 2(62): 38–43. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37124064>
39. Jaradat N.A., Zaid A.N., Abuzant A., Khalaf S., Abu-Hassan N. 2017. Phytochemical and biological properties of four *Astragalus* species commonly used in traditional Palestinian medicine. — *Eur. J. Integr. Med.* 9: 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.eujim.2017.01.008>
40. Sergaliev M.U., Ahadova D.A. 2018. [Quantitative determination of free organic acids in *Astragalus physodes* herb]. — In: [Problems of effective use of the scientific potential. Proc. of Int. Sci. Conf.]. Part. 3. Sterlitamak. P. 136–138. (In Russian). <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32167732&pff=1>
41. Peng Y., Deng X., Yang S.S., Nie W., Tang Y.D. 2023. Progress in mechanism of *Astragalus membranaceus* and its chemical constituents on multiple sclerosis. — *Chinese J. Integr. Med.* 29(1): 89–95. <https://doi.org/10.1007/s11655-022-3535-6>
42. Turtueva T.A., Nikolaeva G.G., Gulyaev S.M., Zhalsanov Y.V. 2013. Amino acid composition of *Astragalus membranaceus* (Fish.) Bunge roots. — *BSU bulletin. Medicine and pharmacy*. 12: 75–77. (In Russian) http://journals.bsu.ru/content/pages/157/medicina._farmaciya._2013_12.pdf
43. Samuel A.O., Huang B.T., Chen Y., Guo F.X., Yang D.D., Jin J.Q. 2021. Antioxidant and antibacterial insights into the leaves, leaf tea and medicinal roots from *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. — *Sci. Rep.* 11: 19625. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97109-6>
44. Sergaliev M.U., Samotrueva M.A., Ahadova D.A. 2018. [The content of amino acids in the herb of *Astragalus physodes*]. — In: [Problems of the effective use of the scientific potential of society. Proc. of Int. Sci. Conf.]. Part 3. Sterlitamak. P. 138–142. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32167744&pff=1>
45. Matvienko Yu.A., Durnova N.A., Karavaeva L.V., Romanteeva Y.V. 2021. The amino acid composition of the herb of some *Astragalus* L. species. — *Pharmacy*. 70(4): 20–25. (In Russian) <https://doi.org/10.29296/25419218-2021-04-03>
46. Wang L., Xiong F., Yang L., Xiao Y., Zhou G. 2021. A seasonal change of active ingredients and mineral elements in root of *Astragalus membranaceus* in the Qinghai-Tibet Plateau. — *Biol. Trace Elem. Res.* 199(10): 3950–3959. <https://doi.org/10.1007/s12011-020-02486-0>
47. Somer G., Çalışkan A.C. 2007. Selenium and trace element distribution in *Astragalus* plants: developing a differential pulse polarographic method for their determination. — *Turk. J. Chem.* 31(4): 411–422. <https://journals.tubitak.gov.tr/chem/vol31/iss4/3/>
48. Lobanova I.E., Chankina O.V. 2012. Element composition of *Astragalus glycyphyllos*. — *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja*. (2): 93–99. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18267702>

49. Zhang P., Liu X., Liu H., Wang W., Liu X., Li X., Wu X. 2018. *Astragalus* polysaccharides inhibit avian infectious bronchitis virus infection by regulating viral replication. — Microb. Pathog. 114: 124–128.
<https://doi.org/10.1016/j.micpath.2017.11.026>
50. Xue H., Gan F., Qian G., Hu J., Hao S., Xu J., Chen X., Huang K. 2017. *Astragalus* polysaccharides attenuate PCV2 infection by inhibiting endoplasmic reticulum stress *in vivo* and *in vitro*. — Sci. Rep. 7: 40440.
<https://doi.org/10.1038/srep40440>
51. Xue H., Gan F., Zhang Z., Hu J., Chen X., Huang K. 2015. *Astragalus* polysaccharides inhibits PCV2 replication by inhibiting oxidative stress and blocking NF- κ B pathway. — Int. J. Biol. Macromol. 81: 22–30.
<https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2015.07.050>
52. Yang C.M., Han Q.J., Wang K.L., Xu Y.L., Lan J.H., Cao G.T. 2019. *Astragalus* and ginseng polysaccharides improve developmental, intestinal morphological, and immune functional characters of weaned piglets. — Front. Physiol. 10: 418.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00418>
53. Li K., Cao Y.X., Jiao S.M., Du G.H., Du Y.G., Qin X.M. 2020. Structural characterization and immune activity screening of polysaccharides with different molecular weights from *Astragali radix*. — Front. Pharmacol. 11: 582091.
<https://doi.org/10.3389/fphar.2020.582091>
54. Li Y., Hao N., Zou S., Meng T., Tao H., Ming P., Li M., Ding H., Li J., Feng S., Wang X., Wu J. 2018. Immune regulation of RAW264.7 cells *in vitro* by flavonoids from *Astragalus complanatus* via activating the NF- κ B signalling pathway. — J. Immunol. Res. Article ID 7948068, 9 p.
<https://doi.org/10.1155/2018/7948068>
55. Sergalieva M.U., Murtalieva V.H., Samotrueva M.A. 2018. [The influence of *Astragalus vulpinus* extract on the phagocytic activity of blood neutrophils under “social” stress]. — In: [Harmonization of approaches to pharmaceutical development. Proc. of Int. Conf.]. Moscow. P. 180–183. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36909908>
56. Shur Y.V., Shur V.Y., Pustokhailov I.V. 2018. Studying immunotropic activity of extracts of *Astragalus vulpinus* in the aspect of “dose–effect”. — Astrakhan Medical J 13(4): 115–123. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37340896>
57. Tsibizova A.A., Sergalieva M.U., Murtalieva V.Kh., Bashkina O.A., Samotrueva M.A. 2022. The immunotropic effect of *Astragalus physodes* extract under conditions of experimental depression. — Éksperimentalnaya i Klinicheskaya Farmakologiya. 85(12): 25–30. (In Russian)
<https://doi.org/10.30906/0869-2092-2022-85-12-25-30>
58. Wei W., Li Z.P., Bian Z.X., Han Q.B. 2019. *Astragalus* polysaccharide RAP induces macrophage phenotype polarization to M1 via the Notch signaling pathway. — Molecules. 24(10): 2016.
<https://doi.org/10.3390/molecules24102016>
59. Zhou L., Liu Z., Wang Z., Yu S., Long T., Zhou X., Bao Y. 2017. *Astragalus* polysaccharides exerts immunomodulatory effects via TLR4-mediated MyD88-dependent signaling pathway *in vitro* and *in vivo*. — Sci. Rep. 7: 44822.
<https://doi.org/10.1038/srep44822>
60. Chu Y., Fang Y., Chi J., Li J., Zhang D., Zou Y., Wang Z. 2018. *Astragalus* polysaccharides decrease proliferation, migration, and invasion but increase apoptosis of human osteosarcoma cells by up-regulation of microRNA-133a. — Braz. J. Med. Biol. Res. 51(12): e7665.
<https://doi.org/10.1590/1414-431X20187665>
61. Zhou Y., Hong T., Tong L., Liu W., Yang X., Luo J., Wang F., Jian Li J., Yan L. 2018. *Astragalus* polysaccharide combined with 10-hydroxycamptothecin inhibits metastasis in non-small cell lung carcinoma cell lines via the MAP4K3/mTOR signaling pathway. — Int. J. Mol. Med. 42(6): 3093–3104.
<https://doi.org/10.3892/ijmm.2018.3868>
62. Wu T.H., Yeh K.Y., Wang C.H., Wang H., Li T.L., Chan Y.L., Wu C.J. 2019. The combination of *Astragalus membranaceus* and *Angelica sinensis* inhibits lung cancer and cachexia through its immunomodulatory function. — J. Oncol. Article ID 9206951, 15 p.
<https://doi.org/10.1155/2019/9206951>
63. Zhou R., Chen H., Chen J., Chen X., Wen Y., Xu L. 2018. Extract from *Astragalus membranaceus* inhibit breast cancer cells proliferation via PI3K/AKT/mTOR signaling pathway. — BMC Complement. Altern. Med. 18: 83.
<https://doi.org/10.1186/s12906-018-2148-2>
64. Liu C., Li H., Wang K., Zhuang J., Chu F., Gao C., Liu L., Feng F., Zhou C., Zhang W., Sun C. 2019. Identifying the antiproliferative effect of *Astragalus* polysaccharides on breast cancer: Coupling network pharmacology with targetable screening from the cancer genome atlas. — Front. Oncol. 9: 368.
<https://doi.org/10.3389/fonc.2019.00368>
65. Jiang K., Lu Q., Li Q., Ji Y., Chen W., Xue X. 2017. Astragaloside IV inhibits breast cancer cell invasion by suppressing Vav3 mediated Rac1/MAPK signaling. — Int. Immunopharmacol. 42: 195–202.
<https://doi.org/10.1016/j.intimp.2016.10.001>
66. Graziani V., Esposito A., Scognamiglio M., Chambery A., Russo R., Ciardiello F., Troiani T., Potenza N., Fiorentino A., D'Abrosca B. 2019. Spectroscopic characterization and cytotoxicity assessment towards human colon cancer cell lines

- of acylated cycloartane glycosides from *Astragalus boeticus* L. — *Molecules*. 24(9): 1725.
<https://doi.org/10.3390/molecules24091725>
67. Zhang Y.M., Liu, Y.Q., Liu D., Zhang L., Qin J., Zhang Z., Su Y., Yan C., Luo Y.L., Li J., Xie X., Guan Q. 2019. The effects of Astragalus polysaccharide on bone marrow-derived mesenchymal stem cell proliferation and morphology induced by A549 lung cancer cells. — *Med. Sci. Monit.* 25: 4110–4121.
<https://doi.org/10.12659/MSM.914219>
 68. Phacharapiyangkul N., Wu L.H., Lee W.Y., Kuo Y.H., Wu Y.J., Liou H.P., Tsai Y.E., Lee C.H. 2019. The extracts of *Astragalus membranaceus* enhance chemosensitivity and reduce tumor indoleamine 2,3-dioxygenase expression. — *Int. J. Med. Sci.* 16(8): 1107.
<https://doi.org/10.7150/ijms.33106>
 69. Zhou Z., Meng M., Ni H. 2017. Chemosensitizing effect of Astragalus polysaccharides on nasopharyngeal carcinoma cells by inducing apoptosis and modulating expression of Bax/Bcl-2 ratio and caspases. — *Med. Sci. Monit.* 23: 462–469.
<https://doi.org/10.12659/msm.903170>
 70. Li K., Li S., Wang D., Li X., Wu X., Liu X., Du G., Li X., Qin X., Du Y. 2019. Extraction, characterization, antitumor and immunological activities of hemicellulose polysaccharide from *Astragalus radix* herb residue. — *Molecules*. 24(20): 3644.
<https://doi.org/10.3390/molecules24203644>
 71. Ou L., Wei P., Li M., Gao F. 2019. Inhibitory effect of *Astragalus* polysaccharide on osteoporosis in ovariectomized rats by regulating FoxO3a/Wnt signaling pathway. — *Acta Cir. Bras.* 34(05): e201900502.
<https://doi.org/10.1590/s0102-865020190050000002>
 72. Chai Y., Pu X., Wu Y., Tian X., Li Q., Zeng F., Wang J., Gao J., Gong H., Chen Y. 2021. Inhibitory effect of *Astragalus membranaceus* on osteoporosis in SAMP6 mice by regulating vitaminD/FGF23/Klotho signaling pathway. — *Bioengineered*. 12(1): 4464–4474.
<https://doi.org/10.1080/21655979.2021.1946633>
 73. Sun S., Yang S., Dai M., Jia X., Wang Q., Zhang Z., Mao Y. 2017. The effect of Astragalus polysaccharides on attenuation of diabetic cardiomyopathy through inhibiting the extrinsic and intrinsic apoptotic pathways in high glucose-stimulated H9C2 cells. — *BMC Complement. Altern. Med.* 17: 310.
<https://doi.org/10.1186/s12906-017-1828-7>
 74. Chen W., Sun Q., Ju J., Chen W., Zhao X., Zhang Y., Yang Y. 2018. Effect of *Astragalus* polysaccharides on cardiac dysfunction in db/db mice with respect to oxidant stress. — *BioMed. Res. Int.* Article ID 8359013, 10 p.
<https://doi.org/10.1155/2018/8359013>
 75. Mao Z.J., Lin M., Zhan X., Qin L. P. 2019. Combined use of astragalus polysaccharide and berberine attenuates insulin resistance in IR-HepG2 cells via regulation of the gluconeogenesis signaling pathway. — *Front. Pharmacol.* 10: 1508.
<https://doi.org/10.3389/fphar.2019.01508>
 76. Zhai R., Jian G., Chen T., Xie L., Xue R., Gao C., Wang N., Xu Y., Gui D. 2019. *Astragalus membranaceus* and *Panax notoginseng*, the novel renoprotective compound, synergistically protect against podocyte injury in streptozotocin-induced diabetic rats. — *J. Diabetes Res.* Article ID 1602892, 14 p.
<https://doi.org/10.1155/2019/1602892>
 77. Zhang R., Qin X., Zhang T., Li Q., Zhang J., Zhao J. 2018. *Astragalus* polysaccharide improves insulin sensitivity via AMPK activation in 3T3-L1 adipocytes. — *Molecules*. 23(10): 2711.
<https://doi.org/10.3390/molecules23102711>
 78. Wei Z., Weng S., Wang L., Mao Z. 2018. Mechanism of Astragalus polysaccharides in attenuating insulin resistance in rats with type 2 diabetes mellitus via the regulation of liver microRNA-203a-3p. — *Mol. Med. Rep.* 17(1): 1617–1624.
<https://doi.org/10.3892/mmr.2017.8084>
 79. Rawal S., Munasinghe P.E., Shindikar A., Paulin J., Cameron V., Manning P., Williams M.J., Jones G.T., Bunton R., Galvin I., Katare R. 2017. Down-regulation of proangiogenic microRNA-126 and microRNA-132 are early modulators of diabetic cardiac microangiopathy. — *Cardiovasc. Res.* 113(1): 90–101.
<https://doi.org/10.1093/cvr/cvw235>
 80. Meng X., Wei M., Wang D., Qu X., Zhang K., Zhang N., Li X. 2020. *Astragalus* polysaccharides protect renal function and affect the TGF- β /Smad signaling pathway in streptozotocin-induced diabetic rats. — *J. Int. Med. Res.* 48(5).
<https://doi.org/10.1177/0300060520903612>
 81. Zhang G., Fang H., Li Y., Xu J., Zhang D., Sun Y., Zhou L., Zhang H. 2019. Neuroprotective effect of Astragalus polysaccharin on streptozotocin (STZ)-induced diabetic rats. — *Med. Sci. Monit.* 25: 135–141.
<https://doi.org/10.12659/MSM.912213>
 82. Pan R., Zhou M., Zhong Y., Xie J., Ling S., Tang X., Huang Y., Chen H. 2019. The combination of *Astragalus membranaceus* extract and ligustrazine to improve the inflammation in rats with thrombolytic cerebral ischemia. — *Int. J. Immunopathol. Pharmacol.* 33(8): 2058738419869055.
<https://doi.org/10.1177/2058738419869055>
 83. Dou B., Li S., Wei L., Wang L., Zhu S., Wang Z., Ke Z., Chen K., Wang Z. 2021. Astragaloside IV suppresses post-ischemic natural killer cell infiltration and activation in the brain: involvement of histone deacetylase inhibition. — *Front.*

- Med. 15(1): 79–90.
<https://doi.org/10.1007/s11684-020-0783-8>
84. Du S.J., Zhang Y., Zhao Y.M., Dong Y.J., Tang J.L., Zhou X.H., Gao W.J. 2021. Astragaloside IV attenuates cerebral ischemia-reperfusion injury in rats through the inhibition of calcium-sensing receptor-mediated apoptosis. — Int. J. Mol. Med. 47(1): 302–314.
<https://doi.org/10.3892/ijmm.2020.4777>
 85. Yu J., Ji H.Y., Liu A.J. 2018. Alcohol-soluble polysaccharide from *Astragalus membranaceus*: Preparation, characteristics and antitumor activity. — Int. J. Biol. Macromol. 118(B): 2057–2064.
<https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.07.073>
 86. Cui Y., Wang Q., Sun R., Guo L., Wang M., Jia J., Wu R. 2018. *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge repairs intestinal mucosal injury induced by LPS in mice. — BMC Complement. Altern. Med. 18: 230.
<https://doi.org/10.1186/s12906-018-2298-2>
 87. Adesso S., Russo R., Quaroni A., Autore G., Marzocco S. 2018. *Astragalus membranaceus* extract attenuates inflammation and oxidative stress in intestinal epithelial cells via NF- κ B activation and Nrf2 response. — Int. J. Mol. Sci. 19(3): 800.
<https://doi.org/10.3390/ijms19030800>
 88. Li S., Qi Y., Ren D., Qu D., Sun Y. 2020. The structure features and improving effects of polysaccharide from *Astragalus membranaceus* on antibiotic-associated diarrhea. — Antibiotics. 9(1): 8.
<https://doi.org/10.3390/antibiotics9010008>
 89. Qiao H., Zhang L., Shi H., Song Y., Bian C. 2018. *Astragalus* affects fecal microbial composition of young hens as determined by 16S rRNA sequencing. — AMB Express. 8: 70.
<https://doi.org/10.1186/s13568-018-0600-9>
 90. Wang H., Liu A., Zhao W., Zhao H., Gong L., Chen E., Cui N., Ji X., Wang S., Jiang H. 2018. Metabolomics research reveals the mechanism of action of *Astragalus* polysaccharide in rats with digestive system disorders. — Molecules. 23(12): 3333.
<https://doi.org/10.3390/molecules23123333>
 91. Sal'nikova N.A., Shur Y.V., Tsibizova A.A., Konovalov D.A. 2019. Screening of antimicrobial activity of *Astragalus vulpinus* Willd. herb extract. — Astrakhan Medical J. 14(4): 52–60. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=41863920>
 92. Shur Yu.V., Parshina A.S. 2020. Pilot studies of antimicrobial properties of extraction of *Astragal vulpinus* from grass. — Zametki Uchenogo. 12: 124–126. (In Russian)
<http://nauka-prioritet.ru/wp-content/uploads/2021/01/Декабрь-2020-12.pdf>
 93. Parshina A.S., Davgaeva D.Kh., Panina E.S., Shur Y.V. 2020. Antimicrobial activity study of *Asragalus vulpinus* extract from the grass in the *in vitro* experiment. — In: [Basic and applied scientific research: topical issues, achievements and innovations. Proc. XL Int. Sci. Conf.]. Penza. P. 291–293. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=44454366&pff=1>
 94. Guo L., Sun Y., Ping X., Liu J., Wang X., Qin N. 2022. Chemical composition and antibacterial activity of ethyl acetate extract of *Astragalus membranaceus* aerial parts. — J. Food Saf. 42(1): e12947.
<https://doi.org/10.1111/jfs.12947>
 95. Platayeva A.K., Zavorotnaya M.V., Kustova T.S., Karpenyuk T.A., Goncharova A.V. 2017. Studying antibacterial and antioxidant activity of total plant extracts and complexes composed by them. — Vestnik of Kazakh National Unoversity. Biology. 2(71): 63–74. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=35147934>
 96. Sharifi-Rad M., Pohl P., Epifano F., Álvarez-Suarez J.M. 2020. Green synthesis of silver nanoparticles using *Astragalus tribuloides* Delile. root extract: Characterization, antioxidant, antibacterial, and anti-inflammatory activities. — Nanomaterials 10(12): 2383.
<https://doi.org/10.3390/nano10122383>
 97. Khan F.U., Khan Z.U.H., Ma J., Khan A.U., Sohail M., Chen Y., Yang Y., Pan X. 2021. An *Astragalus membranaceus* based eco-friendly biomimetic synthesis approach of ZnO nanoflowers with an excellent antibacterial, antioxidant and electrochemical sensing effect. — Mater. Sci. Eng. C. 118: 111432.
<https://doi.org/10.1016/j.msec.2020.111432>
 98. Matvienko U.A., Khodakova N.G., Durnova N.A. 2022. Screening of antimicrobial activity of water and hydro-alcoholic extracts from the herb of four species of *Astragalus* L. — Traditional medicine. 1(67): 51–55. (In Russian)
https://doi.org/10.54296/18186173_2022_1_51
 99. Berezutsky M.A., Durnova N.A., Vlasova I.A. 2020. Experimental and clinical studies of mechanisms of the antiaging effects of chemical compounds in *Astragalus membranaceus* (Review). — Adv. Gerontol. 10(2): 142–149.
<https://doi.org/10.1134/S2079057020020046>
 100. Guinobert I., Blondeau C., Colicchio B., Oudrhiri N., Dieterlen A., Jeandidier E., Deschenes G., Bardot V., Cotte C., Ripoché I., Carde P., Berthomier L., M'Kacher R. 2020. The use of natural agents to counteract telomere shortening: effects of a multi-component extract of *Astragalus mongholicus* Bunge and danazol. — Biomedicines. 8(2): 31.
<https://doi.org/10.3390/biomedicines8020031>

101. *Enukashvily N.I., Skazina M.A., Chubar A.V., Mashutin A.B.* 2020. The effect of the geroprotectors astragaloside IV, cycloastragenol, and Timovial–Epivial peptide complex on telomere length and telomerase activity in human mesenchymal stromal cells and senescent fibroblasts. — *Cell Tissue Biol.* 14(2). 83–90.
<https://doi.org/10.1134/S1990519X20020030>
102. *Selim A.M., Nooh M.M., El-Sawalhi M.M., Ismail N.A.* 2020. Amelioration of age-related alterations in rat liver: Effects of curcumin C3 complex, *Astragalus membranaceus* and blueberry. — *Exp. Gerontol.* 137: 110982.
<https://doi.org/10.1016/j.exger.2020.110982>
103. *Yang F., Xiu M., Yang S., Li X., Tuo W., Su Y., Liu Y.* 2021. Extension of *Drosophila* lifespan by *Astragalus polysaccharide* through a mechanism dependent on antioxidant and insulin/IGF-1 signaling. — *Evid. Based Complementary Altern. Med.* Article ID 6686748, 12 p.
<https://doi.org/10.1155/2021/6686748>
104. *Zhang J., Qiao Y., Li D., Hao S., Zhang F., Zhang X., Li A., Qin X.* 2022. Aqueous extract from *Astragalus membranaceus* can improve the function degradation and delay aging on *Drosophila melanogaster* through antioxidant mechanism. — *Rejuvenation Res.* 25(4): 181–190.
<https://doi.org/10.1089/rej.2021.0081>

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

РЕСУРСНАЯ ОЦЕНКА *RHAPONTICUM UNIFLORUM* (ASTERACEAE)
В ЗАБАЙКАЛЬЕ

© 2023 г. В. М. Шишмарев¹ *, Т. М. Шишмарева¹

¹ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

*e-mail: shishmarevslava@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 22.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Исследованы ценопопуляции многолетнего травянистого растения семейства сложноцветные (Asteraceae) *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. в разных растительных сообществах на территории Республики Бурятия и Забайкальского края. Изучены ценопопуляции вида в злаково-нителлистниковом, злаково-полынно-разнотравном, злаково-полынном, полынно-ковыльном, нителлистниково-полынно-злаковом, злаково-разнотравном, злаково-подмаренниковом и других сообществах. Максимальная урожайность надземной части *R. uniflorum*, составляющая 30.7 ± 3.5 г/м² (возд.-сух. сырье), выявлена во вздутоплодниково-нителлистниковом сообществе; минимальная – 0.9 ± 0.1 г/м² (возд.-сух. сырье) – в злаково-полынно-разнотравном сообществе. Установлено, что встречаемость вида в изученных сообществах изменяется от 15 до 67% и в среднем составляет 33%. Проведена оценка ресурсного потенциала *Rhaponticum uniflorum* в Забайкалье на площади 207.5 га – определены биологический запас (17 563 кг, возд.-сух. сырье), общий эксплуатационный запас (11 221 кг, возд.-сух. сырье) и возможный объем ежегодной заготовки (2242 кг, возд.-сух. сырье).

Ключевые слова: *Rhaponticum uniflorum*, Asteraceae, ценопопуляции, сырьевая фитомасса, биологический и эксплуатационный запас, возможный объем ежегодной заготовки, Забайкалье

DOI: 10.31857/S003399462304009X, EDN: XXXBWM

Аптечная сеть, фармацевтическая промышленность и экспортные организации испытывают недостаток в сырье многих лекарственных растений. Основными причинами этого является сокращение площадей природных фитоценозов, загрязнение окружающей среды, избыточная эксплуатация естественных зарослей лекарственных растений. Дефицит лекарственного растительного сырья можно также объяснить недостатком точных сведений о местах произрастания отдельных лекарственных растений и отсутствием централизованных, заранее спланированных заготовок сырья. Сейчас особо остро стоит вопрос об оптимизации использования и возобновлении имеющейся сырьевой базы [1]. Увеличение спроса на лекарственные растительные средства в последние десятилетия вызвало необходимость расширения производства, совершенствования технологий, увеличения заготовок растительного сырья, повышения требований к его качеству, а также расширения арсенала и ресурсного исследования лекарственных растений.

Одним из таких видов является большеголовник одноцветковый *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. – многолетнее травянистое растение высотой до 80 см, принадлежащее к семейству сложноцветных (Asteraceae). В настоящее время этот вид является предметом научного интереса со стороны химиков, биологов, фармакологов и других специалистов [2–6].

На территории России *R. uniflorum* распространен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, за пределами России – в Северной Монголии, Китае и Корее [7]. *R. uniflorum* растет в степных сообществах, разреженных лесах, на сухих лугах, каменистых склонах, среди кустарников [8]. В растении обнаружено свыше 200 соединений следующих групп биологически активных веществ: сесквитерпеноиды, дитерпеноиды, три-терпеноиды, стероиды, производные бензола, фенолкарбоновые кислоты, катехины, флавоноиды, производные фурана, тиофены, высшие жирные кислоты и их производные, алканы, углеводы [2, 6, 8].

Изучаемый вид широко используется в традиционной медицине Восточной Азии [9]. В монгольской медицине водный отвар из надземной части *R. uniflorum* (травы, под названием *хонгор зул*) применяли в качестве тонизирующего средства [10]; корневища и соцветия в составе сборов использовали при острых и хронических заболеваниях кишечника, опухолях желудка, рвоте и лихорадках [11]; соцветия — при атрофии и опухолях мышц [12]. В китайской медицине корни этого растения входят в противоопухолевые, противовоспалительные и жаропонижающие сборы [13]. В тибетской медицине растения *R. uniflorum*, известные под названием *kon-pa gab-skye* (*гон-ба габ-же*), использовали как кровоостанавливающее средство и средство против разрывов сосудов [14]. Надземная часть и соцветия *R. uniflorum* применялись в качестве средства, регулирующего обменные процессы и как ранозаживляющее [12]. В Бурятии, помимо *R. uniflorum*, под тем же названием *kon-pa gab-skye* (*гон-ба габ-же*), для лечения гастроэнтеритов, пневмонии, бронхитов и туберкулеза также использовали соцветия другого вида — *R. carthamoides* (Willd.) Iljin [15, 16].

В эксперименте установлено, что этанольный экстракт надземной части *R. uniflorum* обладает выраженными нейротекторными свойствами в отношении стресс-индуцированных и ишемических нарушений нейронов в коре головного мозга белых крыс [17], а также иммуномодулирующим действием, в основе которого лежат мембраностабилизирующая и антиоксидантная активности в отношении клеточного и гуморального иммунитета при циклофосфановой иммуносупрессии [18]. Экстракт сухих листьев *R. uniflorum* оказывает выраженное нейротективное действие на фоне гипобарической гипоксии/реоксигенации, ограничивая образование дистрофически измененных и регрессивных форм нейронов в коре больших полушарий белых крыс [4]. Помимо этого, он проявляет противотревожное действие, способствует адаптации животных к новым условиям и увеличению объема пищи в тесте “гипофагия” и более быстрой выработке условного рефлекса с положительным подкреплением в Т-образном лабиринте [5]. Известно также противоишемическое действие *R. uniflorum* при билатеральной окклюзии сонных артерий, что снижает процент гибели животных, увеличивая продолжительность их жизни, уменьшая степень неврологического дефицита и выраженность отека головного мозга [19].

Цель нашего исследования — оценка ресурсного потенциала *Rhaponticum uniflorum* (Asteraceae) в Забайкалье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 33 ценопопуляциях (ЦП) *Rhaponticum uniflorum* в трех р-нах Республики Бурятия (Иволгинском, Мухоршибирском и Селенгинском) в 2017–2018 гг. и в трех р-нах Забайкальского края (Агинском, Могойтуйском, Шилкинском) в 2017, 2019 и 2021 г. (табл. 1, рис. 1) в июле–августе в фазу цветения и плодоношения. Карта-схема района исследований ценопопуляций *R. uniflorum*, произрастающего в Забайкалье, выполнена при помощи программы SAS.Planet.Release.121010. В ценопопуляциях *R. uniflorum* закладывали до 50 площадок размером 1 м². Характеристику сообществ дали на основании геоботанических описаний, проводившихся по общепринятым методикам [20, 21]. Обилие видов определяли по шкале Друде [22].

Ресурсную оценку лекарственного сырья *R. uniflorum* (надземная часть) осуществляли на конкретных обследованных зарослях, представляющих интерес для заготовок и характеризующихся большой площадью и густотой произрастания растений [23–25]. Для определения запаса необходимо знать площадь заросли и ее урожайность [25]. Площадь заросли *R. uniflorum* определяли, приравнивая ее очертания к геометрической фигуре — прямоугольнику, квадрату или кругу, и измеряли параметры (ширина, длина, радиус), необходимые для вычисления площади выбранной фигуры [25]. Урожайность вида высчитывали на конкретных зарослях методом учетных площадок ($n = 745$, размер 1 м²), на которых на уровне почвы срезали всю надземную сырьевую фитомассу, кроме всходов, ювенильных и поврежденных экземпляров [25]. Учетные площадки закладывали таким образом, чтобы охватить всю заросль; располагали их равномерно на определенном расстоянии друг от друга в количестве 15–50 штук [25]. Биологический запас (B) растительного сырья рассчитывали путем умножения площади заросли (S) на верхний предел урожайности ($Y + 2m$) с учетом встречаемости вида (O) по формуле:

$$B = S \times (Y + 2m) \times O.$$

Эксплуатационный запас (E) растительного сырья определяли путем умножения площади заросли (S) на нижний предел величины урожайности ($Y - 2m$) с учетом встречаемости вида (O) по формуле:

$$E = S \times (Y - 2m) \times O,$$

где: Y — величина урожайности, m — ошибка среднего арифметического (стандартное отклонение среднего результата), O — встречаемость вида [25, 26].

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций *Rhaponticum uniflorum* в Бурятии и Забайкальском крае
Table 1. Characteristics of *Rhaponticum uniflorum* coenopopulations in Buryatia and the Trans-Baikal Territory

ЦП СР	Географические координаты Geographical coordinates	Местообитание Habitat	Ассоциация Association	ОПП, % ТРС, %	Плотность <i>R. uniflorum</i> , экз./м ² Density of <i>R. uniflorum</i> , specimen/m ²
Иволгинский район Бурятии Ivolginsky district of Buryatia					
1	N 51°40.262' E 107°11.314'	окр. с. Ключи Klyuchi vill. environs	Злаково-полынно-разнотравная <i>Poa botryoides</i> — <i>Leymus chinensis</i> — <i>Artemisia frigida</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Galium verum</i>	70	0.5
Мухоршибирский район Бурятии Mukhorshibirsky district of Buryatia					
2	N 51°17.971' E 107°33.931'	окр. с. Бар Bar vill. environs	Полынно-разнотравная со спиреей <i>Artemisia tanacetifolia</i> — <i>Artemisia vulgaris</i> — <i>Rhaponticum uniflorum</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Spiraea media</i>	30	0.8
3	N 51°01.417' E 107°48.614'	окр. с. Старый Заган Staryy Zagan vill. environs	Злаково-нителестниковая с кизильником <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Bromopsis inermis</i> — <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Cotoneaster melanocarpus</i>	20	0.4
4	N 51°04.483' E 107°56.784'	окр. с. Харашибирь Kharashibir vill. environs	Злаково-полынная <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Elytrigia repens</i> — <i>Artemisia frigida</i>	20	0.7
5	N 51°03.446' E 107°59.879'	окр. с. Харашибирь Kharashibir vill. environs	Полынно-ковыльная <i>Artemisia vulgaris</i> — <i>Artemisia frigida</i> — <i>Stipa capillata</i>	40	0.7
Селенгинский район Бурятии Selenginsky district of Buryatia					
6	N 51°08.448' E 106°29.748'	окр. г. Гусиноозерск Gusinoozersk town environs	Полынно-разнотравная <i>Artemisia frigida</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Veronica incana</i>	30	0.4
Агинский район Забайкальского края Aginsky district of the Trans-Baikal Territory					
7	N 51°02.759' E 114°31.084'	окр. п. Агинское Aginskoe vill. environs	Нителестниково-разнотравная <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Lespedeza juncea</i> — <i>Phlojodicarpus sibiricus</i>	40	0.6
8	N 51°07.436' E 114°35.699'	окр. п. Агинское Aginskoe vill. environs	Злаково-полынная <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Stipa capillata</i> — <i>Elytrigia repens</i> — <i>Artemisia frigida</i>	40	0.5
9	N 51°04.421' E 114°26.751'	окр. с. Амитхаша Amithasha vill. environs	Полынно-разнотравная с пятилистником <i>Artemisia frigida</i> — <i>Lespedeza juncea</i> — <i>Galium verum</i> — <i>Dasiphora fruticosa</i>	40	0.9
10	N 51°04.026' E 114°25.733'	окр. с. Булактуй Bulaktuy vill. environs	Злаково-полынно-разнотравная <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Achnatherum sibiricum</i> — <i>Artemisia frigida</i> — <i>Serratula centauroides</i> — <i>Scutellaria baicalensis</i>	30	0.2
11	N 51°02.954' E 114°22.169'	окр. с. Булактуй Bulaktuy vill. environs	Злаково-нителестниковая <i>Stipa krylovii</i> — <i>Bromopsis inermis</i> — <i>Filifolium sibiricum</i>	60	0.4

Таблица 1. Продолжение

ЦП СР	Географические координаты Geographical coordinates	Местообитание Habitat	Ассоциация Association	ОПП, % ТПС, %	Плотность <i>R. uniflorum</i> , экз./м ² Density of <i>R. uniflorum</i> , specimen/m ²
12	N 51°06.406' E 114°44.170'	окр. п. Новоорловск Novoorlovsk vill. environs	Нителистниково-полынно-злаковая <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Artemisia frigida</i> — <i>Stipa krylovii</i> — <i>Achnatherum sibiricum</i>	60	0.7
13	N 51°05.854' E 114°42.771'	окр. п. Новоорловск Novoorlovsk vill. environs	Ломоносово-софорово-разнотравная <i>Clematis hexapetala</i> — <i>Sophora flavescens</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Rhaponticum uniflorum</i>	80	1.2
14	N 51°05.466' E 114°44.348'	окр. п. Новоорловск Novoorlovsk vill. environs	Нителистниковая <i>Filifolium sibiricum</i>	30	0.5
15	N 51°04.390' E 114°47.178'	окр. п. Новоорловск Novoorlovsk vill. environs	Нителистниково-леспедециевая <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Lespedeza juncea</i>	50	0.6
16	N 51°03.410' E 114°43.411'	окр. п. Новоорловск Novoorlovsk vill. environs	Подмаренниково-патриниевая <i>Galium verum</i> — <i>Patrinia rupestris</i>	35	0.4
17	N 51°03.798' E 114°48.519'	окр. п. Орловский Orlovsky vill. environs	Нителистниково-полынно-злаковая <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Artemisia frigida</i> — <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Elytrigia repens</i>	50	0.5
18	N 50°59.306' E 114°16.246'	окр. с. Урда-Ага Urda-Aga vill. environs	Злаково-разнотравная <i>Stipa krylovii</i> — <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Nepeta multifida</i> — <i>Phlomoidea tuberosa</i>	45	0.2
19	N 50°55.669' E 114°10.449'	окр. с. Урда-Ага Urda-Aga vill. environs	Вздутоплодниково-шлемниково-разнотравная <i>Phlojodicarpus sibiricus</i> — <i>Scutellaria baicalensis</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Rhaponticum uniflorum</i>	45	1.2
20	N 50°57.111' E 114°32.532'	окр. с. Цокто-Хангил Tsokto-Khangil vill. environs	Софорово-разнотравная <i>Sophora flavescens</i> — <i>Serratula centauroides</i> — <i>Rhaponticum uniflorum</i> — <i>Scutellaria baicalensis</i>	75	0.6
Могойтуйский район Забайкальского края Mogoytuysky district of the Trans-Baikal Territory					
21	N 51°08.051' E 114°41.125'	окр. с. Ага-Хангил Aga-Khangil vill. environs	Злаково-нителистниковая <i>Stipa krylovii</i> — <i>Bromopsis inermis</i> — <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Filifolium sibiricum</i>	30	0.3
22	N 51°15.034' E 114°50.968'	окр. п. Могойтуй Mogoytuy vill. environs	Злаково-подмаренниковая <i>Bromopsis inermis</i> — <i>Elytrigia repens</i> — <i>Stipa capillata</i> — <i>Galium verum</i>	50	0.5
23	N 51°21.473' E 115°00.673'	окр. п. Могойтуй Mogoytuy vill. environs	Злаково-нителистниковая <i>Bromopsis inermis</i> — <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Filifolium sibiricum</i>	45	0.7
24	N 51°04.982' E 115°15.584'	окр. с. Цаган-Челутай Tsagan-Chelutai vill. environs	Злаково-полынно-разнотравная <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Elytrigia repens</i> — <i>Artemisia frigida</i> — <i>Nepeta multifida</i> — <i>Sanguisorba officinalis</i>	60	0.5
25	N 51°01.685' E 115°37.399'	окр. с. Цугол Tsugol vill. environs	Нителистниково-леспедецево-разнотравная <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Lespedeza juncea</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Serratula centauroides</i>	70	0.6

Таблица 1. Продолжение

ЦП CP	Географические координаты Geographical coordinates	Местообитание Habitat	Ассоциация Association	ОПП, % TPC, %	Плотность <i>R. uniflorum</i> , экз./м ² Density of <i>R. uniflorum</i> , specimen/m ²
Шилкинский район Забайкальского края Shilkinsky district of the Trans-Baikal Territory					
26	N 51°49.895' E 115°54.886'	окр. с. Митрофаново Mitrofanovo vill. environs	Злаково-подмаренниковая <i>Leymus chinensis</i> — <i>Poa botryoides</i> — <i>Galium verum</i>	60	0.5
27	N 51°36.272' E 115°25.868'	окр. с. Номоконово Nomokonovo vill. environs	Нителистниково-подмаренниково-раз- нотравная <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Galium verum</i> — <i>Rhapon- ticum uniflorum</i> — <i>Lespedeza juncea</i> — <i>Phlojodi- carpus sibiricus</i>	65	0.6
28	N 51°37.282' E 115°34.037'	окр. п. Первомайский Pervomaisky vill. environs	Злаково-лапчатково-подмаренниковая <i>Agropyron cristatum</i> — <i>Bromopsis inermis</i> — <i>Potentilla tanacetifolia</i> — <i>Galium verum</i>	45	0.4
29	N 51°38.869' E 115°37.880'	окр. п. Первомайский Pervomaisky vill. environs	Нителистниково-злаково-разнотравная <i>Filifolium sibiricum</i> — <i>Stipa capillata</i> — <i>Agropy- ron cristatum</i> — <i>Galium verum</i> — <i>Phlojodicarpus sibiricus</i>	40	0.5
30	N 51°39.706' E 115°39.271'	окр. п. Первомайский Pervomaisky vill. environs	Вздутоплодниково-нителистниковая <i>Phlojodicarpus sibiricus</i> — <i>Filifolium sibiricum</i>	80	0.7
31	N 51°47.849' E 115°44.430'	окр. с. Солнцево Solntsevo vill. environs	Злаково-разнотравная <i>Bromopsis inermis</i> — <i>Leymus chinensis</i> — <i>Nepeta multifida</i> — <i>Galium verum</i>	70	0.6
32	N 51°45.999' E 115°40.107'	окр. с. Солнцево Solntsevo vill. environs	Полынно-ковыльная <i>Artemisia frigida</i> — <i>Stipa capillata</i>	40	0.5
33	N 51°51.020' E 115°58.773'	окр. г. Шилка Shilka town environs	Злаково-нителистниковая <i>Stipa capillata</i> — <i>Achnatherum sibiricum</i> — <i>Fili- folium sibiricum</i>	50	0.9

Примечание: ЦП – ценопопуляция, ОПП – общее проективное покрытие травяного яруса.
Note: CP – coenopopulations, TPC – total projective grass cover.

Возможный объем ежегодной заготовки сырья рассчитывали как частное от деления эксплуатационного запаса сырья на оборот заготовки: $\text{Воз. объем} = E/5$. Оборот заготовки – период, включающий год заготовки и период восстановления (число лет, необходимое для восстановления популяции). Период восстановления *R. uniflorum*, как многолетнего травянистого растения (для надземной части), составляет 4 года [23], таким образом, оборот заготовки надземной части *R. uniflorum* соответствует 5 годам.

Полученные данные обрабатывали статистически [27] при помощи пакета программ MS Excel и Statistica-10. Статистический анализ проводили

с использованием базовой статистики и однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). В таблицах значения с разными номерами (i–xvi) указывают на статистически значимые различия между группами при $p < 0.05$, значения с одинаковыми номерами не имеют достоверных различий. Полученные в работе экспериментальные данные подвергали проверке на нормальность распределения и однородность дисперсий с использованием статистических критериев. Значимость различий средних определяли с помощью многогранного теста Дункана. Отличия при $p < 0.05$ считались статистически значимыми. Результаты представлены в виде средних значений $\pm SD$ (стандартное отклонение).

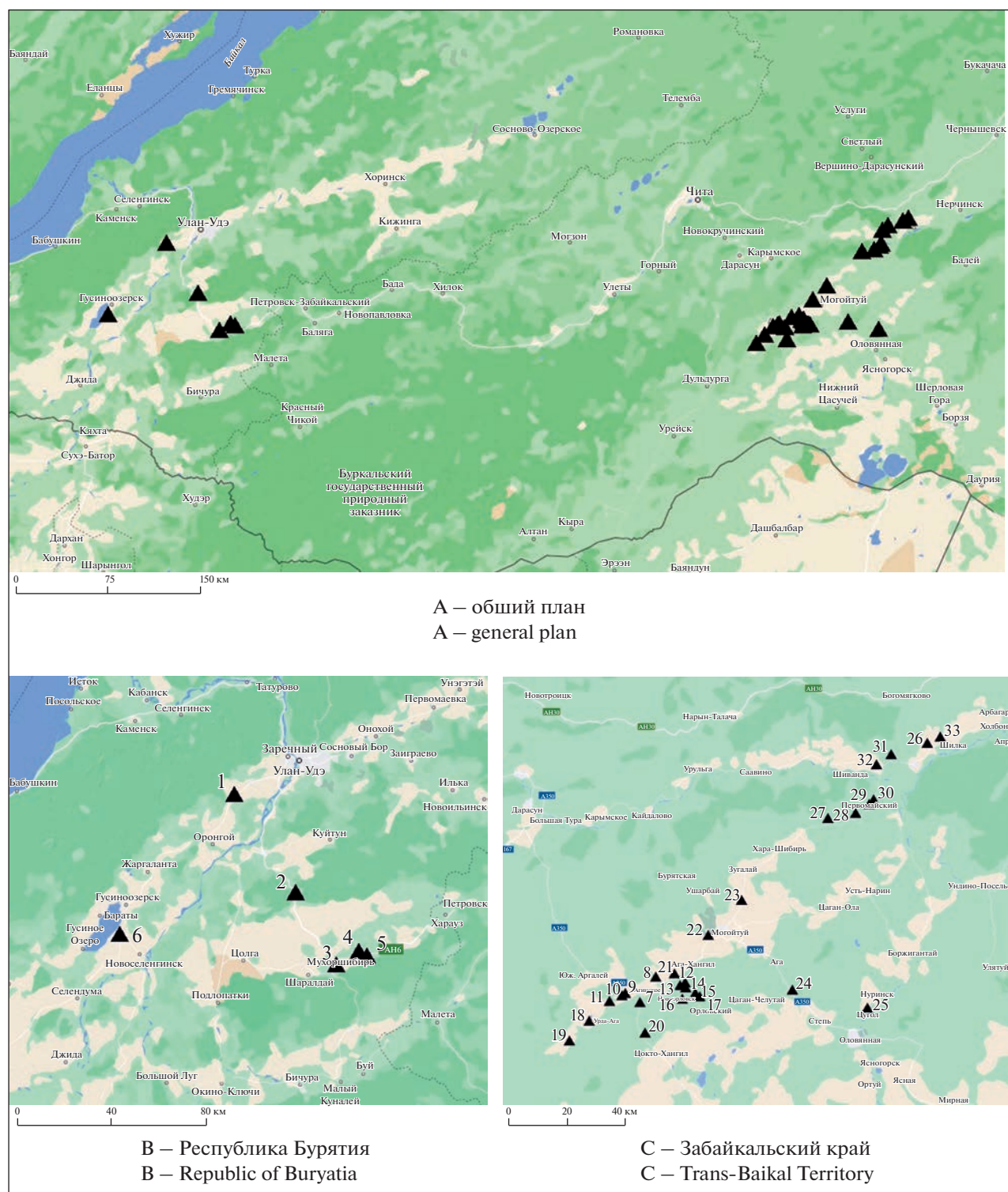


Рис. 1. Карта-схема района исследований в Забайкалье: А – общий план, В – Республика Бурятия, С – Забайкальский край (▲ – местонахождения ценопопуляций *Rhaponticum uniflorum*).

Fig. 1. Location of the research sites in Transbaikalia: A – general plan; B – Republic of Buryatia; C – Trans-Baikal Territory (▲ – locations of *Rhaponticum uniflorum* coenopopulations).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Забайкалье *R. uniflorum* встречается в горных и равнинных, часто песчаных степях, на остепненных суходольных лугах, на каменистых склонах, в зарослях степных кустарников, иногда в сухих сосновых лесах и на залежах. Изучены ценопопуляции данного вида в злаково-нителистниковом (ЦП-11, ЦП-21, ЦП-23, ЦП-33), злаково-полынно-разнотравном (ЦП-1, ЦП-10, ЦП-24), злаково-полынном (ЦП-4, ЦП-8), полынно-ковыльном (ЦП-5, ЦП-32), нителистниково-полынно-злаковом (ЦП-12, ЦП-17), злаково-разнотравном (ЦП-18, ЦП-31), злаково-подмаренниковом (ЦП-22, ЦП-26) и некоторых других сообществах (табл. 1). В зависимости от условий произрастания, плотность особей *Rhaponticum uniflorum* в ценопопуляциях колеблется от 0.2 (ЦП-10, ЦП-18) до 1.2 (ЦП-13, ЦП-19) особей на 1 м².

Из злаков и осок в сообществах с *Rhaponticum uniflorum* нами отмечены следующие виды: *Stipa krylovii* Roshev. — сор, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev — сор, *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Roshev. — сор, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. — сор, *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev — сор, *Carex pediformis* C.A. Mey. — сор, *Stipa capillata* L. — sp, *Carex korshinskyi* Kom. — sp, *Poa angustifolia* L. — sp. Деревья, кустарники и полукустарники имеют небольшое ценотическое значение: *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. — sp, *Spiraea aquilegifolia* Pallas — sp, *Betula pendula* Roth — sp, *Pinus sylvestris* L. — sp, *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. — sol, *Thymus serpyllum* L. — sol, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt — sol, *Ulmus macrocarpa* Hance — sol, *Populus tremula* L. — sol, *Rosa acicularis* Lindley — sol и *R. davurica* Pallas — sol.

Общее проективное покрытие травяного яруса изменяется от 20% в сообществах, относящихся к злаково-нителистниковой ассоциации с *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt (ЦП-3) и злаково-полынной ассоциации (ЦП-4) до 80% в сообществах, относящихся к ломоносово-софорово-разнотравной ассоциации (ЦП-13) и вздутоплодниково-нителистниковой ассоциации (ЦП-4). В травяном покрове сообществ выделяются 3 яруса. Самый верхний ярус высотой 100–150 см складывается из *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Poa angustifolia* L., *Galium verum* L., *Rhaponticum uniflorum*, *Serratula centauroides* L. и др. видов. Второй ярус высотой 50–90 см составляют: *Stipa krylovii* Roshev., *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Roshev., *Stipa capillata* L., *Bupleurum scorzonifolium* Willd., *Lespedeza juncea* (L. f.) Pers., *Phlodojocarpus sibiricus* (Fischer ex Sprengel) Koso-Pol., *Achillea millefolium* L., *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Scutellaria baicalensis* Georgi, *Nepeta multifida* L. и др.

Третий ярус высотой 10–40 см представлен *Carex pediformis* C.A. Mey., *C. korshinskyi* Kom., *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., а также *Thymus dahuricus* и *T. serpyllum*.

В результате обработки данных установлено, что встречаемость *Rhaponticum uniflorum* (табл. 2) в изученных ценопопуляциях Бурятии и Забайкальского края изменяется от 15% в злаково-полынно-разнотравном сообществе до 67% в злаково-нителистниковом сообществе и в среднем составляет 33%. Урожайность надземной части *R. uniflorum* колеблется от 2.2 ± 0.4 до 88.9 ± 9.2 г/м² (свежее сырье) и от 0.9 ± 0.1 до 30.7 ± 3.5 г/м² (возд.-сух. сырье) (табл. 2). Максимальная урожайность надземной части *R. uniflorum* отмечена в ценопопуляциях 24, 30, 33, которые характеризуются высокой надземной фитомассой одного экземпляра (соответственно 52.6, 43.9 и 34.9 г, возд.-сух. сырье) и высокой плотностью *R. uniflorum* (0.7 экз./м² в ЦП-30 и 0.9 экз./м² в ЦП-33).

Полученные данные по урожайности надземной части *Rhaponticum uniflorum* можно сравнить с урожайностью другого вида — большеголовника сафлоровидного *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pii., произрастающего в Республике Тыва [28]. Минимальные показатели урожайности надземной части *R. carthamoides* (55 ± 5.7 кг/га, возд.-сух. сырье) отмечены в фитоценозах, сформированных в елово-кедрово-лиственничных и лиственнично-кедровых левзейно-крупнотравных редколесьях; наиболее высокая урожайность надземной части (до 350 ± 35 кг/га, возд.-сух. сырье) наблюдается в высокотравных субальпийских лугах, где *R. carthamoides* выступает в качестве основного доминанта или является одним из доминантов растительного сообщества [28]. В изученных ценопопуляциях *R. uniflorum* на территории Бурятии и Забайкальского края урожайность надземной части этого вида изменяется от 9 кг/га (0.9 ± 0.1 г/м², возд.-сух. сырье) в злаково-полынно-разнотравном сообществе до 307 кг/га (30.7 ± 3.5 г/м², возд.-сух. сырье) во вздутоплодниково-нителистниковом сообществе, где *R. uniflorum* не является доминантом или содоминантом растительного сообщества.

Биологический и эксплуатационный запас растительного сырья (надземной части) *R. uniflorum* определяли на площади 207.5 га (табл. 3). Максимальный запас надземной части *R. uniflorum* характерен для злаково-полынно-разнотравного (ЦП-24, 77.4 га), нителистниково-полынно-злакового (ЦП-17, 28.1 га; ЦП-12, 19.5 га), нителистниково-леспедецево-разнотравного (ЦП-25, 28.0 га) и ломоносово-софорово-разнотравного (ЦП-13, 15.8 га) сообществ, которые занимают

Таблица 2. Урожайность надземной части *Rhaponticum uniflorum* в Бурятии и Забайкальском крае
Table 2. Productivity of *Rhaponticum uniflorum* herb in Buryatia and the Trans-Baikal Territory

ЦП СР	Встречаемость, % Occurrence, %	Урожайность, г/м ² (± S.D.)* Productivity, g/m ² (± S.D.)*	
		свежее сырье fresh raw materials	возд.-сух. сырье air-dry raw materials
1	23	43.8 ± 5.3 ^{vi,vii}	12.1 ± 1.0 ^{xiii,xiv}
2	30	29.1 ± 3.2 ^v	9.6 ± 1.3 ^{xii,xiii}
3	35	18.9 ± 2.5 ^{iii,iv}	6.7 ± 1.0 ^{xi,xii}
4	35	27.4 ± 2.7 ^v	9.2 ± 1.2 ^{xii,xiii}
5	40	42.4 ± 6.2 ^{vi,vii}	13.4 ± 1.9 ^{xiv}
6	25	23.7 ± 1.6 ^{iv,v}	8.9 ± 0.7 ^{xii}
7	45	39.2 ± 5.0 ^{vi}	14.5 ± 1.9 ^{xiv}
8	33	7.0 ± 1.0 ⁱⁱ	2.8 ± 0.4 ^x
9	33	31.4 ± 3.0 ^{v,vi}	12.1 ± 1.4 ^{xiii,xiv}
10	15	2.2 ± 0.4 ⁱ	0.9 ± 0.1 ^{ix}
11	35	38.1 ± 5.4 ^{vi}	15.5 ± 2.4 ^{xiv,xv}
12	33	62.2 ± 9.0 ^{vii,viii}	20.2 ± 2.8 ^{xv}
13	44	73.7 ± 7.6 ^{viii}	25.3 ± 2.5 ^{xv,xvi}
14	25	30.7 ± 3.5 ^{v,vi}	11.0 ± 1.3 ^{xiii,xiv}
15	20	28.0 ± 1.6 ^v	10.8 ± 0.6 ^{xiii}
16	30	18.2 ± 2.9 ^{iii,iv}	6.8 ± 1.0 ^{xi,xii}
17	22	30.6 ± 4.8 ^{v,vi}	10.5 ± 1.4 ^{xii,xiii}
18	20	7.3 ± 0.7 ⁱⁱ	3.5 ± 0.5 ^x
19	50	56.1 ± 8.2 ^{vii}	23.7 ± 3.0 ^{xv,xvi}
20	33	48.4 ± 6.4 ^{vi,vii}	15.6 ± 2.2 ^{xiv,xv}
21	30	16.0 ± 1.3 ⁱⁱⁱ	6.6 ± 0.5 ^{xi}
22	40	18.1 ± 2.4 ^{iii,iv}	8.8 ± 1.3 ^{xii}
23	27	30.5 ± 3.3 ^{v,vi}	14.1 ± 1.7 ^{xiv}
24	40	88.9 ± 9.2 ^{viii}	26.3 ± 2.7 ^{xvi}
25	37	21.9 ± 2.6 ^{iv}	8.7 ± 1.1 ^{xii}
26	33	44.8 ± 5.1 ^{vi,vii}	17.2 ± 2.1 ^{xiv,xv}
27	45	20.4 ± 2.9 ^{iv}	8.5 ± 1.3 ^{xii}
28	30	30.5 ± 4.3 ^{v,vi}	13.7 ± 1.9 ^{xiv}
29	25	21.4 ± 2.2 ^{iv}	7.9 ± 0.8 ^{xi,xii}
30	20	80.4 ± 9.8 ^{viii}	30.7 ± 3.5 ^{xvi}
31	35	43.3 ± 5.4 ^{vi,vii}	15.8 ± 2.0 ^{xiv,xv}
32	30	43.8 ± 4.2 ^{vi,vii}	16.8 ± 1.6 ^{xiv,xv}
33	67	78.9 ± 8.0 ^{viii}	30.4 ± 3.0 ^{xvi}

Примечание. * Разные номера (i–xvi) указывают на статистически значимые различия величин при $p < 0.05$ по однофакторному дисперсионному анализу (ANOVA).

Note. * Different numbers (i–xvi) indicate statistically significant differences at $p < 0.05$ according to one-way ANOVA.

Таблица 3. Запасы сырья *Rhaponticum uniflorum* в Бурятии и Забайкальском крае
Table 3. Stocks of *Rhaponticum uniflorum* raw materials in Buryatia and the Trans-Baikal Territory

ЦП СР	Площадь ЦП, га of СР, ha	Биологический запас, кг Biological volume, kg		Эксплуатационный запас, кг Exploitable volume, kg		Возможный объем ежегодной заготовки сырья, кг Annual potential harvest of raw materials, kg	
		свежее сырье fresh raw materials	возд.-сух. сырье air-dry raw materials	свежее сырье fresh raw materials	возд.-сух. сырье air-dry raw materials	свежее сырье fresh raw materials	возд.-сух. сырье air-dry raw materials
1	3.3	413	107	252	77	50	15
2	2.2	234	81	150	46	30	9
3	1.5	126	46	73	25	15	5
4	1.1	126	45	85	26	17	5
5	0.9	197	62	108	35	22	7
6	1.5	101	39	77	28	15	6
7	0.7	155	58	92	34	18	7
8	2.1	62	25	35	14	7	3
9	1.1	136	54	92	34	18	7
10	0.8	4	1	2	1	0.4	0.2
11	0.5	86	36	48	19	10	4
12	19.5	5161	1660	2844	940	569	188
13	15.8	6180	2107	4067	1411	813	282
14	0.8	75	27	47	17	9	3
15	1.1	69	26	55	21	11	4
16	0.9	65	24	34	13	7	3
17	28.1	2485	822	1298	476	260	95
18	0.7	12	6	8	4	2	1
19	1.4	508	208	278	124	56	25
20	2.3	465	152	270	85	54	17
21	1.9	106	43	76	32	15	6
22	1.4	128	64	75	35	15	7
23	3.5	351	165	226	101	45	20
24	77.4	33220	9814	21827	6471	4365	1294
25	28.0	2808	1129	1730	673	346	135
26	0.6	109	42	69	26	14	5
27	2.7	318	135	177	72	36	14
28	0.9	106	47	59	27	12	5
29	1.1	71	26	47	17	9	3
30	0.3	60	23	37	14	7	3
31	1.0	189	69	114	41	23	8
32	0.9	141	54	96	37	19	7
33	1.5	954	366	632	245	126	49
Итого Total	207.5	55221	17563	35080	11221	7015	2242

наибольшие площади. Общий биологический запас надземной части *R. uniflorum* на исследованной территории равен 55 221 (свежее сырье) и 17 563 кг (возд.-сух. сырье); общий эксплуатационный запас — 35 080 (свежее сырье) и 11 221 кг (возд.-сух. сырье). Возможный объем ежегодной заготовки надземной части *R. uniflorum* в изученных ценопопуляциях на территории Республики Бурятия и Забайкальского края составляет 7015 (свежее сырье) и 2242 кг (возд.-сух. сырье).

ВЫВОДЫ

В результате оценки ресурсного потенциала большеголовника одноцветкового *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. (Asteraceae) в Забайкалье (Республика Бурятия и Забайкальский край) сделаны следующие выводы:

1. Встречаемость *R. uniflorum* в изученных ценопопуляциях варьирует от 15 до 67% и в среднем составляет 33%. Урожайность свежего сырья (надземной части) *R. uniflorum* колеблется от 2.2 ± 0.4 до 88.9 ± 9.2 г/м², урожайность возд.-сух. сырья — от 0.9 ± 0.1 до 30.7 ± 3.5 г/м².

2. Максимальные показатели урожайности надземной части *Rhaponticum uniflorum* отмечены

в злаково-полынно-разнотравном, вздутоплодно-нителистниковом и злаково-нителистниковом сообществах. Ценопопуляции *R. uniflorum* в злаково-нителистниковом и злаково-полынно-разнотравном сообществах составляют 21% от числа всех изученных ценопопуляций и занимают 43% от общей площади ценопопуляций этого вида.

3. Общий биологический запас надземной части *R. uniflorum* на исследованной территории площадью 207.5 га, установленный с учетом встречаемости вида, составляет 55 221 (свежее сырье) и 17 563 кг (возд.-сух. сырье), общий эксплуатационный запас — 35 080 (свежее сырье) и 11 221 кг (возд.-сух. сырье); максимальные показатели запасов сырья отмечаются в ценопопуляциях с наибольшей площадью.

4. Возможный объем ежегодной заготовки надземной части *R. uniflorum* составляет 7015 (свежее сырье) и 2242 кг (возд.-сух. сырье).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках научного проекта № 121030100227-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ковалев В.Н., Журавлев Н.С., Красникова Т.А., Степанова С.И., Исакова Т.И. 2002. Ресурсоведение лекарственных растений. Харьков. 56 с.
<https://gnosy.nuph.edu.ua/wp-content/uploads/2015/01/ресурсоведение-методичка.pdf>
2. Olennikov D.N. 2022. The ethnopharmacological uses, metabolite diversity, and bioactivity of *Rhaponticum uniflorum* (*Leuzea uniflora*): a comprehensive review. — *Biomolecules*. 12(11): 1720.
<https://doi.org/10.3390/biom12111720>
3. Zhen D., Liu C., Huang T., Fu D., Bai X., Ma Q., Jiang M., Gong G. 2022. Ethanol extracts of *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. inflorescence ameliorate LPS-mediated acute lung injury by alleviating inflammatory responses via the Nrf2/HO-1 signaling pathway. — *J. Ethnopharmacol.* 296: 115497.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2022.115497>
4. Маркова К.В., Разуваева Я.Г., Торопова А.А., Оленников Д.Н. 2022. Морфологическая оценка нейропротективного действия экстрактов сухих *Rhaponticum uniflorum* и *Serratula centauroides* при гипоксии/реоксигенации. — *Биомедицина*. 18(1): 56–62.
<https://journal.scbmt.ru/jour/article/view/1365/0>
5. Разуваева Я.Г., Маркова К.В., Торопова А.А., Оленников Д.Н. Влияние экстракта сухого *Rhaponticum uniflorum* на поведение белых крыс в тестах с положительным подкреплением. — *Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии*. 23(11): 28–33.
<https://doi.org/10.29296/25877313-2020-11-05>
6. Оленников Д.Н., Кащенко Н.И. 2018. *Rhaponticum uniflorum*: химический состав и биологическая активность. — *Хим. Растит. сырья*. 2: 5–20.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2018023449>
7. Флора Сибири. 1997. Т. 11: Pyrolaceae — Lamiaceae (Labiateae). Новосибирск. 296 с.
8. Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. 2013. Т. 5: Семейство Asteraceae (Compositae). Ч. 2. Роды Echinops — Youngia. СПб.; М. 312 с.
9. Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. 1993. Т. 7: Семейства Asteraceae (Compositae). СПб. 352 с.
10. Хайдав Ц., Алтанчимэг Б., Варламова Т.С. 1985. Лекарственные растения в монгольской медицине. 2-изд. Улан-Батор. 390 с.
11. Хайдав Ц., Меньшикова Т.А. 1978. Лекарственные растения в монгольской медицине. Улан-Батор. 191 с.
12. Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной Республики. 1985. Л. 235 с.
13. Шретер А.И., Валентинов Б.Г., Наумова Э.М. 2000. Т. 1. Природное сырье китайской медицины. М. 525 с.

14. Баторова С.М., Яковлев Г.П., Асеева Т.А. 2013. Справочник лекарственных растений традиционной тибетской медицины. Новосибирск. 292 с.
15. Гаммерман А.Ф., Семичов Б.В. 1963. Словарь тибетско-латино-русских названий лекарственного растительного сырья, применяемого в тибетской медицине. Улан-Удэ. 180 с.
16. Асеева Т.А., Дашиев Д.Б., Дашиев А.Д., Николаев С.М., Суркова Н.А., Чехирова Г.В., Юрина Т.А. 2008. Тибетская медицина у бурят. Новосибирск. 324 с.
17. Shantanova L.N., Olennikov D.N., Matkhanov I.E., Gulyaev S.M., Toropova A.A., Nikolaeva I.G., Nikolaev S.M. 2021. *Rhaponticum uniflorum* and *Serratula centauroides* extracts attenuate emotional injury in acute and chronic emotional stress. — *Pharmaceuticals*. 14(11): 1186. <https://doi.org/10.3390/ph14111186>
18. Хобракова В.Б., Тугарина Ю.А., Торопова А.А., Оленников Д.Н., Абидуева Л.Р. Влияние экстракта сухого левзеи одноцветковой на состояние иммунной и антиоксидантной систем организма при экспериментальном иммунодефиците. — *Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии*. 25(1): 43–49. <https://doi.org/10.29296/25877313-2022-01-07>
19. Маркова К.В., Торопова А.А., Разуваева Я.Г., Оленников Д.Н. 2022. Исследование противоишемического действия экстрактов сухих *Rhaponticum uniflorum* и *Serratula centauroides* на модели билатеральной окклюзии сонных артерий. — *Acta Biomedica Scientifica*. 7(1): 28–36. <https://doi.org/10.29413/ABS.2022-7.1.4>
20. Понятковская В.М. 1964. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М. — Л. С. 209–299.
21. Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М. — Л. С. 39–62.
22. Ларькина Т.П., Садакова К.А. 2017. Ботаника: основы фитоценологии и географии растений: учебное пособие. Пермь. 96 с.
23. Методика определения запасов лекарственных растений. 1986. Москва. 51 с.
24. Методические указания по изучению ресурсов лекарственных растений Сибири. 1988. Абакан. 93 с.
25. Буданцев А.Л., Харитонова Н.П. 2006. Ресурсоведение лекарственных растений. Санкт-Петербург. 84 с.
26. Груммо Д.Г., Зеленкевич Н.А., Созинов О.В., Кузьмичева Н.А. 2022. Ресурсная оценка *Menyanthes trifoliata* (Menyanthaceae) лесоболотного комплекса “Дикое” (Беловежская пуца). — *Раст. ресурсы*. 58(1): 20–28. <https://doi.org/10.31857/S0033994622010046>
27. Зайцев Г.Н. 1990. Математика в экспериментальной ботанике. Москва. 296 с.
28. Самбуу А.Д., Шауло Д.Н. 2019. Распространение и запасы сырья *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Тыва. — *Раст. ресурсы*. 55(4): 463–472. <https://doi.org/10.1134/S0033994619040113>

Resources of *Rhaponticum uniflorum* (Asteraceae) in Transbaikalia

V. M. Shishmarev^a*, T. M. Shishmareva^a

^aInstitute of General and Experimental Biology, Siberian Branch RAS, Ulan-Ude, Russia

*e-mail: shishmarevslava@rambler.ru

Abstract—This study examines coenopopulations of a perennial herbaceous plant *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. (Asteraceae) from different plant communities of Transbaikalia in the Republic of Buryatia and the Trans-Baikal Territory. Coenopopulations of *R. uniflorum* were studied in Gramineous-Filifolium, Gramineous-Artemisia-herb, Gramineous-Artemisia, Artemisia-Stipa, Filifolium-Artemisia-Gramineous, Gramineous-herb, Gramineous-Galium and other associations. Such grasses and sedges as *Stipa krylovii* Roshev., *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Roshev., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Carex pediformis* C.A. Mey. are found in associations with *R. uniflorum*. The maximum yield of the aerial part of *R. uniflorum* is 30.7 ± 3.5 g/m² (air-dry weight) in Phlojodicarpus-Filifolium association, the minimum is 0.9 ± 0.1 g/m² (air-dry weight) in Gramineous-Artemisia-herb association. It has been established that the occurrence of the species varies from 15 to 67% and averages 33%. We assessed the resource potential of *R. uniflorum* raw materials in Transbaikalia: the biological volume (17563 kg, air-dry weight), exploitation volume (11221 kg, air-dry weight), and the annual potential harvest (2242 kg, air-dry weight) were estimated.

Keywords: *Rhaponticum uniflorum*, Asteraceae, coenopopulation, phytomass, biological and exploitation resources, annual potential harvest of raw materials, Transbaikalia

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was funded by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of scientific project No. 121030100227-7.

REFERENCES

1. Kovalev V.N., Zhuravlev N.S., Krasnikova T.A., Stepanova S.I., Isakova T.I. 2002. [Resource studies of medicinal plants]. Kharkiv. 56 p. (In Russian)
<https://gnosy.nuph.edu.ua/wp-content/uploads/2015/01/ресурсоведение-методичка.pdf>
2. Olennikov D.N. 2022. The ethnopharmacological uses, metabolite diversity, and bioactivity of *Rhaponticum uniflorum* (*Leuzea uniflora*): a comprehensive review. — *Biomolecules*. 12(11): 1720.
<https://doi.org/10.3390/biom12111720>
3. Zhen D., Liu C., Huang T., Fu D., Bai X., Ma Q., Jiang M., Gong G. 2022. Ethanol extracts of *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC inflorescence ameliorate LPS-mediated acute lung injury by alleviating inflammatory responses via the Nrf2/HO-1 signaling pathway. — *J. Ethnopharmacol.* 296: 115497.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2022.115497>
4. Markova K.V., Razuvaeva Y.G., Toropova A.A., Olennikov D.N. 2022. Morphological assessment of neuroprotective effects of *Rhaponticum uniflorum* and *Serratula centauroides* dry extracts in hypoxia/reoxygenation. — *J. Biomed.* 18(1): 56–62. (In Russian)
<https://journal.scbmt.ru/jour/article/view/1365/0>
5. Razuvaeva Y.G., Markova K.V., Toropova A.A., Olennikov D.N. 2020. Influence of *Rhaponticum uniflorum* dry extract on the behavior of white rats in positive supported tests. — *Problems of biological, medical and pharmaceutical chemistry*. 23(11): 28–33. (In Russian)
<https://doi.org/10.29296/25877313-2020-11-05>
6. Olennikov D.N., Kashchenko N.I. 2018. *Rhaponticum uniflorum*: chemical components and biological activity. — *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya*. 2: 5–20. (In Russian)
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2018023449>
7. [Flora of Siberia. Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)]. 1997. V. 11. Novosibirsk. 296 p. (In Russian)
8. [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Vol. 5: Family Asteraceae (Compositae). Part. 2. Genera Echinops – Youngia]. 2010. St. Petersburg; Moscow. 312 p. (In Russian)
9. [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. V. 7: Family Asteraceae (Compositae)]. 1993. St. Petersburg. 352 p.
10. Khaidav Ts., Altanchimeg B., Varlamova T.S. 1985. [Medicinal plants in Mongolian medicine]. 2nd. ed. Ulaanbaatar. 390 p. (In Russian)
11. Khaidav Ts., Menshikova T.A. 1978. [Medicinal plants in Mongolian medicine]. Ulaanbaatar. 191 p. (In Russian)
12. [Wild useful plants of the flora of the Mongolian People's Republic]. 1985. Leningrad. 235 p. (In Russian)
13. Shreter A.I., Valentinov B.G., Naumova E.M. 2000. [Natural raw materials of Chinese medicine. V. 1]. Moscow. 525 p. (In Russian)
14. Batorova S.M., Yakovlev G.P., Aseeva T.A. 2013. [Handbook of Medicinal Plants of Traditional Tibetan Medicine]. Novosibirsk. 292 p. (In Russian)
15. Gammerman A.F., Semichov B.V. 1963. [Dictionary of Tibetan-Latin-Russian names of medicinal plant raw materials used in Tibetan medicine]. Ulan-Ude. 180 p. (In Russian)
16. Aseeva T.A., Dashiev D.B., Dashiev A.D., Nikolaev S.M., Surkova N.A., Chekhirova G.V., Iurina T.A. 2008. [Tibetan medicine from the Buryats]. Novosibirsk. 324 p. (In Russian)
17. Shantanova L.N., Olennikov D.N., Matkhanov I.E., Gulyaev S.M., Toropova A.A., Nikolaeva I.G., Nikolaev S.M. 2021. *Rhaponticum uniflorum* and *Serratula centauroides* extracts attenuate emotional injury in acute and chronic emotional stress. — *Pharmaceuticals*. 14(11): 1186.
<https://doi.org/10.3390/ph14111186>
18. Khobrakova V.B., Tugarina Y.A., Toropova A.A., Olennikov D.N., Abidueva L.R. 2022. Effect of the dry *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. extract on the state of the immune and antioxidant systems of the body in experimental immunodeficiency. — *Problems of biological, medical and pharmaceutical chemistry*. 25(1): 43–49.
<https://doi.org/10.29296/25877313-2022-01-07> (In Russian)
19. Markova K.V., Toropova A.A., Razuvaeva Y.G., Olennikov D.N. 2022. Studying of the anti-ischemic action of *Rhaponticum uniflorum* and *Serratula centauroides* dry extracts on a model of bilateral occlusion of the carotid arteries. — *Acta Biomedica Scientifica*. 7(1): 28–36. (In Russian)
<https://doi.org/10.29413/ABS.2022-7.1.4>
20. Poniatovskaya V.M. 1964. [Recording the abundance and features of species distribution in natural plant communities]. — In: [Field geobotany. Vol. 3]. Moscow, Leningrad. P. 209–299. (In Russian)
21. Korchagin A.A. 1964. [Species (floristic) composition of plant communities and methods of its study]. — In: [Field geobotany. Vol. 3]. Moscow, Leningrad. P. 39–62. (In Russian)
22. Larkina T.P., Sadakova K.A. 2017. [Botany: Fundamentals of phytocenology and plant geography: A study guide]. Perm. 96 p. (In Russian)
23. [Methodology for determining stocks of medicinal plants]. 1986. Moscow. 51 p. (In Russian)

24. [Guidelines for the study of resources of medicinal plants in Siberia]. 1988. Abakan. 93 p. (In Russian)
25. Budantsev A.L., Kharitonova N.P. 2006. [Resource studies of medicinal plants]. St. Petersburg. 84 p. (In Russian)
26. Grummo D.G., Zelenkevich N.A., Sozinov O.V., Kuzmicheva N.A. 2022. Resource assessment of *Menyanthes trifoliata* (Menyanthaceae) of the Dikoe forest-mire complex (Belovezhskaya Pushcha). — Rastitelnye resursy. 58(1): 20–28. (In Russian)
<https://doi.org/10.31857/S0033994622010046>
27. Zaitsev G.N. 1990. [Mathematics in experimental botany]. Moscow. 296 p. (In Russian)
28. Sambuu A.D., Shaulo D.N. 2019. Distribution and reserves of *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) raw materials in the Republic of Tuva. — Rastitelnye resursy. 55(4): 463–472. (In Russian)
<https://doi.org/10.1134/S0033994619040113>

РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

РЕСУРСЫ МЕДОНОСНЫХ И БЕЗНЕКТАРНЫХ ПЕРГАНОСНЫХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНА ПО МАТЕРИАЛАМ МЕЛИССОПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

© 2023 г. Р. Г. Курманов*

Институт геологии УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия

*e-mail: ravil_kurmanov@mail.ru

Поступила в редакцию 11.04.2023 г.

После доработки 24.08.2023 г.

Принята к публикации 04.09.2023 г.

Проведено палинологическое исследование 82 проб среднеазиатского и казахстанского меда с целью определения ресурсов основных медоносных и безнектарных перганоносных растений. Полученные результаты позволили установить 8 продуктивных зон пчеловодства на изучаемой территории. Выделенные зоны можно объединить в 2 большие группы: северную и южную, между которыми находится переходная полоса (зона 3, хребет Джунгарский Алатау), где получают меда со смешанными палинологическими характеристиками. В северной части (зоны 1 и 2, Северный и Восточный Казахстан) важными медоносами среди дикоросов являются *Origanum vulgare* L., *Rubus idaeus* L., виды рода *Salix* L., среди культурных растений – *Helianthus annuus* L., *Sinapis alba* L., среди безнектарных перганоносов – *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Южнее, (зоны 4–8; Южный и Юго-Восточный Казахстан, Кыргызстан, Таджикистан и Узбекистан), основными естественными медоносами являются виды родов *Salvia* L., *Thymus* L., *Alhagi Tournef. ex Adans.* и *Tamarix* L., *Halimodendron halodendron* (Pall.) C.K. Schneid., *Psoralea drupacea* Bunge, ценными медоносными с.-х. культурами – *Gossypium hirsutum* L., виды рода *Onobrychis* Mill., сорными медоносами – *Echium vulgare* L., *Onopordum acanthium* L., виды рода *Sophora* L., безнектарными перганоносами – представители родов *Hypericum* L., *Artemisia* L., *Plantago* L. и семейства *Chenopodiaceae*.

Ключевые слова: медоносно-перганоносная флора, пыльцевой анализ меда, продуктивные зоны пчеловодства, Средняя Азия, Казахстан

DOI: 10.31857/S0033994623040076, EDN: XPSJCQ

По различным данным на территории Средней Азии и Казахстана произрастает около 9.3–9.5 тыс. видов сосудистых растений, 20% из которых являются эндемичными [1, 2]. Списки флоры рассматриваемого региона продолжают постоянно пополняться. Так, к примеру, за два последних десятилетия появились сообщения о находках более двух десятков новых видов [3–8]. Стоит отметить, что более 75% от всего флористического разнообразия региона (около 7 тыс. видов) сосредоточено в горах. При том, что основными природными зонами Средней Азии и Казахстана являются пустыни, полупустыни и степи, покрывающие почти 75% территории [9].

Ресурсы медоносно-перганоносной флоры в пределах рассматриваемой территории лучше всего изучены в Казахстане и Узбекистане. Практическое значение для пчеловодства в Казахстане имеют более 200 видов растений. Основными типами взятков являются гречишный, донниково-гречишный, эспарцетово-подсолнечниковый, караганово-дудниково-соссюрейный,

псоралеино-люцерново-хлопчатниковый, чингильно-верблюжьеколючковый и горный. По климатическим и медосборным условиям всю территорию Казахстана можно разделить на 6 четко выраженных пчеловодных зон: восточную, юго-восточную, южную, западную, северную и центральную [10]. В трех из них (Северо-Казахстанская, Восточно-Казахстанская и Алма-Атинская области) сосредоточено свыше 82% медоносных ресурсов страны [11].

Дикорастущие медоносы Узбекистана представлены 964 видами, среди которых основными являются около 100. К безнектарным перганоносам отнесены 113 видов растений. Зонирование медоносных угодий страны проведено по поясам: равнинная часть (пустыня), предгорья (пустынно-степной пояс и нижняя часть горно-степного пояса), низко- и среднегорье (верхняя часть горно-степного пояса, пояс широколиственных и темнохвойных лесов и мезофильных арчовников). В пределах пустынь, занимающих большую часть территории Узбекистана, важными медоносно-

перганосными ресурсами обладают тугайные и галофильные растительные сообщества. Из-за низкой медопродуктивности естественных медоносных угодий развито кочевое пчеловодство. На орошаемых территориях медосбор обеспечивают разнообразные культурные растения — *Gossypium hirsutum* L., виды рода *Medicago* L., овоще-бахчевые, плодовые, декоративные и масличные культуры. Как и в Казахстане, наиболее развитыми в отношении пчеловодства являются предгорные районы, отличающиеся более богатой флорой и растительностью. Занимающие небольшую территорию низко- и среднегорные области относятся к наиболее перспективным для дальнейшего развития пчеловодства в регионе, так как здесь сосредоточено больше половины видов медоносной флоры Узбекистана (60%) [12, 13].

В Кыргызстане насчитывается около 400 видов медоносных и перганосных растений. Широко распространено кочевое пчеловодство, что обусловлено наличием безвзяточных периодов. Кочевка ведется из степной зоны (весна—первая половина лета) к предгорьям (вторая половина лета) и в верхние пояса гор, вплоть до субальпийских лугов (осень). В степных и предгорных районах в летний период лучшими медоносами и перганосами являются представители семейств Fabaceae, Lamiaceae, Boraginaceae и Asteraceae. Среди представителей семейства Fabaceae стоит выделить *Trifolium repens* L., виды родов *Melilotus* Tourn., *Astragalus* L. и *Hedysarum* L.; среди представителей семейства Lamiaceae — виды родов *Zizifora* Adans., *Salvia* L., *Scutellaria* и *Nepeta* L.; среди Boraginaceae — виды рода *Echium* L.; среди Asteraceae — виды рода *Artemisia* L. и др. Осенняя медоносно-перганосная флора скудная [14].

В Таджикистане произрастает более 170 видов медоносных растений [15]. Наиболее детально медоносно-перганосные ресурсы изучены на примере северных регионов [16] и заповедных территорий в центральной части страны [17]. Установлено, что основные ресурсные виды сосредоточены в предгорных и горных районах. При этом в специфических условиях высокогорных районов эффективно стационарное пчеловодство, где пасеки специализируются на производстве горного меда. На остальной территории, в основном в пределах самой орошаемой Хатлонской области, перспективным считается кочевое пчеловодство, базирующееся на медосборе с сельскохозяйственных культур [18].

В целом в Средней Азии и Казахстане источником нектара и пыльцы являются около 500 видов растений [2]. Этот внушительный список, сформированный на основе мониторинга посещаемости пчелами растений и на данных нектаропродуктивности, отражает лишь теоретический медоносно-перганосный потенциал видов.

Достоверно описать медоносно-перганосную флору позволяют только результаты палинологического анализа. Анализ региональных особенностей пыльцевых спектров меда дает возможность выявить характерные комбинации пыльцы и на их основе проследить территориальные границы продуктивных зон пчеловодства. Мелиссопалинологические исследования в Средней Азии и Казахстане проводятся с 2013 г. при непосредственном участии автора [18–20].

Целью работы является выделение ресурсов основных медоносов и безнектарных перганосов Средней Азии и Казахстана и зонирование медоносных угодий на основе мелиссопалинологических данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор образцов меда на палинологический анализ производили в 2013–2021 гг. Всего было проанализировано 82 пробы меда, в т.ч. 30 образцов из Казахстана (Северо-Казахстанская, Восточно-Казахстанская, Жетысуская, Алматинская, Туркестанская и Кызылординская области), 19 — из Кыргызстана (Чуйская, Таласская, Нарынская, Джалал-Абадская и Ошская области), 22 — из Таджикистана (Хатлонская область, районы республиканского подчинения: Турсунзадевский, Варзобский, Нурабадский и Сангвор, Горно-Бадахшанская автономная область), 11 — из Узбекистана (южные области).

Исследование проводили с помощью общепринятой мелиссопалинологической методики [21]. Диагностику пыльцевых зерен проводили на уровнях вида, рода и семейства. При выделении монофлорных видов меда, произведенных из нектара преимущественно одного вида растения, использовали европейские характеристики [22] и российские стандарты (ГОСТ Р 31766-2012. “Меды монофлорные. Технические условия”): более 45% пыльцы основного медоноса для подсолнечникового, синякового, малинового, ивового, эспарцетового и горчичного меда. Для душицевого, караганового, чингилевого, псоралеевого (аккураевого) и софорового (талхакового) видов также использован данный критерий выделения монофлорного меда.

Для диагностики видов меда, содержащих небольшие проценты пыльцы основного медоноса, применяли следующие характеристики: более 1.2% пыльцы *Gossypium hirsutum* — хлопчатниковый, более 5% пыльцы *Onopordum acanthium* L. — татарниковый, более 13% пыльцы видов рода *Thymus* — тимьяновый и более 15% пыльцы видов рода *Salvia* — шалфейный [23–25]. Данных о содержании пыльцы видов рода *Alhagi* и *Tamarix* в пыльцевых спектрах монофлорных медов нет, поэтому при выделении монофлорного верблю-

Таблица 1. Пыльцевые комбинации в меде, характерные для выделенных зон
Table 1. Characteristic pollen combinations in honey, typical for selected zones

Зона Zone	Комбинация пыльцы Pollen combination	% в зоне % in zone
1	<i>Salix</i> sp.— <i>Rubus idaeus</i> — <i>Caragana</i> sp.— <i>Filipendula ulmaria</i> *	71
2	<i>Origanum vulgare</i> — <i>Filipendula ulmaria</i> *	100
3	<i>Rubus idaeus</i> — <i>Malus</i> sp./ <i>Pyrus</i> sp.— <i>Angelica decurrens</i> — <i>Angelica sylvestris</i> — <i>Lamium album</i> — <i>Caragana</i> sp.— <i>Salvia</i> sp.— <i>Onobrychis</i> sp.— <i>Allium</i> sp.— <i>Hypericum</i> sp.*	100
4	<i>Halimodendron halodendron</i> — <i>Alhagi</i> sp.— <i>Chenopodiaceae</i> *	70
5	<i>Onobrychis</i> sp.— <i>Echium vulgare</i>	72
6	<i>Thymus</i> sp.— <i>Onobrychis</i> sp.— <i>Echium vulgare</i> — <i>Hypericum</i> sp.*	78
7	<i>Gossypium hirsutum</i> — <i>Poaceae</i> , в т. ч. <i>Zea mays</i> *— <i>Cyperaceae</i> *— <i>Plantago</i> sp.*	75
8	<i>Salvia</i> sp.— <i>Hypericum</i> sp.*— <i>Plantago</i> sp.*	78

Примечание: * — безнектарные перганосные растения.
 Note: * — non nectariferous polleniferous plants.

жьюколючкового (джантакового, янтакового) и тамариксового (жынгылового) меда использовали органолептический метод анализа.

При идентификации падевого и смешанного меда руководствовались российским стандартом ГОСТ Р 19792-2017 “Мед натуральный. Технические условия” (падевый индекс для падевого меда >3, для смешанного — 1–3). При выделении списка безнектарных перганосов использованы европейские и российские аналоги [22, 26, 27].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в изученных 82 пробах меда идентифицированы типы пыльцы 163 таксонов из 59 семейств. 131 таксон отнесен к медоносам, 32 — к безнектарным перганосам. В целом 48 типов пыльцы определено до вида, 96 — до рода и 19 — только до семейства. Анализ палинологического состава позволил выделить специфические комбинации пыльцы, охарактеризовавшие 8 продуктивных зон пчеловодства на рассматриваемой территории (табл. 1).

К основным среднеазиатским и казахстанским медоносам, обеспечивающим сбор монофлорного меда, можно отнести небольшое количество растений. Самыми значительными медовыми ресурсами обладают представители семейства *Fabaceae* (выявлено 22 пробы монофлорного меда), *Lamiaceae* (11 образцов) и *Malvaceae* (9 образцов). Среди *Fabaceae* следует выделить виды родов *Onobrychis*, *Alhagi*, *Sophora*, а также *Halimodendron halodendron* (Pall.) C.K. Schneid. и *Psoralea drupacea* Bunge. В пределах изучаемой территории встречается 20 видов рода *Onobrychis*, к важным медоносам относят *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *O. antasiatica* Khin., *O. seravschanica* B. Fedtsch. и *O. chorassanica* Bunge. Ценными медоносами среди представителей рода *Alhagi* явля-

ются 4 вида: *Alhagi pseudoalhagi* (M.B.) Desv., *A. kirghisorum* Schrenk., *A. sparsifolia* Shap. и *A. persarum* Boiss. ex Buhse. Среди видов рода *Sophora* сорными являются *Sophora alopecuroides* L. и *S. pachycarpa* Schrenk ex C.A. Mey., культивируется *S. japonica* L.

Среди представителей семейства *Lamiaceae* важную медоносную роль играют виды родов *Salvia* и *Thymus*, а также *Origanum vulgare* L. В Средней Азии и Казахстане отмечено 34 вида рода *Salvia*, важными медоносами среди них являются *Salvia virgata* Jacq. и *S. deserta* Schang. Среди видов рода *Thymus* (встречается 16 видов) широкое распространение имеют *Thymus seravschanicus* Klok. и *T. diminutus* Klok.

Основным медоносом в составе семейства *Malvaceae* является *Gossypium hirsutum* (табл. 2). Среди растений, обеспечивающих пчел исключительно пыльцой, следует выделить *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., виды рода *Hypericum* (представлен 6 видами) и *Plantago* (20 видов), представителей семейств *Poaceae*, *Cyperaceae* и *Chenopodiaceae*.

В целом весомый вклад в палиноспектры проанализированных образцов меда вносят 18 семейств (табл. 3). Наиболее широко среди них представлены семейства *Asteraceae* (25 таксонов), *Fabaceae* (20), *Rosaceae* (14) и *Ariaceae* (13). Ниже приводится характеристика выделенных зон пчеловодства на изученной территории.

1 зона (Казахстан: Северо-Казахстанская и Восточно-Казахстанская область — равнины и предгорья). В степных и лесостепных районах северного и восточного Казахстана в ключевую группу представителей медоносной и безнектарной перганосной флоры входят *Salix* sp. — *Rubus idaeus* — *Caragana* sp. — *Filipendula ulmaria*. Среди изученных проб отмечен монофлорный ивовый мед. Наряду с вышеуказанными медоносами, важную ресурсную роль играют с.-х. культуры:

Таблица 2. Особенности пыльцевого состава изученных проб меда
Table 2. Features of pollen composition of the studied honey samples

Характеристики меда Characteristics of honey	Зоны Zones							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Число определенных таксонов, выявленных в меде Number of taxa identified from honey samples	76	19	59	51	85	67	92	87
Число проб Number of samples								
Общее количество проб Total number of samples	7	5	3	10	18	9	12	18
Падевые и смешанные меда Honeydew and mixed honey	—	—	—	1	3	2	1	2
Полифлорные пробы меда, общее число проб Polyfloral honey, total number of samples	4	3	2	—	4	4	—	6
Монофлорные виды меда, общее число проб: Monofloral types of honey, total number of samples	3	2	1	9	11	3	11	10
— горчичный <i>Sinapis alba</i>	1	—	—	—	—	—	—	—
— ивовый <i>Salix</i> sp.	1	—	—	—	—	—	—	—
— подсолнечниковый <i>Helianthus annuus</i>	1	—	—	—	—	—	—	—
— душицевый <i>Origanum vulgare</i>	—	2	—	—	—	—	—	—
— малиновый <i>Rubus idaeus</i>	—	—	1	—	—	—	—	—
— верблюжьего колючкового <i>Alhagi</i> sp.	—	—	—	5	—	—	—	—
— чингилевый <i>Halimodendron halodendron</i>	—	—	—	3	—	—	—	—
— тамариковый <i>Tamarix</i> sp.	—	—	—	1	—	—	—	—
— эспарцетовый <i>Onobrychis</i> sp.	—	—	—	—	9	1	—	—
— синяковый <i>Echium vulgare</i>	—	—	—	—	1	—	—	—
— шалфейный <i>Salvia</i> sp.	—	—	—	—	1	—	—	5
— тимьяновый <i>Thymus</i> sp.	—	—	—	—	—	2	—	1
— хлопчатниковый <i>Gossypium hirsutum</i>	—	—	—	—	—	—	9	—
— софоровый <i>Sophora</i> sp.	—	—	—	—	—	—	1	3
— псоралеевый <i>Psoralea drupacea</i>	—	—	—	—	—	—	1	—
— татарниковый <i>Onopordum acanthium</i>	—	—	—	—	—	—	—	1

Helianthus annuus L., *Sinapis alba* L., *Brassica napus* L., *Fagopyrum esculentum* Moench, первые два вида дают монофлорный мед. Нередко в выделенных пыльцевых спектрах встречается пыльца садовых растений: *Malus* sp., *Pyrus* sp., *Prunus* sp., *Cerasus* sp. и *Parthenocissus* sp.

2 зона (Казахстан: Восточно-Казахстанская область — Алтайские горы, г. Белуха) (рис. 1). Ресурсы медоносно-пергааносной флоры данной горной зоны представлены преимущественно группой *Origanum vulgare* — *Filipendula ulmaria*. Первый вид обеспечивает получение монофлорного душицевого меда, второй является основным источником пыльцы для пчел. К другим ха-

рактерным медоносам зоны относятся *Angelica decurrens* Ledeb., *Trifolium repens*, *T. montana* (L.) Sojak, *Rubus idaeus* L., *Cynoglossum* sp., *Salix* sp., *Saussurea* sp. и виды семейства Brassicaceae. Они также имеют ресурсное значение, учитывая, что больше половины изученных проб меда (3 из 5) являются полифлорными. Несмотря на очень низкое разнообразие диагностированных таксонов, медоносный потенциал данной зоны позволяет вести стационарное пчеловодство, обеспечивая пчел непрерывным взятком.

3 зона (Казахстан: Жетысуская область — хребет Джунгарский Алатау). Пыльцевая комбинация, характеризующая мед этой горной зоны, является

Таблица 3. Доля пыльцы основных семейств в палиноспектрах изученных проб меда
Table 3. The proportion of pollen of the major families in the pollen spectra of the studied honey samples

Семейство Family	Зона Zone							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	доля пыльцы, % the proportion of pollen, %							
Медоносы Melliferous plants								
Brassicaceae	1–84	0–13	0–1	0–0.4	0–19	0–5	0–15	0–14
Salicaceae	0–49	0–13	0–2	0–9	0–21	0–1	0–3	0–5
Asteraceae	0–53	0–25	0–8	0–13	0–47	0–8	1–35	0–57
Lamiaceae	0–7	17–56	3–15	0–2	0–33	5–73	0–32	0–61
Rosaceae	2–32	0–7	6–47	0–5	0–10	0–11	0–3	0–13
Fabaceae	2–46	0–10	20–42	3–99	3–99	1–79	6–95	4–96
Lythraceae	0–3	0	0–1	0–69	0	0	0	0–1
Tamaricaceae	0	0	0	0–92	0	0	0–69	0
Boraginaceae	0–8	0–64	2–12	0–0,3	0–49	0–43	0–39	0–64
Apiaceae	0–5	0–12	11–35	0	0–13	0–45	0–16	0–27
Alliaceae	0–1	0	1–7	0–1	0–10	0–17	0–20	0–21
Malvaceae	0	0	0	0	0	0–1	0.5–15	0
Безнектарные перганоносцы Non nectariferous polleniferous plants								
Rosaceae	0–36	4–22	0–17	0–1	0–13	0–6	0–1	0–1
Chenopodiaceae	0	0	0–1	0–88	0–11	0	0–45	0–5
Hypericaceae	0–2	0	2–6	0–3	0–80	8–50	0–34	0–32
Plantaginaceae	0–1	0–2	0	0–4	0–12	0–3	0–6	0–14
Poaceae	0–2	0	0–1	0–8	0–1	0–2	0–23	0–12
Cyperaceae	0–1	0	0	0–2	0–1	0	0–8	0–1
Asteraceae	0–2	0	0–14	0–1	0–9	0–2	0–27	0–50
Polygonaceae	0–1	0	0	0–0.3	0–2	0–1	0–39	0–60

Примечание. Серым выделены максимальные показатели содержания пыльцы основных семейств.
 Note. The maximum pollen content of the major families is highlighted in gray.

переходной: *Rubus idaeus* — *Malus* sp./*Pyrus* sp. — *Angelica decurrens* — *Angelica sylvestris* L. — *Lamium album* L. — *Caragana* sp. — *Salvia* sp. — *Onobrychis* sp. — *Allium* sp. — *Hypericum* sp. В целом в палиноспектрах меда обычно пыльца выявленных ранее дикорастущих медоносов, которые обеспечивают получение монофлорного меда (малиновый). Однако с севера на юг идет увеличение ресурсной роли горностепных медоносных растений (*Hedysarum* sp. и *Salvia* sp.). Аналогичная ситуация отмечается и в группе безнектарных перганоносцев. В спектрах меда начинают чаще встречаться пыльцевые зерна видов рода *Hypericum*, а *Filipendula ulmaria* постепенно теряет свое ресурсное значение. Важно отметить, что пыльца *Filipendula ulmaria* в составах меда

из Южного и Юго-Восточного Казахстана, а также Средней Азии уже не выделяется. Этот факт соотносится с южной границей ареала данного вида, что делает его важным географическим маркером.

На основе полученных данных образцы меда из первых двух зон с переходной зоной 3 могут быть объединены в северную группу. Они в палинологическом плане очень сильно похожи на западносибирские меда, которые получают в Кемеровской области Алтайском крае и Республике Алтай [28]. Это связано с тем, что флора Средней Азии и Казахстана обогащена элементами, характерными для таежной зоны из-за расположения на границе двух флористических подцарств, бо-

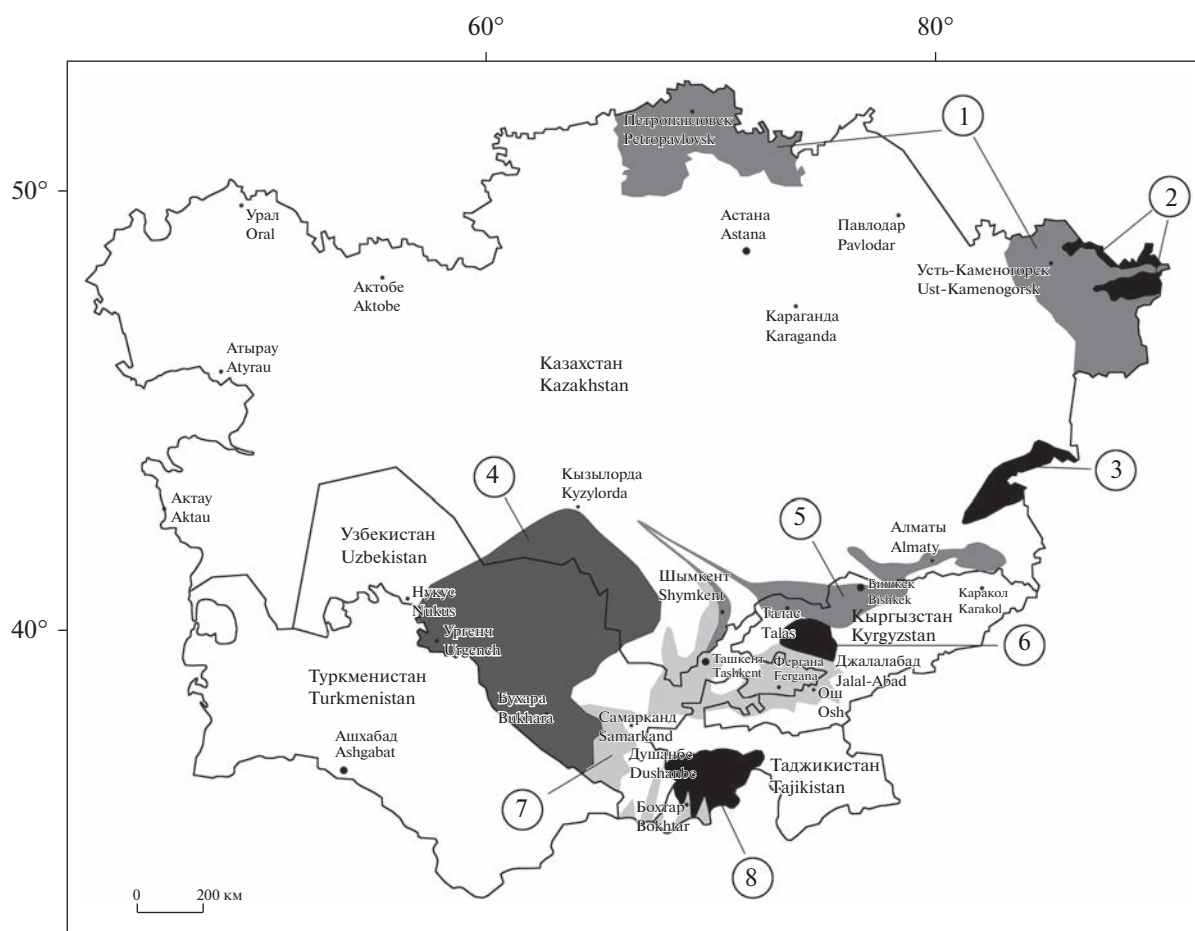


Рис. 1. Продуктивные зоны пчеловодства Средней Азии и Казахстана, выделенные на основе мелиссопалинологических данных.

Fig. 1. Productive zones of beekeeping in Middle Asia and Kazakhstan, identified by the melissopalynological data.

реального и древнесредиземноморского [29]. В частности, на то, что видами типичными для бореальной сибирской флоры богат растительный покров хребта Джунгарский Алатау, выделяемый нами в зону 3, ранее указывал Р.В. Камелин [30].

4 зона (Казахстан: Кызылординская область — пустыня Кызылкум и оазисы; Узбекистан: южные области — пустыня Каракумы и оазисы) характеризуется комбинацией пыльцы *Halimodendron halodendron* — *Alhagi* sp. — *Chenopodiaceae*. Здесь возможно получение верблюжьеколючкового (5 проб), чингилевого (3) и тамариксового (1) монофлорного меда. Дополнительными источниками нектара являются прибрежные: виды родов *Salix* и *Lythrum*; культурные: *Helianthus annuus*, *Prunus* sp. / *Cerasus* sp.; сорные растения: *Centaurea cyanus* L.

5 зона (Казахстан: Алматинская область — Кегенская впадина и предгорья Заилийского Алатау, Туркестанская область — предгорья Сырдарьинского Каратау; Кыргызстан: Чуйская, Таласская, Нарынская области — предгорья Киргизского

хребта и горные долины Суусамыр, Талас и Чаек). В предгорьях и межгорных впадинах хребтов Северного и Западного Тянь-Шаня основным медоносом выступает виды рода *Onobrychis*, обеспечивающий сбор большей части монофлорного меда (9 образцов). Пыльца *Echium vulgare* L. в изученных пробах встречается так же часто, как и пыльцевые зерна представителей рода *Onobrychis*, однако синяковый мед получают очень редко (1 проба). Также редко встречается и шалфейный мед (1 образец). К другим растениям, имеющим важное значение при характеристике медоносных ресурсов зоны, относятся *Centaurea diffusa*, *Rubus idaeus* представители родов *Melilotus*, *Hedysarum*, *Salix*. В этой зоне также выявлены падевые и смешанные меда. Среди безнектарных пергаанов наибольший интерес для пчел представляют виды из родов *Artemisia* и *Hypericum*.

6 зона (Кыргызстан: Джалал-Абадская область — хребты Суусамыр-Тоо и Ферганский). Для медов данной горной зоны, которые собирают на территории Внутреннего и Юго-Западного Тянь-Шаня, характерна следующая комбинация пыльцы:

Thymus sp. — *Onobrychis* sp. — *Echium vulgare* — *Hypericum* sp. Монофлорных проб немного: тимьяновый (2 образца) и эспарцетовый (1 проба) мед. В сбор полифлорных медов весомый вклад вносят представители семейства *Ariaceae*: *Angelica decurrens*, *Heracleum* sp., а также горностепные медоносы *Salvia* sp., *Hedysarum* sp., *Allium* sp. и *Cynoglossum* sp. Отмечены смешанные меда. Основными перганоносными растениями являются виды рода *Hypericum*.

7 зона (Казахстан: Туркестанская обл. — Голдная степь; Кыргызстан: Джалал-Абадская и Ошская обл. — восточная окраина Ферганской долины; Таджикистан: Хатлонская обл. — Вахшская долина, районы республиканского подчинения: Нурабадский — Гиссарский хребет; Узбекистан: южные области — пустыня Каракумы) — зона возделывания *Gossypium hirsutum*, представляющая собой участки орошаемого земледелия преимущественно в пустынной зоне. Образцы меда, содержащие пыльцевые зерна *Gossypium hirsutum*, отличаются от остальных схожим составом пыльцы безнектарных перганоносов: представители семейства *Roaceae*, в т.ч. *Zea mays* L. — *Cyperaceae* — *Plantago* sp. Также часто в них встречается пыльца сорных растений *Artemisia* sp., *Xanthium* sp. и видов семейства *Chenopodiaceae*. Посевы *Gossypium hirsutum* сосредоточены не только в пустынях (Казахстан, Узбекистан), но и в предгорьях (Кыргызстан) и горах (Таджикистан), поэтому сопутствующие ему медоносы очень разнообразны: *Thymus* sp., *Onopordum acanthium*, *Tamarix* sp., *Halimodendron halodendron* и *Alhagi* sp. В предгорьях, в пределах орошаемых угодий, также возможен сбор монофлорного меда с *Psoralea drupacea* и *Sophora* sp.

8 зона (Таджикистан: Хатлонская область — предгорья Гиссарского хребта и Памира, районы республиканского подчинения: Турсунзаевский — Гиссарская долина, Варзобский и Нурабадский — Гиссарский хребет, Сангвор и Горно-Бадахшанская автономная область — Дарвазский хребет). Еще одна горная зона выделена на территории Памиро-Алая. Важнейшим медоносом региона является виды рода *Salvia*, безнектарными перганоносами — родов *Hypericum* и *Plantago*. В основном здесь получают монофлорные виды меда с представителей семейства *Lamiaceae*: шалфейный (5 проб) и тимьяновый (1). В Хатлонской области территория хорошо освоена и сильно синантропизирована, на что указывает большое количество монофлорных медов, получаемых с *Sophora* sp. (3 образца), а также значительное участие в пыльцевых спектрах меда различных культурных (*Helianthus annuus*, *Sinapis alba*, кориандр посевной *Coriandrum sativum* L., *Gleditsia* sp.), и синантропных растений (*Trifolium repens* и *Echium vulgare*, *Artemisia* sp. и *Xanthium* sp.). В западной части Гиссарского хребта ресурсное значение имеют виды родов *Inula*, *Centaurea*, *Allium*, *Polygonum* и

Plantago, в восточной части — виды родов *Cynoglossum*, *Allium* и *Plantago*, *Onopordum acanthium*. В пределах Дарвазского хребта Памира шалфейный медосбор дополняют *Coriandrum sativum* и виды таких родов как *Heracleum*, *Inula*, *Eremurus* и *Hypericum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами мелиссопалинологические материалы в целом согласуются с опубликованными ранее характеристиками кормовой базы пчеловодства в Средней Азии и Казахстане. Ресурсная роль большинства медоносных растений равнинной части подтверждается палинологически. Причем источниками монофлорного меда являются преимущественно сельскохозяйственные культуры и дикорастущие медоносы пустыни, что обусловлено большими площадями их произрастания и низким разнообразием медоносов вокруг. Стоит, впрочем, отметить, что среди культурных видов есть немало исключений. Так, к примеру, в изученных пробах меда пыльца таких культур как виды родов *Medicago* и *Melilotus*, *Carthamus tinctorius* L., *Phacelia tanacetifolia* Benth., представители семейства *Cucurbitaceae*, встречается спорадически и в небольших объемах, несмотря на то, что они характеризуются значительным медоносным потенциалом. Аналогичная ситуация свойственна и для большинства древесно-кустарниковых растений: *Robinia pseudoacacia* L., видов родов *Acer*, *Tilia*, *Elaeagnus*, *Rhus* и *Juglans*.

Благодаря проведенным исследованиям ресурсы медоносно-перганоносной флоры горных и предгорных районов были существенно детализированы. Несмотря на большой список опубликованных ранее горных медоносных видов, ключевую роль на практике играют лишь представители семейства *Lamiaceae* (*Origanum vulgare*, виды родов *Salvia* и *Thymus*). К важным сопутствующим медоносам отнесены виды родов *Allium*, *Hedysarum*, *Cynoglossum*, *Eremurus*, *Heracleum* и *Angelica*.

При выделении продуктивных зон существенное значение имела пыльца безнектарных перганоносных растений. В частности, пыльцевые зерна *Filipendula ulmaria* были выделены в медах из северных и восточных зон (1–3), пыльца *Hypericum* sp. оказалась свойственна спектрам горных медов (3, 6 и 8), а пыльцевые зерна *Chenopodiaceae* были типичны для пыльцевых составов меда из пустынь (4). Подобные особенности ресурсов безнектарных перганоносов на изучаемой территории ранее никем не указывались.

БЛАГОДАРНОСТИ

Лабораторные исследования проведены в рамках реализации Государственной бюджетной темы № FMRS-2022-0010.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Li W., Tojibaev K.Sh., Hisoriev H., Shomurodov Kh.F., Luo M., Feng Y., Ma K. 2020. Mapping Asia Plants: Current status of floristic information for Central Asian flora. — Glob. Ecol Conserv. 24: e01220. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01220>
2. Zhang Y., Zhang D., Li W., Li Y., Zhang Ch., Guan K., Pan B. 2020. Characteristics and utilization of plant diversity and resources in Central Asia. — Regional Sustainability. 1: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.regsus.2020.08.001>
3. Лазьков Г.А. 2014. Новый вид рода *Delphinium* L. (Ranunculaceae) из Кыргызстана. — Новости систематики высших растений. 45: 26–28. <https://doi.org/10.31111/novitates/2014.45.26>
4. Лазьков Г.А., Ключков Е.В., Дегтярева Г.В. 2011. Новый вид рода *Bunium* (Umbelliferae) из Киргизии. — Бот. журн. 96(7): 967–970. <http://en.arch.botjournal.ru/?t=articles&id=5718>
5. Khassanov F.O., Tojibaev K.Sh. 2010. Two more new *Allium* L. species from the Fergana depression (Central Asia). — Stapfia. 92: 27–28. https://www.zobodat.at/pdf/STAPFIA_0092_0027-0028.pdf
6. Sennikov A.N., Lazkov G.A. 2013. *Allium formosum* Sennikov et Lazkov (Amaryllidaceae), a new species from Kyrgyzstan. — PhytoKeys. 21: 29–36. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.21.4130>
7. Tojibaev K.Sh., de Groot J.J., Naralieva N.M. 2014. *Tulipa intermedia* sp. nov. (Liliaceae) from the Ferghana depression. Uzbekistan. — Nord. J. Bot. 32(5): 546–550. <https://doi.org/10.1111/njb.00374>
8. Tojibaev K.Sh., Karimov F.I., Turginov O.T. 2014. A new species and new records of *Allium* (Amaryllidaceae) for Uzbekistan (Central Asia). — Phytotaxa. 177(5): 291–297. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.177.5.5>
9. Zhang Y.M., Li Y.M., Shen G.M. 2013. Plant Resources and Utilization in Central Asia. Beijing. 328 P. (на китайском)
10. Риб Р.Д. 2004. Пчеловоду Казахстана. Усть-Каменогорск. 408 с.
11. Илашева С.А., Бекманова Г.У., Ауэзов С.А. 2014. Современное состояние пчеловодства Республики Казахстан. — Научные труды ЮКГУ им. М. Ауэзова. 2(29): 185–190. <https://auezov.edu.kz/images/files/02292014.pdf>
12. Хамидов Г.Х. 1987. Медоносные растения Узбекистана и пути их рационального использования. Ташкент. 128 с.
13. Булгакова Л.Л. 1989. Медоносы кочевого пчеловодства. Ташкент. 144 с.
14. Иманбердиева Н.А. 2013. Медоносные растения Ат-Башинской долины Внутреннего Тянь-Шаня. — Наука и новые технологии. 5: 176–179. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25301623>
15. Саидмуратов Х.И., Станюкович К.В. 1982. Таджикистан (Природа и природные ресурсы). Душанбе. 429 с.
16. Шарипов А.Р. 2020. Кормовая база и характеристики медоносных растений Северного Таджикистана. — Наука и инновация. 2: 105–110. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=44385232>
17. Хушназаров М.К. 2008. Основные медоносные и пергааносные растения заповедника “Ромит”. — Доклады Академии наук Республики Таджикистан. 51(10): 775–778. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17586415>
18. Курманов Р.Г., Бобокалонов Д.М. 2015. Пыльцевая характеристика медов Таджикистана. — Кишоварз. 1: 32–34. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23442859>
19. Ишенбаева Н.Н., Курманов Р.Г., Керималиев Ж.К., Гиниятуллин М.Г. 2021. Исследование показателей качества различных видов меда Кыргызстана. — Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 4(60): 72–80. <https://doi.org/10.31563/1684-7628-2021-60-4-72-80>
20. Moldakhmetova G., Kurmanov R., Toishimanov M., Tajiyev K., Nuraliyeva U., Sheraliyeva Zh., Temirbayeva K., Suleimenova Zh. 2023. Palynological, physicochemical, and organoleptic analysis of honey from different climate zones of Kazakhstan. — Caspian Journal of Environmental Sciences. 21(3): 543–553. https://cjes.guilan.ac.ir/article_6931.html
21. Von der Ohe W., Oddo L.P., Piana M.L., Morlot M., Martin P. 2004. Harmonized methods of melissopalynology. — Apidologie. 35(Suppl. 1): S18–S25. <https://doi.org/10.1051/apido:2004050>
22. D’Albore G.R. 1998. Mediterranean Melissopalynology. Perugia. 300 p.

23. Tsigouri A., Passaloglou-Katrali M., Sabatakou O. 2004. Palynological characteristics of different unifloral honeys from Greece. — Grana. 43(2): 122–128.
<https://doi.org/10.1080/00173130310017643>
24. Oddo L.P., Piro R., Bruneau E., Guyot-Declercq C., Ivanov T., Piskulova J., Flamini C., Lheritier J., Marlot M., Russmann H., Von der Ohe W., Von der Ohe K., Gotsiou P., Karabournioti S., Kefalas P., Passaloglou-Katrali M., Thrasyvoulou A., Tsigouri A., Marcazzan G.L., Piana M.L., Piazza M.G., Sabatini A.G., Kerkvliet J., Godinho J., Bentabol A., Ortiz Valbuena A., Bogdanov S., Ruoff K. 2004. Main European unifloral honeys: descriptive sheets. — Apidologie. 35(Suppl. 1): S38–S81.
<https://doi.org/10.1051/apido:2004049>
25. Lušić D., Vahčić N., Marcazzan G.L., Micović V., Lušić D.V., Curic D., Grillenzoni F.-V. 2012. Chemical, sensory and mellissopalynological features of Croatian Common Sage (*Salvia officinalis* L.) honey. — Book of abstracts of the II International Symposium on bee products. Bragança. P. 53.
<https://oa.mg/work/2749350276>
26. Bucher E., Kofler V., Vorwohl G., Zieger E. 2004. Das Pollenbild der Südtiroler Honige. Leifers. 676 p.
27. Курманов Р.Г. 2019. Географическое и ботаническое происхождение башкирского меда. Атлас пыльцы. Уфа. 440 с.
28. Курманов Р.Г. 2020. Зонирование медоносных угодий азиатской части России на основе палинологического анализа меда. — В сб. конф.: Медовый край — медовая Россия: история, традиции, современные тенденции пчеловодства. Уссурийск. С. 232–239.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=44669701&pff=1>
29. Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л. 248 с.
30. Камелин Р.В. 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул. 240 с.

Resources of Melliferous and Polleniferous Plants of Central Asia and Kazakhstan Based on Melissopalynological Analysis

R. G. Kurmanov*

Institute of Geology UFRS RAS, Ufa, Russia

*e-mail: ravil_kurmanov@mail.ru

Abstract—A palynological study of 82 samples of honey from Middle Asia and Kazakhstan was carried out in order to determine the resources of the key melliferous and polleniferous plants. The obtained results made it possible to establish 8 productive beekeeping zones in the studied territory. The most common pollen combinations are identified for each zone. The selected zones can be combined into two large groups: northern and southern, with a transitional area (zone 3, the Dzungarian Alatau mountain ridge) between them, where honey with mixed palynological characteristics is obtained. In the northern part, in zones 1 and 2 (northern and eastern Kazakhstan) *Origanum vulgare* L., *Rubus idaeus* L., *Salix* L. are important wild native melliferous plants, *Helianthus annuus* L., *Sinapis alba* L. are agricultural melliferous plants, and *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. is important polleniferous plant. Further south, in zones 4–8 (south and southeast Kazakhstan, Kyrgyzstan, Tajikistan and Uzbekistan), the principal wild native melliferous plants are *Salvia* L., *Thymus* L., *Alhagi* Tourn. ex Adans., *Halimodendron halodendron* (Pall.) C.K. Schneid., *Tamarix* L., *Psoralea drupacea* Bunge, agricultural melliferous plants — *Gossypium hirsutum* L. and *Onobrychis* Mill., weeds — *Echium vulgare* L., *Onopordum acanthium* L., *Sophora* L., and polleniferous plants — *Hypericum* L., *Artemisia* L., *Plantago* L. and *Chenopodiaceae*.

Keywords: nectariferous and polleniferous flora, pollen analysis of honey, productive zones of beekeeping, Middle Asia, Kazakhstan

ACKNOWLEDGMENTS

The study was carried out within the framework of the State budget theme № FMRS-2022-0010.

REFERENCES

1. Li W., Tojibaev K.Sh., Hisoriev H., Shomurodov Kh.F., Luo M., Feng Y., Ma K. 2020. Mapping Asia Plants: Current status of floristic information for Central Asian flora. — Glob. Ecol Conserv. 24: e01220.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01220>

2. Zhang Y., Zhang D., Li W., Li Y., Zhang Ch., Guan K., Pan B. 2020. Characteristics and utilization of plant diversity and resources in Central Asia. — Reg. Sustain. 1: 1–10.
<https://doi.org/10.1016/j.regus.2020.08.001>
3. Lazkov G.A. 2014. New species of *Delphinium* L. (Ranunculaceae) from Kyrgyzstan. — Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. 45: 26–28.
<https://doi.org/10.31111/novitates/2014.45.26> (In Russian)
4. Lazkov G.A., Kljuykov E.V., Degtyareva G.V. 2011. A new species of the genus *Bunium* (Umbelliferae) from Kirghizia. — Bot. Zhurn. 96(7): 967–970.
<http://en.arch.botjournal.ru/?t=articles&id=5718> (In Russian)
5. Khassanov F.O., Tojibaev K.Sh. 2010. Two more new *Allium* L. species from the Fergana depression (Central Asia). — Stapfia. 92: 27–28.
https://www.zobodat.at/pdf/STAPFIA_0092_0027-0028.pdf
6. Sennikov A.N., Lazkov G.A. 2013. *Allium formosum* Sennikov et Lazkov (Amaryllidaceae), a new species from Kyrgyzstan. — PhytoKeys. 21: 29–36.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.21.4130>
7. Tojibaev K.Sh., de Groot J.J., Naralieva N.M. 2014. *Tulipa intermedia* sp. nov. (Liliaceae) from the Ferghana depression. Uzbekistan. — Nord. J. Bot. 32(5): 546–550.
<https://doi.org/10.1111/njb.00374>
8. Tojibaev K.Sh., Karimov F.I., Turginov O.T. 2014. A new species and new records of *Allium* (Amaryllidaceae) for Uzbekistan (Central Asia). — Phytotaxa. 177(5): 291–297.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.177.5.5>
9. Zhang Y.M., Li Y.M., Shen G.M. 2013. Plant Resources and Utilization in Central Asia. Beijing. 328 P. (In Chinese)
10. Rib R.D. 2004. [For the beekeeper of Kazakhstan]. Ust-Kamenogorsk. 408 p. (In Russian)
11. Ilasheva S.A., Bekmanova G.U., Auezov S.A. 2014. [The current state of beekeeping in the Republic of Kazakhstan]. — Transactions of M. Auezov SKSU. 2(29): 185–190.
<https://auezov.edu.kz/images/files/02292014.pdf> (In Russian)
12. Khamidov G.Kh. 1987. [Melliferous plants of Uzbekistan and ways of their sustainable management]. Tashkent. 128 p. (In Russian)
13. Bulgakova L.L. 1989. [Melliferous plants of nomadic beekeeping]. Tashkent. 144 p. (In Russian)
14. Imanberdieva N.A. 2013. Honey plants At-Bashi valley Inner Tien Shan. — Science and new technologies. 5: 176–179.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25301623> (In Russian)
15. Saidmuradov Kh.I., Stanyukovich K.V. 1982. [Tajikistan (Nature and natural resources)]. Dushanbe. 429 p. (In Russian)
16. Sharipov A.R. 2020. Feeding base and characteristics of honey plants in Northern Tajikistan. — Science and Innovation. 2: 105–110.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=44385232> (In Russian)
17. Khushnazarov M.K. 2008. [The main melliferous and polleniferous plants of the reserve “Romit”]. — News of the National Academy of Sciences of Tajikistan. 51(10): 775–778. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17586415>
18. Kurmanov R.G., Bobokalonov D.M. 2015. Pollen characteristics of honey of the Republic of Tajikistan. — Kishovar. 1: 32–34. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23442859>
19. Ishenbaeva N.N., Kurmanov R.G., Kerimaliev Zh.K., Giniyatullin M.G. 2021. Research of quality indicators of different types of honey in Kyrgyzstan. — Vestnik Bashkir State Agrarian University. 4(60): 72–80. (In Russian)
<https://doi.org/10.31563/1684-7628-2021-60-4-72-80>
20. Moldakhmetova G., Kurmanov R., Toishimanov M., Tajiyev K., Nuraliyeva U., Sheralieva Zh., Temirbayeva K., Suleimenova Zh. 2023. Palynological, physicochemical, and organoleptic analysis of honey from different climate zones of Kazakhstan. — Casp. J. Environ. Sci. 21(3): 543–553.
https://cjes.guilan.ac.ir/article_6931.html
21. Von der Ohe W., Oddo L.P., Piana M.L., Morlot M., Martin P. 2004. Harmonized methods of melissopalynology. — Apidologie. 35(Suppl. 1): S18–S25.
<https://doi.org/10.1051/apido:2004050>
22. D’Albore G.R. 1998. Mediterranean Melissopalynology. Perugia. 300 p.
23. Tsigouri A., Passaloglou-Katrili M., Sabatakou O. 2004. Palynological characteristics of different unifloral honeys from Greece. — Grana. 43(2): 122–128.
<https://doi.org/10.1080/00173130310017643>
24. Oddo L.P., Piro R., Bruneau E., Guyot-Declerck C., Ivanov T., Piskulova J., Flamini C., Lheritier J., Marlot M.; Russmann H., Von der Ohe W., Von der Ohe K., Gotsiou P., Karabournioti S., Kefalas P., Passaloglou-Katrili M., Thrasyvoulou A.,

- Tsigouri A., Marcazzan G.L., Piana M.L., Piazza M.G., Sabatini A.G., Kerkvliet J., Godinho J., Bentabol A., Ortiz Valbuena A., Bogdanov S., Ruoff K.* 2004. Main European unifloral honeys: descriptive sheets. — *Apidologie*. 35(Suppl. 1): S38–S81.
<https://doi.org/10.1051/apido:2004049>
25. *Lušić D., Vahčić N., Marcazzan G.L., Micovic V., Lušić D.V., Curic D., Grillenzoni F.-V.* 2012. Chemical, sensory and mellissopalynological features of Croatian Common Sage (*Salvia officinalis* L.) honey. — Book of abstracts of the II International Symposium on bee products. Bragança. P. 53.
<https://oa.mg/work/2749350276>
26. *Bucher E., Kofler V., Vorwohl G., Zieger E.* 2004. Das Pollenbild der Südtiroler Honige [The pollen picture of the South Tyrolean honeys]. Leifers. 676 p. (In German)
27. *Kurmanov R.G.* 2019. [Geographical and botanical origin of Bashkir honey. Atlas of pollen]. Ufa. 440 p. (In Russian)
28. *Kurmanov R.G.* 2020. [Zoning honeyfields in the Asian part of Russia based on pollen analysis of honey]. — In: [The honey land — honey Russia: history, traditions, and modern trends of beekeeping: Proc. of the Nat. sci. and pract. conf.]. Ussuriysk. P. 232–239.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=44669701&pff=1> (In Russian)
29. *Takhtajan A.L.* 1978. [Floristic regions of the World]. Leningrad. 248 p. (In Russian)
30. *Kamelin R.V.* 1998. [Materials on the history of the Asian flora (Altai mountain region)]. Barnaul. 240 p. (In Russian)

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ
ПОБЕГОВ ПРИ СНИЖЕНИИ ОСВЕЩЕННОСТИ В КРОНЕ
PSEUDOTSUGA MENZIESII (PINACEAE)
ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ**

© 2023 г. В. Б. Скупченко*

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

*e-mail: vlaskvs16579@mail.ru

Поступила в редакцию 22.07.2023 г.

После доработки 21.08.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

У псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco), интродуцированной в Санкт-Петербурге, изучены изменения морфогенеза апикальной меристемы по формированию укороченного побега почки с кроющими чешуями и меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации при снижении освещенности в кроне дерева. Терминальные побеги 1–4-летних осей 3-го порядка ветвления в нижней части кроны дерева при относительном световом довольствии (ОСД) в диапазоне 23.9–18.3% осуществляют полный годичный цикл морфогенеза апикальной меристемы побега. Перед каждым этапом морфогенеза апикальная меристема осуществляет самостоятельный объемный рост, связанный с формированием материнских групп клеток фитомеров кроющих чешуй и хвои в периферической меристеме. При уменьшении ОСД до 15.1–15.4% у терминальных побегов 5–6-летних осей за вегетационный период апикальная меристема осуществляет только этап формирования укороченного побега почки с кроющими чешуями и прекращает объемный рост. Это связано с тем, что в проводящих пучках центрального цилиндра укороченного стебля почки не формируются ситовидные клетки флоэмы, а ксилемная часть слабо развита. Блокируется непосредственный контакт апекса с центральным цилиндром стебля почки при помощи пучков прокамбия, поскольку их клетки дифференцируются и накапливают в оболочках кристаллическую целлюлозу. Паренхима коры укороченного стебля почки содержит значительно меньшую концентрацию двоякосветопреломляющих включений оболочек клеток, и лишь единичные мелкие смоляные вместилища.

Ключевые слова: *Pseudotsuga menziesii*, интродукция, апикальная меристема побега, морфогенез, освещенность, укороченный побег почки с кроющими чешуями, меристематический зачаток охвоенного побега, Санкт-Петербург

DOI: 10.31857/S0033994623040118, **EDN:** GSWBKD

Процесс развития новых вегетативных побегов, структура и количество органов которых формируются апикальными меристемами в соответствии с конкретными уровнями значений экологических факторов, составляет важное звено адаптации растения к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды. Поэтому сведения о биологии роста побегов растений, интродуцированных в новых условиях, имеют большое теоретическое и практическое значение.

Апикальная меристема побега *Pseudotsuga menziesii* имеет гистологическую зональность по “типу гинкго” характерную для многих голосеменных растений [1]. Согласно данной классификации, в терминальной части на поверхности апекса

побега расположены апикальные инициалы, дающие начало всем нижележащим структурам, клетки которых включают программу морфогенеза в соответствии с их положением в апексе. В осевой части под ними находятся центральные материнские клетки, представляющие собой зону, иницилирующую по оси меристему паренхимы сердцевин, а к флангам — клетки прокамбия и органогенной периферической меристемы; от апикальных инициалей развивается поверхностный слой — протодерма, образующая покровную ткань формируемых латеральных структур. Путем пролиферации, увеличением числа клеток по типу митоза, апекс осуществляет формирование осевых и боковых органов новых вегетативных и репродуктивных побегов.

Этап развития вегетативного побега хвойных растений большинство авторов определяет как период, в продолжение которого апикальной меристемой формируются однотипные боковые зачатки кроющих чешуй почки — катафиллов либо хвои [2–7]. Однако при этом не учитывается целостность структуры этих зачатков, их фитомерный характер. По современным представлениям побег является типичным органом метамерного строения, имеющим две степени модульности: фитомеры и приросты. Фитомеры при большом количестве, выражающемся в розеточном строении побега, могут располагаться мутовчато или спирально, метамеры, к которым относятся приросты, всегда последовательны [8]. У хвойных растений *Abies sibirica*, *Picea abies*, *P. excelsa*, *Larix sibirica*, побег, имеющий многочисленную хвою, целесообразно рассматривать как совокупность листовых фитомеров, каждый из которых содержит игловидный лист и принадлежащий ему стеблевой сектор. Почка, в которой осуществляется жизнедеятельность апикальной меристемы, также представляет собой укороченный побег с многочисленными кроющими чешуями — катафиллами, расположенными спирально. К фитомеру почки следует относить катафилл и принадлежащий ему сектор укороченного стебля [7]. В соответствии с вышесказанным, годичный цикл морфогенеза вегетативного апекса побега этих пород хвойных складывается из этапа заложения почки и последующего этапа заложения зачатка охвоенного побега.

В морфогенезе вегетативного побега *Picea abies*, *P. excelsa*, *P. schrenkiana* выделяются следующие этапы, протекающие в течение одного вегетационного периода: 1 — заложения и роста апекса побега; 2 — заложения почки, включающий периоды 2а — внутрипочечного развития и 2б — внепочечного развития; 3 — заложения охвоенной части побега. После зимнего покоя, весной следующего вегетационного периода наступает этап 4 — гистогенеза и внутрипочечного роста зачатка охвоенного побега; 5 — внепочечного продольного и объемного роста зачатка охвоенного побега; в последующие вегетационные периоды — этап 6 — радиального и тангенциального роста стебля [9].

На основе сравнительного изучения морфогенеза побегов и репродуктивных органов ели сибирской, пихты сибирской, лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в подзоне средней тайги Европейского Северо-Востока установлено, что перед началом инициации фитомеров почки апекс осуществляет самостоятельный объемный рост без вычленения латеральных структур. Поэтому в качестве первого этапа органогенеза вегетативных побегов и репродуктивных органов указанных хвойных растений был выделен этап заложения первичной органогенной массы апикальной меристемы. Также установлено, что в конце этапа

заложения фитомеров почки апикальная меристема вновь активно разрастается без вычленения боковых зачатков и приобретает максимальный сезонный объем, что представляет собой подготовительный процесс к этапу заложения листовых фитомеров зачатка охвоенного побега. Характерно, что для начала морфогенеза фитомеров почки требуется значительно меньшая масса апикальной меристемы, чем для начала закладки листовых фитомеров [10].

На примере морфогенеза побега псевдотсуги, интродуцированной в Санкт-Петербурге, установлено, что при наступлении этапа формирования фитомеров кроющих чешуй почки апекс увеличивает объем в 3 раза по отношению к ранневесеннему состоянию. При переходе к этапу заложения листовых фитомеров апекс разрастается по объему в 14.6 раза по отношению к началу вегетационного периода, в нем в 2.5–3 раза по сравнению с этапом заложения почки расширяется периферическая меристема на всем ее протяжении до апикальных инициальных клеток [11]. В периферической меристеме формируются зоны материнских клеток листовых фитомеров, в виде широких антиклинальных областей с большей интенсивностью окраски нуклеальными гистохимическими красителями, которые разделяются узкими зонами с низкой базофилией, что также наблюдается у *Picea abies*, *P. excelsa*, *Pseudotsuga menziesii* [7, 11].

Солнечная радиация является главным экологическим фактором, предопределяющим морфогенез и рост побегов. Древесные растения различаются по чувствительности к ее недостатку. У светолюбивых пород — березы, лиственницы, сосны минимальное световое довольствие, при котором в кроне дерева сохраняется побегообразование, составляет 10–20% от общего количества света, поступающего извне, а у теневыносливых — пихты, ели, бука — 1–3% [12]. Морфогенез и рост побегов дифференцируется в кроне дерева в соответствии с уровнем поступающей световой энергии и детерминируется биологическими свойствами древесной породы. Однако до настоящего времени у хвойных растений мало изучено влияние уровня обеспеченности светом на морфогенез и рост побегов в кроне дерева. У ели сибирской в подзоне средней тайги Европейского Северо-Востока побеги прекращают осевой рост из-за торможения деятельности апикальных меристем в средней части кроны при ослаблении радиации ниже 30%, а в основании кроны — ниже 16% [13].

Цель настоящей работы состояла в выяснении характера изменений морфогенеза апикальной меристемы побега при заложении почек и формировании меристематического зачатка охвоенного побега *Pseudotsuga menziesii*, интродуциро-

ванной в Санкт-Петербурге, в зависимости от условий светового режима в кроне дерева.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили 30-летние экземпляры *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, высотой около 8 м, из биогруппы, произрастающей на территории верхнего дендросада Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Изучение процессов жизнедеятельности апикальных меристем выполняли на терминальных годичных побегах осей 3-го порядка ветвления разного возраста, расположенных у поверхности кроны дерева, и на побегах осей 2-го порядка ветвления в глубине кроны. Побеги отбирались с ветвей, обращенных к периферии биогруппы на северо-восток на высоте 2 м от поверхности почвы. Оси 3-го порядка образуют мутовки, включающие 2–3 ответвления в терминальной части годичных приростов ветвей 2-го порядка. Было выполнено определение возраста ветвей 2-го порядка, который составил 17–18 лет при общей длине ветвей – 250–260 см. Установили границу распространения живой хвои, которая на данном уровне кроны имеет максимальный возраст 14–15 лет. Выявлена зона формирования зачатков новых охвоенных побегов в терминальных почках осей 3-го порядка, возраст которых составляет от 1 до 4 лет.

Проведено измерение относительного светового довольствия годичных терминальных побегов осей 3-го порядка: во внешней части кроны, где осуществляется заложение зачатков побегов в терминальных почках; в глубине кроны, где закладывающиеся новые почки теряют способность формировать зачаток охвоенного побега новой генерации; на границе расположения живой хвои и у ствола дерева. Измерение светового довольствия побегов выполняли путем одновременного отсчета двумя наблюдателями с люксметрами Ю-116. При этом фотоэлемент одного из них размещали в соответствующей части кроны дерева, а фотоэлемент другого – на участке без древесного полога. Измерение выполнено в безоблачную погоду и при сплошной облачности.

Для анатомо-морфологического исследования выполнили фиксации годичных терминальных побегов на осях 3-го порядка в возрасте 1–6 лет с полным годичным циклом морфогенеза апекса побега, включающим заложение фитомеров кроющих чешуй почки, а также листовых фитомеров меристематического зачатка охвоенного побега и неполным циклом, включающим только заложение фитомеров кроющих чешуй почки. Первая фиксация выполнена 23 июля 1999 г. в период этапа заложения структур фитомеров кроющих чешуй почки и завершения продольного роста хвои и стебля материнского годичного побега. Вторая фиксация проведена 29 октября 1999 г.

после завершения годичного цикла морфогенеза апекса побега и ростовых процессов структур охвоенного материнского годичного побега. Объекты фиксировали и хранили в 70%-ном этаноле. Срезы почек, стеблей и хвои толщиной 20–30 мкм для изготовления постоянных светомикроскопических препаратов, получены на вибрационном микротоме, используя естественную структурную вязкость объектов, без их пропитки твердой средой [14]. Срезы окрашивали нуклеальными красителями метиловым зеленым – пиронином и заключали в пихтовый бальзам [15–17]. Микропрепараты изучали с помощью микроскопа “Биомед 5” в обычном и поляризованном свете для выявления двоякосветопреломляющих структур клеток. Проведена цифровая микросъемка объектов. Морфометрический анализ абсолютных и парциальных размеров органов, тканей и клеток побега выполнен на основе измерений микропрепаратов объектов под микроскопом при помощи окулярного микрометра. Также проведен количественный анализ структур побегов на цифровых микрофотографиях, при помощи программного обеспечения обработки изображений “LOMO-MicrosystemsMCview” (<http://www.lomo-microsystems.ru>). Все измерения выборочных средних выполнены с ошибкой не более 5% [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Световой режим кроны дерева

Изучение светового режима в кроне дерева показало, что при различном состоянии облачности доля проходящей солнечной радиации остается непостоянной на одной и той же глубине кроны. На одном и том же месте в пределах кроны наиболее неустойчивой проходящая радиация оказывается при безоблачной солнечной погоде (рис. 1). Это связано с наличием солнечных бликов, проходящих через неравномерный по плотности полог кроны дерева и окружающей растительности при дневном движении солнца. Кроме того, неравномерность подсветки частей кроны может усиливаться при наличии ветра, раскачивающего растения. Более равномерное во времени распределение по глубине кроны проходящей солнечной радиации наблюдается при рассеянной и сплошной облачности. В целом процент проходящей радиации оказывается ниже на 5–6% при солнечной погоде, чем при пасмурной. При этом абсолютная освещенность побегов в солнечную погоду составляет на периферии кроны в среднем 6–7 тыс. люкс, а в пасмурную погоду 3–4 тыс. люкс. Эти результаты согласуются со сведениями, полученными Э.П. Галенко в процессе изучения радиационного режима соснового фитоценоза в подзоне средней тайги [19]. Согласно ее данным, в малооблачные дни доля пропускания солнечной радиации меньше, чем в дни со сплошной об-

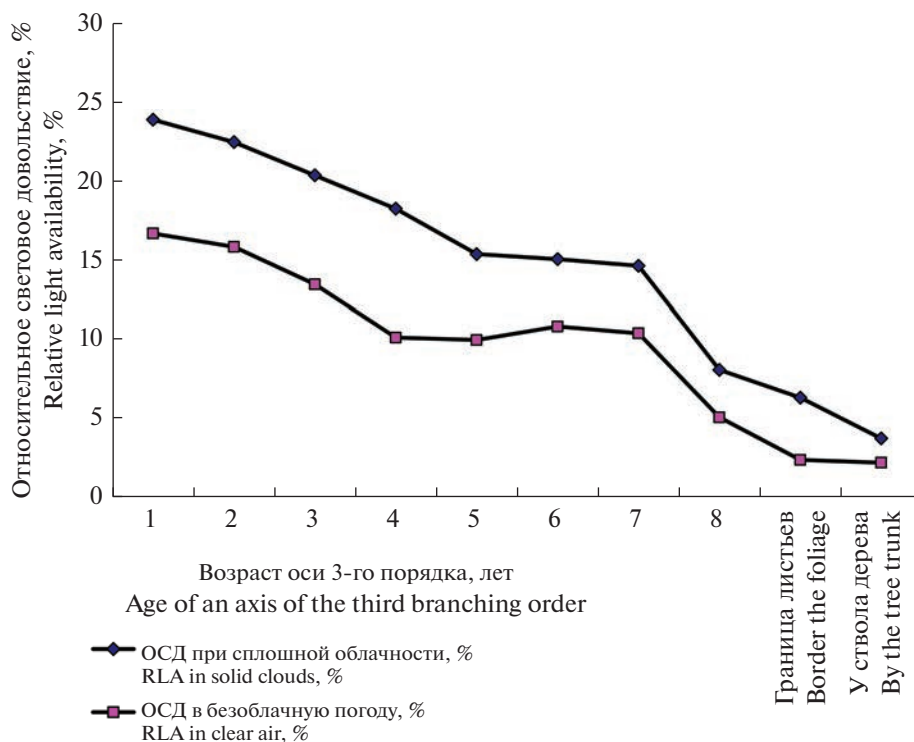


Рис. 1. Величина относительного светового довольствия на различной глубине кроны *Pseudotsuga menziesii* в безоблачную погоду и при сплошной облачности.
Fig. 1. The value of the relative light availability at different depths of the crown in *Pseudotsuga menziesii* in clear air and solid clouds.

лачностью, так как лесной полог более “прозрачен” для диффузного потока радиации по сравнению с прямой радиацией.

Изменение структур укороченного побега почки с кроющими чешуями при снижении уровня освещенности в кроне дерева *Pseudotsuga menziesii*

В условиях Санкт-Петербурга в нижней части кроны дерева псевдотсуги Мензиса в диапазоне относительного светового довольствия (ОСД) 23.9–18.3% осуществляется полный годичный цикл морфогенеза апикальной меристемы побегов. Он включает этап формирования укороченного побега почки с кроющими чешуями, на котором под покровами чешуй апекс осуществляет второй этап заложения меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации. Понижение уровня освещенности в данном диапазоне приводит к снижению активности морфогенеза апекса. Оно заключается в значительном уменьшении числа закладываемых фитомеров кроющих чешуй укороченного побега почки и листовых фитомеров зачатка охвоенного побега, а также в относительно небольшом уменьшении размеров единичного фитомера — бокового примордия кроющей чешуи или хвои и его стеблевых эле-

ментов. В конечном итоге происходит существенное уменьшение общих параметров укороченного побега почки с кроющими чешуями и зачатка охвоенного побега, которое в основном связано со снижением числа закладываемых фитомеров. Последующее уменьшение уровня ОСД до 15.1–15.4% затормаживает морфогенез настолько, что на протяжении всего вегетационного периода апекс побега сохраняет только способность осуществлять первый этап формирования структур укороченного побега почки, под покровами которой он переходит к зимнему покою.

Снижение ОСД с 23.9 до 18.3% приводит к существенному (в 3.8 раза) уменьшению величины сформированной за вегетационный период общей площади поперечного сечения живых тканей стебля почки по внешней границе коровой паренхимы (9.81 мм²), а при уровне ОСД 15.1% эта величина уменьшается в 5.1 раза. При этом в диапазоне ОСД 23.9–15.1% (при переходе от однолетних осей к шестилетним) площадь сечения паренхимы коры терминальных почек уменьшается от 8.628 мм² — в 4.8 раза, а паренхима сердцевин — от 0.845 мм² — в 11.5 раза (табл. 1). Укороченный побег почки имеет стебель большего диаметра, чем стебель нижерасположенного удлиненного охвоенного побега.

Таблица 1. Параметры стебля укороченного побега терминальной почки осей 3-го порядка ветвления различного возраста *Pseudotsuga menziesii* в конце вегетационного периода**Table 1.** Parameters of the stem of the short shoot bearing terminal bud of an axis of the third branching order in *Pseudotsuga menziesii* of different ages at the end of the growing season

Возраст осей 3-го порядка ветвления, лет Age of the axes of the 3 rd branching order, years	1	2	3	4	5	6
Относительное световое довольствие, % Relative light availability, %	23.9 ± 0.98	22.5 ± 0.97	20.4 ± 0.92	18.3 ± 0.77	15.4 ± 0.63	15.1 ± 0.62
Наименование ткани Tissue	Площадь поперечного сечения тканей, мм ² Cross-sectional area					
Паренхима коры Bark parenchyma	8.628 ± 0.350	3.886 ± 0.151	3.082 ± 0.114	2.011 ± 0.105	1.790 ± 0.075	1.798 ± 0.081
Флоэма Phloem	0.157 ± 0.005	0.152 ± 0.006	0.149 ± 0.008	0.145 ± 0.006	—	—
Камбий Cambium	0.077 ± 0.004	0.075 ± 0.004	0.071 ± 0.003	0.067 ± 0.003	0.065 ± 0.003	0.068 ± 0.003
Ксилема Xylem	0.102 ± 0.005	0.096 ± 0.003	0.090 ± 0.004	0.054 ± 0.002	—	—
Паренхима сердцевинны Pith parenchyma	0.845 ± 0.036	0.552 ± 0.023	0.473 ± 0.016	0.267 ± 0.010	0.116 ± 0.005	0.074 ± 0.004
Сумма живых тканей по поверхности паренхимы коры Total living tissues of the bark parenchyma surface	9.810 ± 0.402	4.761 ± 0.223	3.865 ± 0.178	2.544 ± 0.078	1.971 ± 0.061	1.940 ± 0.083

Проводящие пучки центрального цилиндра укороченного стебля почек с полным циклом морфогенеза апекса содержат более развитую флоэму по сравнению с ксилемой (рис. 2, № 2). Причем флоэма и ксилема непосредственно внедряются в центральный цилиндр стебля меристематического зачатка охвоенного побега новой генерации. Трахеиды ксилемы стебля почки также контактируют с сердцевинной диафрагмой, которая отделяет клетки сердцевинной меристемы стебля охвоенного зачатка побега от зрелых дифференцированных клеток сердцевинны укороченного стебля почки, несущего кроющие чешуи. Между зрелыми клетками паренхимы сердцевинны стебля почки и сердцевинной диафрагмой развиваются слизевые клетки (рис. 2, № 1, 3). Известно, что для паренхимы стеблей псевдотуги мензиса характерно наличие слизевых клеток [20].

В конце вегетационного периода в почках с неполным циклом морфогенеза, не сформировавших зачатка охвоенного побега, под сводом кроющих чешуй располагается меристематический апекс, имеющий минимальный объем (рис. 2, № 7–9). В проводящих пучках центрального цилиндра укороченного стебля, на котором располагается апекс, ксилемная часть слабо развита, а зрелые

ситовидные клетки отсутствуют (рис. 2, № 9). Дифференцированные клетки сердцевинной паренхимы укороченного стебля почки отделены от сердцевинной меристемы апекса побега 5–6-ю слоями уплощенных толстостенных клеток широкой сердцевинной диафрагмы (рис. 2, № 8, 9).

В составе тканей укороченного стебля почки паренхима коры занимает наибольший относительный объем в диапазоне 73–92%. Она приобретает большее значение, увеличиваясь в частичном объеме по мере уменьшения уровня освещенности развивающихся почек. Паренхима коры содержит слизевые клетки и служит местом депонирования живицы во вместилищах смолы: у почки однолетней оси 3-го порядка объем полости вместилища смолы составляет 13.0%.

Во всем диапазоне ОСД в составе эргастических веществ в оболочках и межклетниках паренхимы коры укороченного стебля почки псевдотуги Мензиса содержится значительное количество включений, обладающих сильным двойным светопреломлением. (рис. 2, № 2, 9). В условиях недостатка ОСД паренхима коры почек 5- и 6-летних осей, не формирующих меристематических зачатков охвоенных побегов, содержит лишь единичные мелкие смоляные вместилища и значительно

меньшую концентрацию двоякосветопреломляющих частиц, чем у почек с полным циклом морфогенеза. Подобные включения обнаружены также в паренхиме коры укороченного стебля почек *Picea abies*, *P. excelsa*. В трансмиссионном электронном микроскопе обнаружено, что данные включения, содержат электроноплотную осmioфильную среду, в которую погружены электронопрозрачные компоненты. Двойным светопреломлением включений обладает липидный компонент в кристаллической форме, составляющий их наибольшую часть. Данные включения появляются в зонах активного роста тканей, в зачатках хвои и стеблей и остаются в них продолжительное время. Высказывается мнение, что эти включения имеют важное значение в процессах жизнедеятельности побегов *Picea abies*, *P. excelsa*, поскольку они накапливаются в их тканях в значительных количествах [21].

При полном цикле морфогенеза апекса формируется чашеобразный стебель почки, с кроющими чешуями, несущий меристематический зачаток охвоенного побега (рис. 2, № 1, 4, 5). Чашеобразный стебель почки, несущий апекс, формируется в процессе вторичного роста коровой паренхимы, осуществляемого камбием центрального цилиндра в продолжение второго этапа морфогенеза апикальной меристемы. При этом формируются радиальные ряды клеток паренхимы коры в процессе пролиферации периклинальными перегородками инициальных клеток на внешней стороне камбия центрального цилиндра укороченного стебля почки. Они следуют к основанию кроющих чешуй и представляют собой связующее звено с камбием центрального цилиндра стебля. Меристематический зачаток охвоенного побега при этом полностью оказывается погруженным в чашеобразное окружение стебля почки.

Чашевидное окружение стебля обеспечивает более существенную защиту апикальных меристем от внешних воздействий, чем обычный свод кроющих чешуй, расположенный на плоском укороченном стебле почки, который мы наблюдаем, например, у почек *Picea abies*, *P. excelsa*, *P. schrenkiana*. Такое окружение создает сплошной покров от механических воздействий на апикальную меристему. Кроме того, обеспечивается поддержание более стабильных температурных условий и уровня влажности пространства, в котором происходит развитие меристематических зачатков охвоенных побегов. Вогнутый стебель почки, несущий кроющие чешуи, также формируется у сеянцев псевдотсуги прибрежной (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* Mirb.), выращиваемых в условиях быстрого перехода к короткому 8-ми часовому дневному периоду освещенности [22].

В конце вегетационного периода зачаток побега и апекс непосредственно окружены стенкой чашевидного стебля почки и лишь на его верхушке

расположены внутренние кроющие чешуи. Непосредственно с зачатком побега контактирует живая паренхима внутренней стенки чаши, покрытая эпидермой. Внешнюю стенку чаши образуют основания отмерших первых кроющих чешуй с пробкой, составляющих перидерму.

У почек с полным циклом морфогенеза в период подготовки к закладке зачатков хвои происходит прекращение заложения апексом кроющих чешуй, и он включается в самостоятельный объемный рост. В связи с этим в конце вегетационного периода во внутреннем ярусе кроющие чешуи имеют полное развитие и отсутствуют их зачатки (рис. 2, № 1, 4, 5). Наряду с ростом апекса в этот период продолжается активный вставочный рост паренхимы стебля почки, которая образует высокую чашу вокруг зачатка охвоенного побега. В конечном итоге чашевидное окружение меристематического зачатка охвоенного побега с апексом на верхушке вырастает на одну треть выше последнего.

По мере уменьшения освещенности в кроне дерева в терминальных почках осей 3-го порядка в возрасте 1–6 лет количество формируемых за вегетационный период слоев кроющих чешуй снижается от 11 до 6–7. Кроющие чешуи внешних слоев покрыты узкими клетками эпидермы, под которыми располагаются прямоугольные клетки гиподермы. Внутренний объем чешуй заполнен клетками пробки. В оболочках клеток эпидермы и гиподермы на внешней стороне кроющих чешуй содержится кристаллическая целлюлоза, которая придает им механическую прочность и обеспечивает сохранение их формы (рис. 2, № 2). Согласно К. Эсау [23] в оболочках растительных клеток двойным светопреломлением обладают структуры, содержащие кристаллическую форму целлюлозы. Кроющие чешуи средних слоев имеют кристаллическую целлюлозу только в верхней части на внешней поверхности. Внутренние слои кроющих чешуй не имеют накопления кристаллической целлюлозы в оболочках клеток. Первые слои коротких кроющих чешуй в основании почки располагаются над слоями феллемы, сформированной подстилающим ее феллогеном, и входят в состав перидермы. Клетками пробки эти чешуи полностью отделены от живой паренхимы первичной коры и состоят из мертвых клеток (рис. 2, № 1, 1).

У почек с полным циклом морфогенеза апекса чешуи самых внутренних слоев, закладываемые в последнюю очередь, к концу вегетационного периода вырастают на полную длину, прикрывая своим сводом весь меристематический зачаток побега с апексом. Они сложены живыми дифференцированными клетками. Основания этих чешуй располагаются на внутренней стороне чашевидного окружения стебля на уровне верхней границы

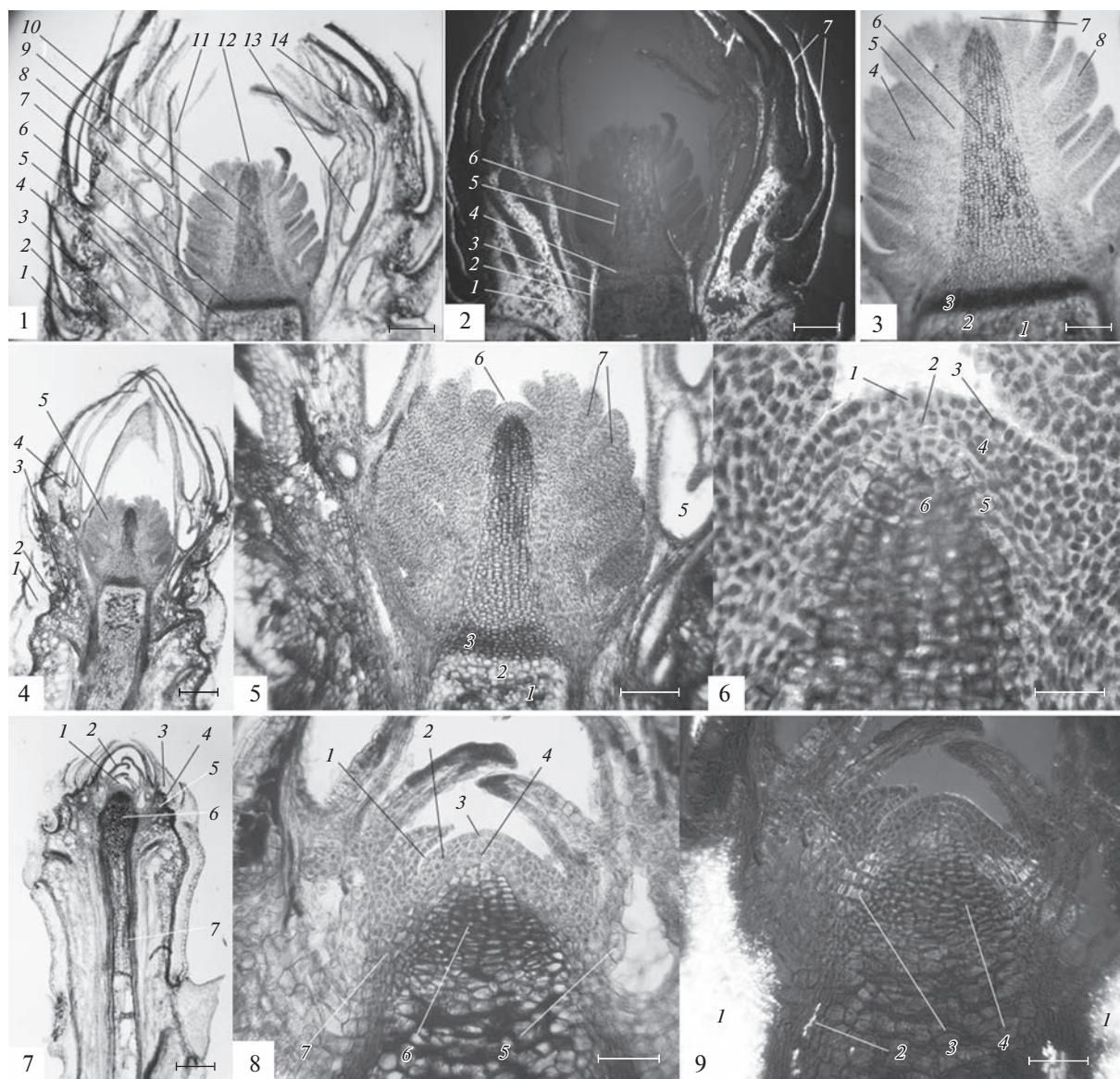


Рис. 2. Функциональные изменения апикальной меристемы побегов при снижении освещенности в кроне дерева *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге.

№ 1, 2. Укороченный побег терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, несущий меристематический зачаток охвоенного побега, при развитии с относительным световым довольствием (ОСД) в диапазоне 23.9%: 1 – кроющая чешуя нижнего яруса в составе перидермы укороченного стебля почки. 2 – феллоген. 3 – паренхима коры укороченного стебля почки. 4 – проводящие пучки центрального цилиндра укороченного стебля почки. 5 – паренхима сердцевины укороченного стебля почки со слизевыми клетками. 6 – сердцевинная диафрагма меристематического зачатка охвоенного побега. 7 – внутренняя стенка чашевидной части стебля почки. 8 – листовые примордии меристематического зачатка охвоенного побега. 9 – прокамбий меристематического зачатка охвоенного побега. 10 – сердцевинная меристема стебля меристематического зачатка охвоенного побега. 11 – внутренний ярус кроющих чешуй. 12 – меристематический апекс побега. 13 – вместилище смолы чашевидной части стебля почки. 14 – верхняя часть чашевидного стебля почки, несущая кроющие чешуи средних ярусов.

№ 2. Объект № 1 в темном поле поляризованного света: 1 – отложения включений оболочек паренхима коры укороченного стебля почки с двойным светопреломлением. 2 – флоэма центрального цилиндра укороченного стебля почки. 3 – ксилема центрального цилиндра укороченного стебля почки. 4 – сердцевинная диафрагма меристематического зачатка охвоенного побега. 5 – флоэма стебля центрального цилиндра меристематического зачатка охвоенного побега. 6 – прокамбий стебля центрального цилиндра меристематического зачатка охвоенного побега. Масштабная линейка: № 1, 2 – 500 мкм.

№ 3. Меристематический зачаток охвоенного побега, сформированный в условиях ОСД в диапазоне 23.9%: 1 – зрелые клетки паренхимы сердцевины укороченного стебля почки. 2 – слизевые клетки на границе сердцевины стебля почки и сердцевинной диафрагмы. 3 – сердцевинная диафрагма меристематического зачатка охвоенного побега. 4 – прокамбий

примордия хвои. 5 — прокамбий центрального цилиндра стебля зачатка охвоенного побега. 6 — сердцевинная меристема стебля зачатка охвоенного побега. 7 — терминальная апикальная меристема зачатка охвоенного побега. 8 — примордий хвои. Масштабная линейка: № 3 — 250 мкм.

№ 4. Укороченный побег терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, несущий меристематический зачаток охвоенного побега, при развитии в условиях ОСД в диапазоне 18.3%: 1 — первый ярус отмерших кроющих чешуй в составе перидермы зрелого стебля почки. 2 — пробковый камбий. 3 — паренхима коры стебля почки. 4 — верхняя часть чашевидного стебля почки, несущая кроющие чешуи средних ярусов. 5 — примордии хвои меристематического зачатка охвоенного побега. Масштабная линейка: № 4 — 500 мкм.

№ 5. Меристематический зачаток охвоенного побега, сформированный в условиях ОСД в диапазоне 18.3%: 1 — зрелые клетки паренхимы сердцевинны укороченного стебля почки. 2 — слизевые клетки на границе между сердцевинной почки и диафрагмы сердцевинны зачатка охвоенного побега. 3 — сердцевинная диафрагма. 4 — паренхима коры чашевидной части стебля почки. 5 — смоляное вместилище паренхимы коры чашевидной части стебля почки. 6 — апикальная меристема побега. 7 — листовые примордии зачатка охвоенного побега. Масштабная линейка: № 5 — 250 мкм.

№ 6. Апекс меристематического зачатка охвоенного побега, сформированного в условиях ОСД в диапазоне 18.3%: 1 — апикальные инициальные клетки. 2 — центральные материнские клетки. 3 — протодерма. 4 — периферическая меристема. 5 — прокамбий. 6 — сердцевинная меристема. Масштабная линейка: № 6 — 50 мкм.

№ 7. Укороченный побег терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, при развитии в условиях ОСД в диапазоне 15.1%: 1 — апикальная меристема. 2 — предпоследний ярус живых кроющих чешуй почки. 3 — мертвые кроющие чешуи почки второго яруса в составе перидермы стебля почки. 4 — пробковый камбий. 5 — паренхима коры стебля почки. 6 — паренхима сердцевинны. 7 — проводящие пучки центрального цилиндра стебля охвоенного побега, несущего почку. Масштабная линейка: № 7 — 500 мкм.

№ 8. Апикальная меристема укороченного побега терминальной почки с кроющими чешуями оси третьего порядка ветвления, при развитии в условиях ОСД в диапазоне 15.1%: 1 — протодерма. 2 — периферическая меристема. 3 — апикальные инициальные клетки. 4 — центральные материнские клетки. 5 — слизевые клетки паренхимы коры. 6 — сердцевинная диафрагма. 7 — проводящие пучки центрального цилиндра стебля почки. Масштабная линейка: № 8 — 100 мкм.

№ 9. Объект № 8 в темном поле поляризованного света. 1 — отложения включений оболочек паренхимы коры укороченного стебля почки с двойным светопреломлением. 2 — зрелые трахеиды ксилемы. 3 — дифференцированные клетки — производные прокамбия, содержащие кристаллическую целлюлозу. 4 — сердцевинная диафрагма. Масштабная линейка: № 9 — 100 мкм.

Fig. 2. Functional changes in the shoot apical meristem induced by the reduced illumination in the crown of the *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced in St. Petersburg.

No. 1, 2. A short shoot of a scaly terminal bud of an axis of the third branching order, bearing meristematic primordial shoot with needles, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 23.95%: 1 — covering scale of the lower row as a part of the periderm of the short stem of the bud. 2 — phellogen. 3 — bark parenchyma of the short bud stem. 4 — vascular bundles of stele of the short stem of a bud. 5 — pith parenchyma of the short stem of a bud with mucous cells. 6 — diaphragmed pith of meristematic primordial shoot with needles. 7 — inner wall of the bud stem calyx. 8 — leaf primordia of the meristematic primordial shoot with needles. 9 — procambium of meristematic primordial shoot with needles. 10 — stem pith meristem of meristematic primordial shoot with needles. 11 — inner row of scales. 12 — meristematic shoot apex. 13 — resin receptacle of the bud stem calyx. 14 — the upper part of the bud stem calyx, bearing covering scales of the middle layers.

No. 2. Dark-field microscopy of object No. 1: 1 — deposits of birefringent inclusions of the parenchyma bark walls of the short stem of the bud. 2 — phloem of the stele of short stem of the bud. 3 — xylem of the stele of the short stem of the bud. 4 — diaphragmed pith of meristematic primordial shoot with needles. 5 — phloem of the stele of the meristematic primordia of the shoot with needles. 6 — procambium of the stem stele of the meristematic primordia of the shoot with needles. Scale bar: No. 1, 2 — 500 microns.

No. 3. The meristematic primordial shoot formed under relative light availability (RLA) in the range of 23.95%: 1 — mature pith parenchyma cells of the short stem of the bud. 2 — mucous cells at the border of the stem pith of the bud and the diaphragmed pith. 3 — diaphragmed pith of the meristematic primordial shoot with needles. 4 — procambium of the needle primordia. 5 — stele procambium of the stem of primordial shoot with needles. 6 — pith meristem of the stem of primordial shoot with needles. 7 — terminal apical meristem of primordial shoot with needles. 8 — primordial needles. Scale bar: No. 3 — 250 microns.

No. 4. A short shoot of a scaly terminal bud of the axis of the third branching order, bearing meristematic primordial shoot with needles, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 18.30%: 1 — first row of the dead bud scales as part of periderm of the mature stem of the bud. 2 — cork cambium, 3 — bark parenchyma of the bud stem. 4 — upper part of the bud stem calyx, bearing scales of the middle rows. 5 — primordia needles of the meristematic primordial shoot with needles. Scale Bar: No. 4 — 500 microns.

No. 5. Meristematic primordial shoot formed under relative light availability (RLA) ranging at 18.30%: 1 — mature pith parenchyma cells of the short bud stem. 2 — mucous cells at the border of the stem pith of the bud and the diaphragmed pith of the short shoot with needles. 3 — shoot diaphragm. 4 — parenchyma of the cup-shaped cortex parts of the bud stem. 5 — resin receptacle of the bud stem calyx. 6 — pith apical meristem. 7 — leaf primordia of a short primordial shoot. Scale bar No. 5 — 250 microns.

No. 6. The apex of the meristematic primordial shoot formed under relative light availability (RLA) ranging at 18.30%: 1 — apical initial cells. 2 — central mother cells. 3 — protoderm. 4 — peripheral meristem. 5 — procambium. 6 — pith meristem. Scale bar: No. 6 — 50 microns.

No. 7. A short shoot of a scaly terminal bud of the axis of the third order of branching, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 15.1%: 1 — apical meristem. 2 — the penultimate row of living bud scales. 3 — dead bud scales of the second layer as part of the periderm of the bud stem. 4 — cork cambium. 5 — bark parenchyma of the bud stem. 6 — pith parenchyma. 7 — vascular bundles of a stem stele of a shoot bearing a bud. Scale bar: No. 7 — 500 microns.

No. 8. Apical meristem of a short shoot of a scaly terminal bud of the axis of a third order branching, when developed under relative light availability (RLA) ranging at 15.1%: 1 — protoderm. 2 — peripheral meristem. 3 — apical initial cells. 4 — central mother cells. 5 — mucous cells of the cortex parenchyma. 6 — pith diaphragm. 7 — vascular bundles of the stem stele of the bud. Scale bar: No. 8 — 100 microns.

No. 9. Dark-field microscopy of object No. 2. 1 — deposits of birefringent inclusions in the parenchyma walls of the bark of the short bud stem. 2 — mature xylem tracheids. 3 — differentiated procambium-derived cells containing crystalline cellulose. 4 — pith diaphragm. Scale bar: No. 9 — 100 microns.

меристематического зачатка охвоенного побега с апексом, поскольку в продолжение второго этапа морфогенеза они приподнимаются растущим чашевидным стеблем. Наибольшую длину кроющие чешуи имеют на самой вершине чашевидного окружения стебля почки меристематического зачатка охвоенного побега, то есть начиная с 4–5 яруса (рис. 2, №1, 14).

У почек 5–6-летних осей, функционирующих при дефиците ОСД, за весь вегетационный период апикальная меристема формирует всего 6–7 слоев кроющих чешуй и не способна осуществлять процесс формирования меристематического зачатка охвоенного побега (рис. 2, № 7). Причем лишь 3 внутренних слоя образуют полностью замкнутый свод над апексом побега. Они тонкие, не примыкают друг к другу и образуют покров с большими воздушными промежутками, слабо защищающий апекс от внешней среды. Окончания этих чешуй сложены мертвыми клетками. Рядом с апексом расположены живые, заложенные последними, короткие слабо развитые кроющие чешуи (рис. 2, № 8, 9). Внешние слои чешуй – короткие, с широким основанием, сложены мертвыми клетками, не замыкаются сплошным сводом над апексом. Они покрыты одним слоем клеток эпидермы, подстилаемой гиподермой, и заполнены крупными клетками пробки, являясь продолжением перидермы нижерасположенного стебля охвоенного побега. В целом свод кроющих чешуй глухих почек менее надежно защищает апикальную меристему, по сравнению с почками, имеющими полный годичный цикл морфогенеза апекса. Поверхность стебля почек в основании кроющих чешуй имеет коническую форму и лишь слегка приподнята на уровень верхушки апекса.

Считается, что кроющие чешуи многих древесных пород, включая ель обыкновенную, клен остролистный, конский каштан, формируются за счет гипертрофированного развития основания листа, при одновременном недоразвитии листовой пластинки [24, 25]. Данными признаками характеризуются и кроющие чешуи рассматриваемой нами псевдотсуги Мензиса.

Изменение структуры зачатка охвоенного побега с апексом при снижении уровня освещенности в кроне дерева

За вегетационный период апикальная меристема осуществляет формирование всего комплекса листовых фитомеров будущего годичного охвоенного побега в почке. По мере снижения светового довольствия от 23.9 до 18.3% существенно уменьшается активность морфогенеза апексов: в терминальных почках побегов однолетних осей 3-го порядка ветвления сформировалось по 10–11 ярусов листовых примордиев, а у почек 4-летних осей – лишь 6–7 ярусов (рис. 2,

№ 1–5). Происходит уменьшение размеров различных частей зачатков побегов. Общий объем зачатка побега снижается от 1.574 мм³ в 1.7 раза; общий объем зачатков хвой – от 1.012 мм³ в 1.6 раза; меристема первичной коры – от 0.289 мм³ в 1.8 раза, прокамбий центрального цилиндра – от 0.130 мм³ в 1.8 раза, сердцевинная меристема – от 0.143 мм³ – в 3.3 раза. Минимальное снижение объема зачатков хвой свидетельствует о действии механизмов морфогенеза, направленных на максимальную степень использования ресурсов роста по формированию листовых примордиев. Наибольшее снижение объема сердцевинной меристемы показывает, что ее значение в осуществлении морфогенеза листовых примордиев значительно меньше, чем органогенных тканей – меристемы паренхимы коры и прокамбия (табл. 2).

При снижении уровня освещенности отношение объема зачатков хвой к объему стебля возрастает от 1.8 у почек однолетних осей до 2.4 у почек четырехлетних осей. В терминальных почках однолетних осей в средних ярусах зачатка побега длина листовых примордиев составляет 0.397 мм, а у четырехлетних осей – 0.352 мм. Это свидетельствует о том, что при несущественном различии (в 1.1 раза) средней длины зачатка хвой (а, следовательно, и его объема) в средних ярусах побега, несмотря на значимое уменьшение (в 1.6 раза) закладываемого числа листовых зачатков, система морфогенеза обеспечивает преобладание формирования примордиев хвой. Изменение соотношения между объемами стебля и зачатков хвой происходит в основном за счет уменьшения стеблевых элементов листовых фитомеров и, прежде всего, за счет снижения объема сердцевины. Парциальный объем сердцевины по мере ослабления освещенности уменьшается от 9.11 до 4.75%, то есть в 1.9 раза.

Листовые примордии располагаются на поверхности зачатка стебля плотно прижатыми друг к другу. Они сложены меристематическими клетками, не имеющими в оболочках включений кристаллической целлюлозы (рис. 2, № 2). По оси примордиев сформирован прокамбиальный пучок, состоящий из порядка 11 слоев продольно вытянутых клеток. Прокамбиальный пучок листового примордия представляет собой продолжение прокамбиального пучка центрального цилиндра стебля зачатка побега (рис. 2, № 3). Под однослойной меристемой эпидермы расположен слой узких вытянутых продольно клеток меристемы гиподермы. Между прокамбиальным пучком и протодермой располагается 4–5 слоев слегка вытянутых продольно клеток меристемы мезофилла.

В зачатке побега сердцевинная меристема стебля имеет наиболее крупные клетки. Они сплюснуты вдоль продольной оси стебля, имеют попереч-

Таблица 2. Параметры меристематического зачатка побега в терминальной почке осей 3-го порядка ветвления различного возраста *Pseudotsuga menziesii* в конце вегетационного периода

Table 2. Parameters of the meristematic primordium shoot in terminal bud of an axis of the third branching order in *Pseudotsuga menziesii* of different ages at the end of the growing season

Возраст осей 3-го порядка ветвления, лет Age of the axes of the 3 rd branching order, years	1	2	3	4
Относительное световое довольствие, % Relative light availability, %	23.9 ± 0.98	22.5 ± 0.97	20.4 ± 0.92	18.3 ± 0.77
Структура побега Shoot structure	Объем, мм ³ Volume, mm ³			
Зачатки хвои Needle primordia	1.012 ± 0.033	0.725 ± 0.031	0.656 ± 0.024	0.650 ± 0.028
Меристема первичной коры Primary bark meristem	0.288 ± 0.013	0.190 ± 0.008	0.220 ± 0.010	0.157 ± 0.007
Прокамбий центрального цилиндра стебля Procambium of the stele	0.129 ± 0.005	0.073 ± 0.003	0.101 ± 0.004	0.072 ± 0.003
Сердцевинная меристема Pith meristem	0.143 ± 0.007	0.072 ± 0.003	0.077 ± 0.003	0.043 ± 0.002
Зачаток стебля Stem primordium	0.562 ± 0.026	0.336 ± 0.016	0.398 ± 0.016	0.273 ± 0.013
Общий объем зачатка побега Total volume of shoot primordium	1.574 ± 0.080	1.061 ± 0.052	1.055 ± 0.051	0.924 ± 0.045
Зачатки хвои. Длина, мм Needle primordia. Length, mm	0.403 ± 0.016	0.412 ± 0.019	0.373 ± 0.018	0.404 ± 0.017

ный диаметр 27.0 мкм, продольный — 21.1 мкм. На продольном срезе клетки сложены в 8–9 осевых рядов и заполнены крупными пластидами с гранулами крахмала, имеющими небольшую степень полимеризации со слабым двойным светопреломлением (рис. 2, № 2). В центральном цилиндре стебля зачатка побега прокамбиальные пучки содержат 3 гистологические зоны, выявляемые в поляризованном свете. Осевая часть пучков сложена 7–8 слоями собственно прокамбиальных клеток, параллельных оси стебля, имеющих минимальное свечение в поляризованном свете. Снаружи к ним примыкают 2–3 слоя дифференцированных клеток флоэмы, обладающих ярким свечением и содержащих кристаллическую целлюлозу, которые продолжают почти до самой верхушки зачатка побега. С внутренней стороны прокамбиальных пучков выявляется 1–2 слоя клеток инициалей трахеид ксилемы, имеющих существенно меньшее накопление кристаллической целлюлозы, чем в ситовидных клетках флоэмы. Клетки меристемы паренхимы коры имеют диаметр 12–15 мкм.

В основании зачатка побега сформирована широкая сердцевинная диафрагма, состоящая из

8 слоев уплощенных вытянутых поперек оси зачатка клеток (рис. 2, № 1.3–5). Их оболочки, поперечные продольной оси стебля, в поляризованном свете имеют большее свечение, чем продольные. Оболочки клеток сердцевинной диафрагмы обладают метилофилией и выделяются синей окраской, указывающей на плотную молекулярную упаковку мицелл. Клетки сердцевинной диафрагмы отделены от зрелых клеток паренхимы сердцевины укороченного стебля почки межклетником, возникшим при участии слизевых клеток.

К концу вегетационного периода терминальный апекс по мере завершения этапа заложения меристематического зачатка охвоенного побега приобретает минимальный сезонный объем. В осях 3-го порядка ветвления при увеличении возраста от 1 до 4 лет по мере снижения уровня ОСД от 24.0 до 18.3% объем апекса терминальных почек уменьшается от 0.003193 мм³ в 1.98 раза. Несмотря на многократное уменьшение (порядка 19 крат) своего объема по отношению к началу этапа заложения зачатков фитомеров хвои, апекс сохраняет довольно обширную зону органогенной периферической меристемы, шириной в

3 слоя клеток (рис. 2, № 6). Зона центральных материнских клеток сократилась до 1 слоя больших шаровидных клеток с крупным ядром, имеющим рыхлый деспирализованный хроматин. Апикальные инициальные клетки слегка вытянуты антиклинально, имеют диаметр в этом направлении, превышающий таковой в клетках протодермы. Толщина слоя клеток протодермы заметно уменьшается к основанию апекса. Сердцевинная меристема на уровне основания апекса занимает относительно небольшой объем в апексе и сложена 5-ю осевыми слоями клеток. Она отличается от остальных тканей апекса большим накоплением в клетках танинов, окрашивающихся нуклеальным красителем метиловым зеленым — пиронином в интенсивный синий цвет. В особенности это характерно для структур протопласта клеток, примыкающих к их оболочкам. В целом сердцевинная меристема имеет явный, повышающийся градиент накопления танинов в направлении от стебля зачатка охвоенного побега к его апексу.

Снижение ОСД до 15.1—15.4% у терминальных почек 5—6-летних осей 3-го порядка приводит к существенному торможению морфогенеза апексов и потере способности осуществлять этап заложения листовых фитомеров меристематического зачатка охвоенного побега. В подзоне средней тайги европейского Северо-Востока в сосново-еловом древостое черничного типа, полнотой 0.6, при аналогичном ОСД (16%) в почках нижней части кроны дерева *Picea obovata* Ledeb. происходит прекращение закладки апикальной меристемой зачатков охвоенных побегов новой генерации. Установлено, что главным признаком адаптации всей системы структур побега к снижению уровня освещенности в кроне дерева является уменьшение числа фитомеров. Оно приводит к одновременному существенному снижению функций: фотосинтеза и роста в расчете на побег. Светозависимые системы регуляции морфогенеза зачатка охвоенного побега в почке в весенний период, при критически низких уровнях освещенности в первую очередь обеспечивают поддержание нормального роста и развития заложенных меристематических примордиев хвои и торможение функционирования его апикальной меристемы в процессе формирования зрелого годичного побега [13].

У псевдотсуги Мензиса в конце вегетационного периода у почек 5—6-летних осей 3-го порядка апикальные меристемы имеют объем 0.002468 и 0.001225 мм³, соизмеримый с объемом апексов, расположенных на верхушке меристематических зачатков охвоенных побегов у почек с полным годичным циклом морфогенеза. Апексы почек данных осей характеризуются интерфазным состоянием ядер апикальных инициалей и центральных материнских клеток (рис. 2, № 8, 9). Крупные пиронинофильные ядра этих клеток, заполняющие почти весь внутренний объем клеток, отличаются

максимальной деспирализацией хроматина зернистой структуры. Меристема сердцевинны располагается по оси в 3 слоях клеток от верхушки апекса. Под протодермой в основании апекса насчитывается только два слоя клеток периферической меристемы. Они имеют метилофильные ядра с высокой спирализацией хроматина и однородную стекловидную структуру. Между периферической и сердцевинной меристемами располагается два—три слоя клеток прокамбия, имеющих крупные пиронинофильные ядра с зернистым хроматином. В целом клетки апексов терминальных почек в возрасте 5—6 лет характеризуются менее интенсивной окраской нуклеальными красителями, чем таковые 1—4-летних осей, что свидетельствует о меньшей концентрации в них нуклеиновых кислот [17]. Под апексом в центральном цилиндре укороченного стебля почки сформирована сердцевинная диафрагма. По ее флангам в проводящих пучках центрального цилиндра, следующих в основание апекса, сформированы радиальные ряды в 4—5 клеток. Их стенки параллельные продольной оси пучков, проявляют свечение в поляризованном свете, связанное с присутствием включений кристаллической целлюлозы (рис. 2, № 9). Поперечные стенки этих клеток не содержат заметного количества кристаллической целлюлозы. Эти радиальные ряды клеток представляют собой результат пролиферации прокамбиальных клеток перегородками, параллельными продольной оси пучков. В последующем прокамбий центрального цилиндра в основании апекса дифференцируется в постоянные гистологические элементы, содержащие кристаллическую целлюлозу, подобные сердцевинной диафрагме. Возможно, их роль состоит в осуществлении ими апопластного транспорта метаболитов к основанию апекса. Апопласт представляет собой внеплазматическое свободное пространство с большой внутренней поверхностью целлюлозно-пектиновых оболочек клеток, функционирующее как активный адсорбент [26—30]. Неодревесневшие целлюлозно-пектиновые оболочки построены из относительно рыхло сложенных фибрилл, между которыми остаются многочисленные пустоты и ходы, вытянутые параллельно волокнам. По ним может распространяться вода и растворенные в ней вещества, омывая внешний периметр клеток [31].

В настоящее время получены новые сведения о влиянии света на морфогенез апикальных меристем побегов. В частности установлено, что в условиях длинного дня, у выращенных в почве саженцев томатов зачатки листьев формировались с постоянной скоростью, но развитие листьев полностью прекращалось, когда растения выращивались в темноте. Было показано, что это не зависит от фотосинтеза, поскольку применение ингибиторов фотосинтеза приводило к обра-

зованию хлоротических верхушек, но не влияло на скорость образования примордиев. Установлено, что свет способствует локализации белка носителя оттока ауксина — PIN-FORMED 1 (PIN1) в мембранах клеток центральной зоны апикальной меристемы побега, который транспортирует ауксин к местам зарождающегося зачатка листа, где происходит инициация листьев. При этом передача сигналов ауксина и цитокинина в апикальной меристеме взаимосвязаны. Считается, что цитокинин необходим для поддержания активности меристемы, ауксин необходим для дифференцировки и органогенеза [32].

Воздействие темноты, либо различной интенсивности белого, синего, красного света или FR, при постоянной температуре на дефолиированные растения 6 сортов *Rosa* показало, что у всех сортов распускание почек было подавлено в темноте, но этого не наблюдалось у *Arabidopsis*, томатов и тополей в тех же условиях. У всех сортов *Rosa* распускание почек, рост предварительно сформированных листьев и органогенез меристемы вызывались синим и красным светом и усиливались за счет увеличения интенсивности света. FR ингибировал раскрытие бутона. Эксперименты с частичным затенением показали, что почка, а не стебель является активным местом восприятия света при раскрытии почки [33]. Сильно освещенные почки оказываются наиболее мощными и тормозят или подавляют рост почек, находящихся в тени [34].

У молодых растений Дугласовой пихты (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco), а также других древесных пород за первым весенним всплеском роста может последовать один или несколько всплесков роста терминальных побегов, если условия выращивания благоприятны. Эти дополнительные всплески роста могут существенно повлиять на форму и структуру кроны. Первой фазой этого дополнительного всплеска роста является прорастание молодых почек и первоначальный рост новообразованных более крупных побегов из боковых почек, а не из терминальной почки. Считается, что этот ответ часто включает ослабление апикального доминирования, которое в значительной степени зависит от соотношения ауксинов и цитокининов, а также от других сигналов, включая питательные вещества и воду. Для объяснения этого явления рассматривается гипотеза, включающая две фазы, то есть апикальное доминирование и апикальную регуляцию — факторы, которые будут определять последующий всплеск роста. Выдвигается предположение, что механизмы питания могут быть связаны с гормональной активностью [35].

Анализ причин, обуславливающих выключение этапа заложения меристематического зачатка охвоенного побега в морфогенезе апекса побега

псевдотсуги Мензиса при недостатке света в кроне дерева, дает основание предполагать, что этот процесс носит комплексный характер. Гистологически это выражается в том, что в проводящих пучках центрального цилиндра укороченного стебля почки, на котором располагается апекс, затормаживается развитие проводящих тканей. Ксилемная часть развивается слабо, а зрелые ситовидные клетки флоэмы отсутствуют. Блокируется непосредственная связь апекса побега с прокамбием и проводящими элементами флоэмы и ксилемы нижерасположенного центрального цилиндра укороченного стебля почки.

Существует представление о том, что прежде чем верхушка побега сможет контролировать развитие, она должна развиваться сама [36]. Подтверждением этого положения морфогенеза побегов служит наблюдаемый нами самостоятельный рост апекса побега перед началом вычленения им боковых примордиев катафиллов и зачатков хвои у многих хвойных: ели сибирской, пихты сибирской, лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в подзоне средней тайги Европейского Северо-Востока, ели обыкновенной и псевдотсуги Мензиса в Санкт-Петербурге [10, 11]. Боковые примордии вычленяются на поверхности в основании апекса ниже зоны “инициального кольца” [2]. В этом процессе участвуют клетки протодермы, периферической меристемы, прокамбиальные пучки и паренхимные инициалы. Боковые примордии имеют строго одинаковый размер и возникают одновременно по периметру основания апекса, располагаясь гексагонально в виде дугообразных линий — парастих, идущих от верхушки к основанию зачатка побега в двух взаимно пересекающихся направлениях. Число парастих по окружности зачатка побега зависит от длины периметра основания апекса. У наиболее крупных зачатков побегов ели сибирской число парастих достигает $21 + 34$. По мере уменьшения размеров закладываемых побегов число парастих изменяется в соответствии с рядом Фибоначчи: $13 + 21$; $8 + 13$; $5 + 8$. Бугорки примордиев хвои появляются на некотором удалении друг от друга. Это свидетельствует о том, что в периферической меристеме задолго до вычленения листовых примордиев формируются их инициальные центры меристематической активности [7]. Одной из причин такой закономерности морфогенеза многоклеточных и одноклеточных организмов является создание специфического паттерна дифференциального роста клеточных стенок, в особенности на внешней границе органа или организма [37]. Подробным изучением клеток профилей протодермы и периферической меристемы в области инициального кольца в апексах ели сибирской обнаружена периодичность их ультраструктуры — количества осмиофильных глобул на единицу площади цитоплазмы, гранул крахмала, степени

вакуолизации, пластидного индекса и других показателей. Кроме этого, в периферической меристеме апексов побегов ели сибирской и псевдотсуги Мензиса установлено наличие зон с высокой окраской нуклеальными красителями, разделенных узкими зонами со слабой окраской [7, 11]. Данные сведения дают основание считать, что в периферической меристеме апексов побегов хвойных до начала вычленения боковых примордиев формируются материнские группы клеток фитомеров. Поэтому в морфогенезе апикальной меристемы *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *P. excelsa*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica* как самостоятельный процесс следует выделять этап роста апекса перед началом осуществления морфогенеза фитомеров укороченного побега почки и перед следующим за ним этапом формирования листовых фитомеров хвои меристематического зачатка охвоенного побега.

В целом в полном годичном цикле морфогенеза апикальной меристемы *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *P. excelsa*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, начиная от ранней весны, целесообразно выделять следующие этапы: 1а) рост апекса перед морфогенезом укороченного побега почки, 1б) морфогенез укороченного побега почки; 2а) рост апекса перед морфогенезом меристематического зачатка охвоенного побега, 2б) морфогенез меристематического зачатка охвоенного побега.

Выпадение этапа 2а приводит к прекращению морфогенеза меристематического зачатка охвоенного побега, а этапа 1а — к прекращению в целом морфогенеза апикальной меристемы данной оси, ее последующей деградации.

Таким образом, выпадение второго этапа морфогенеза зачатка охвоенного побега псевдотсуги Мензиса при значительном снижении уровня освещенности является следствием существенного торможения объемного роста апикальной меристемы, необходимого для формирования материнских групп клеток фитомеров хвои.

У псевдотсуги Мензиса в условиях интродукции в Санкт-Петербурге при значительном затенении в кроне дерева (до уровня относительного светового довольствия 15.1–15.4%) листонесущие побеги обычно формируют нормально развитую хвою и стебель с недоразвитой терминальной почкой. Есть основание считать, что псевдотсуга Мензиса в Санкт-Петербурге при относительном световом довольствии выше 18–19% в межкроновом пространстве древостоев может оптимально развивать вегетативные побеги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco), интродуцированной в Санкт-Петербурге, апикальная меристема побегов осей 3-го

порядка ветвления в нижней части кроны дерева за вегетационный период осуществляет полный годичный цикл морфогенеза при относительном световом довольствии (ОСД) в диапазоне 23.9–18.3%. В начале периода вегетации формируется дифференцированный укороченный побег почки с чашевидным стеблем, несущим кроющие чешуи, на котором во второй половине вегетационного периода под покровом чешуй развивает меристематический зачаток охвоенного побега новой генерации.

Снижение уровня ОСД до 15.1–15.4% приводит к существенному уменьшению интенсивности пролиферативного роста апекса и его органогенеза. В результате, за весь вегетационный период он успевает сформировать только укороченный побег почки, имеющий примерно в 2 раза меньшее число слоев слабо развитых кроющих чешуй и в 5 раз меньшую общую площадь поперечного сечения живых тканей укороченного стебля почки по внешней границе коровой паренхимы по сравнению с нормально освещенными побегами. Уменьшение освещенности побегов оказывает тормозящее влияние как на скорость формирования апексом новых фитомеров укороченного стебля почки и меристематического зачатка охвоенного побега, так и на их пролиферативный рост. Важным процессом морфогенеза апекса является его самостоятельный пролиферативный объемный рост перед началом этапов формирования укороченного стебля почки и меристематического зачатка охвоенного побега. В результате этого роста в его основании в периферической меристеме развиваются материнские группы клеток фитомеров укороченного побега почки и листовые фитомеры зачатка охвоенного побега. Снижение у годичных побегов уровня ОСД до 15.1–15.4% приводит к недоразвитию проводящих тканей центрального цилиндра укороченного стебля почки и блокировке связи апекса через прокамбиальные пучки с проводящим цилиндром стебля материнского охвоенного побега. В результате этого нарушается трофика апикальной меристемы и способность формировать клеточным делением необходимый объем органогенной периферической меристемы с материнскими группами листовых фитомеров зачатка охвоенного побега, что и приводит к выпадению этапа формирования охвоенного побега новой генерации у побегов с недостаточным уровнем обеспеченности ОСД.

При создании культур псевдотсуги Мензиса в Санкт-Петербурге целесообразно планировать густоту посадки растений с учетом того, чтобы в межкроновом пространстве относительное световое довольствие не было ниже 18–19%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Foster A.S. 1941. Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. — Bull. Torrey Bot. Club. 68(6): 339–350.
2. Camefort H. 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnosperms. — In: Thèses présentées à la Faculté des sciences de l'Université de Paris. Masson et C^{ie} Éditeur. Paris. P. 1–185.
3. Sterling C. 1946. Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. I. Structure of the shoot apex. — Am. J. Bot. 33: 742–750.
4. Аникеева И.Д., Минина Е.Г. 1959. О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов. — Бот. журн. 44(7): 907–915.
<http://en.arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19590707>
5. Owens J.N., Molder M., Langer H. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 1. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. — Canad. J. Bot. 55(21): 2728–2745.
6. Owens J.N., Molder M. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 2. Cone differentiation and early development. — Canad. J. Bot. 55(21): 2746–2760.
7. Скупченко В.Б. 1985. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л. 80 с.
8. Хохряков А.П. Растения как модульные организмы. — В кн.: Труды международной конференции по анатомии и морфологии растений. 2–6 июня 1997 г. Санкт-Петербург. 1997. 371 с.
9. Скупченко В.Б. 1998. Формирование побегов и репродуктивных органов ели в связи с эндогенными и экологическими факторами. Сыктывкар. 62 с.
10. Скупченко В.Б. 1974. Морфофункциональная характеристика меристем почек ели, сосны, лиственницы и пихты в подзоне средней тайги Коми АССР. — В кн.: Биологические исследования на Северо-Востоке Европейской части СССР. Коми филиал АН СССР. Сыктывкар. С. 47–53.
11. Скупченко В.Б. 2022. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге. — Раст. ресурсы. 58(1): 43–57.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=48050563>
12. Лархер В. Экология растений. М. 1978. 385 с.
13. Скупченко В.Б., Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. 1997. Формирование побегов и их функциональная организация в кроне *Picea obovata* (Pinaceae). — Бот. журн. 82(5): 16–27.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28178772>
14. Скупченко В.Б. 1979. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сер. препринт. сообщ. “Новые научные методики”. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР. Вып. 2. 56 с.
15. Пирс Э. 1962. Гистохимия. М. 962 с.
16. Джерсен У. 1965. Ботаническая гистохимия. М. 377 с.
17. Конарев В.Г., Закиров С.З., Елсакова Т.Н. 1958. Пиронинофилия ядра как показатель состояния дезоксирибонуклеиновой кислоты. — Изв. АН СССР. 120(2): 409–411.
18. Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М. 293 с.
19. Галенко Э.П. 2001. Радиационный режим соснового фитоценоза как элемент энергообмена. — В кн.: Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб. С. 91–102.
20. Еремин В.М., Чавчавадзе Е.С. 2015. Анатомия вегетативных органов сосновых (Pinaceae Lindl.). Брест. 692 с.
21. Скупченко В.Б. 2016. Включения апопласта с двойным светопреломлением развивающихся структур побегов *Picea obovata* и *P. abies* (Pinaceae). — Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 215: 64–79.
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.215.64-79>
22. MacDonald J.E., Owens J.N. 1993. Bud development in coastal Douglas-fir seedlings under controlled-environment conditions. — Can. J. For. Res. 23(6): 1203–1212.
<https://doi.org/10.1139/x93-152>
23. Эсау К. 1980. Анатомия семенных растений. Книга 1. М. 218 с.
24. Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 378 с.
25. Серебрякова Т.И. 1983. Почка как этап развития побега. — В кн.: Тез. Докл. 9 делегат. Съезда Всесоюзн. Бот. общ. 2 т. Донецк 11–14 мая. Л. С.: 232–233.
26. Briggs G.E., Robertson R.N. 1957. Apparent free 3 space. — Annu. Rev. Plant Physiol. 8: 11–30.
<https://doi.org/10.1146/annurev.pp.08.060157.000303>
27. Geiger D.R. 1975. Phloem loading. — In: Phloem transport. Springer. P. 395–431.
28. Гамалей Ю.В. 2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений. — Цитология. 51(5): 375–387.
http://tsitologiya.incras.ru/51_5/gamalei_ru.htm
29. Салеев Р.К., Швецова И.В. 1969. Адсорбционные свойства изолированных стенок растительной клетки. — Физиол. раст. 16: 447–451.
30. Салеев Р.К. 1969. Поглощение веществ растительной клеткой. М. 206 с.
31. Курсанов А.Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растениях. М. 647 с.

32. Griffiths J., Halliday K. 2011. Plant Development: Light Exposure Directs Meristem Fate. — *Current Biology*. 21(19): R817–R819.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.054>
33. Girault T., Bergougnoux V., Combes D., Viemont J.-D., Leduc N. 2008. Light controls shoot meristem and organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. — *Plant Cell Environ.* 31(11): 1534–1544.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x>
34. Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
35. Cline M.G., Harrington C.A. 2011. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. — *Can. J. For. Res.* 37(1): 74–83.
<https://doi.org/10.1139/x06-218>
36. Синнот Э. Морфогенез растений. М. 1963. 603 с.
37. Барлоу П.У. 1994. Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органогенеза и формообразования растений. — *Онтогенез*. 25(5): 5–28.

Changes in the Shoot Apical Meristem with Decrease in Illumination within the Crown of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) Introduced in St. Petersburg

V. B. Skupchenko*

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

*e-mail: vlaskvs16579@mail.ru

Abstract—In *Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco introduced in St. Petersburg, the changes in the apical meristem morphogenesis during the formation of a short bud shoot with covering scales and meristematic primordium of shoot with needles, under the decrease in illumination within the crown were studied. Terminal 1–4-year-old shoots of the third-order branches in the lower part of the crown with a relative light availability (RLA) in the range of 23.9–18.3% perform full annual cycle of morphogenesis of the shoot apical meristem. Before each stage of morphogenesis, the apical meristem performs independent volume growth associated with the formation of mother groups of phytomer cells of covering scales and needles in the peripheral meristem. With RLA reducing to 15.1–15.4%, in terminal 5–6-year-old shoots over the growing season, the apical meristem performs only formation of a short bud shoot with covering scales and stops volume growth. This is because in the vascular bundles of the stele of the short bud stem, the sieve cells of the phloem are not formed, and the xylem part is poorly developed. The direct contact of the apex with the stele of the bud stem is blocked by procambium bundles, since their cells are differentiated and crystalline cellulose is accumulated in the cell walls. The cell walls of the bark parenchyma of the short bud stem contains significantly less birefringent inclusions, and only single small resin receptacles.

Keywords: *Pseudotsuga menziesii*, St. Petersburg, apical shoot meristem, morphogenesis under different light intensity in the crown of a tree, short shoot of the bud with covering scales, meristematic rudiment of a new generation of shoot with needles

REFERENCES

1. Foster A.S. 1941. Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. — *Bull. Torrey Bot. Club*. 68(6): 339–350.
2. Camefort H. 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes. — In: *Thèses présentées à la Faculté des sciences de l'Université de Paris*. Masson et C^{ie} Éditeur. Paris. P. 1–185.
3. Sterling C. 1946. Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. I. Structure of the shoot apex. — *Amer. J. Bot.* 33: 742–750.
4. Anikeyeva I.D., Minina E.G. 1959. On the physiological activity of the apical meristem in trees as related to the sexual specialization of generative shoots. — *Botanicheskii Zhurnal*. 44(7): 907–915.
<http://en.arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19590707> (In Russian)
5. Owens J.N., Molder M., Langer H. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 1. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation, as they relate to date and temperature sums. — *Canad. J. Bot.* 55(21): 2728–2745.
6. Owens J.N., Molder M. 1977. Bud development in *Picea glauca*: 2. Cone differentiation and early development. — *Canad. J. Bot.* 55(21): 2746–2760.
7. Skupchenko V.B. 1985. [Organogenesis of vegetative and reproductive structures of spruce]. Leningrad. 80 p. (In Russian)
8. Chochrjakov A.P. 1997. [Plants as modular organisms]. — In: [Proc. of Intern. conf. on plant anatomy and morphology]. St. Petersburg. 371 p. (In Russian)

9. *Skupchenko V.B.* 1998. [Formation of shoots and reproductive organs of spruce as related to the endogenic and environmental factors]. Syktyvkar. 62 p. (In Russian)
10. *Skupchenko V.B.* 1974. [Morphofunctional characteristics of the meristem of the buds of spruce, pine, larch, and fir in the middle taiga subzone of the Komi ASSR. — In: Biological studies at the North-East of the European part of the USSR. Syktyvkar. P. 47–53. (In Russian)
11. *Skupchenko V.B.* 2022. Morfogenesis and growth in vegetative shoot of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced to St. Petersburg. — Rastit. Resursi. 58(1): 43–57. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=48050563>
12. *Larcher V.* 1978. [Plant ecology]. Moscow. 385 p. (In Russian)
13. *Skupchenko V.B., Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V.* 1997. [Shoot formation and their functional arrangement in the crown of *Picea obovata* (Pinaceae)]. — Botanicheskii zhurnal. 82(5): 16–27. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28178772> (In Russian)
14. *Skupchenko V.B.* 1979. [Vibrational microtomy of soft tissues]. — In: Novye nauchnye metodiki. Iss. 2. Syktyvkar. 56 p. (In Russian)
15. *Pearse A.G.E.* 1962. [Histochemistry: theoretical and applied]. Transl. from Engl. Moscow. 963 p. (In Russian)
16. *Dgensen U.* 1965. [Botanical histological chemistry]. Moscow. 378 p. (In Russian)
17. *Konarev V.G., Zakirov S.Z., Elsakova T.N.* 1958. [Pyroninophilia of a nucleus as an indicator of the state of deoxyribonucleic acid]. — Izv. AN SSSR. 120(2): 409–411. (In Russian)
18. *Lakin G.F.* 1980. [Biometrics]. Moscow. 293 p. (In Russian)
19. *Galenco E.P.* 2001. [Radiological Radiacionnij conditions of pine forest as an energy exchange element]. — In: [Bioproduction processes in northern forest ecosystems]. St. Petersburg. P. 91–102. (In Russian)
20. *Yeremin V.M., Chavchavadze E.S.* 2015. Anatomy of vegetative organs of pine family (Pinaceae Lindl.). Brest. 692 p. (In Russian)
21. *Skupchenko V.B.* 2016. [Inclusions of apoplast with double refraction in shoot development structure of *Picea obovata* and *P. abies* (Pinaceae)]. — Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. 215: 64–79. (In Russian)
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.215.64-79>
22. *MacDonald J.E., Owens J.N.* 1993. Bud development in coastal Douglas-fir seedlings under controlled-environment conditions. — Can. J. For. Res. 23(6): 1203–1212. <https://doi.org/10.1139/x93-152>
23. *Esau K.* 1980. [Anatomy of seed plants]. Moscow. Part. 1. 218 p. (In Russian)
24. *Serebryakov I.G.* 1952. [Morphology of the vegetative organs of higher plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
25. *Serebryakova T.I.* 1983. [Bud as a stage of shoot development]. — In: [Conference abstracts of the 9th Congress of the All-Union botanical society]. Leningrad. P. 323–233.
26. *Briggs G.E., Robertson R.N.* 1957. Apparent free 3 space. — Annu Rev Plant Physiol. 8: 11–30.
<https://doi.org/10.1146/annurev.pp.08.060157.000303>
27. *Geiger D.R.* 1975. Phloem loading. — In: Phloem transport. Springer. P. 395–431.
28. *Gamalei Iu.V.* 2009. The nature of the trophic tract in vascular plants. — Tsitologiya. 51(5): 375–387.
http://tsitologiya.incras.ru/51_5/gamalei_ru.htm (In Russian)
29. *Salyaev R.K., Shvetsova I.V.* 1969. Adsorption properties of isolated plant cell walls. — Soviet Plant Physiol. 16(3): 361–365.
30. *Salaev R.K.* 1969. The absorption of nutrients by the plant cell. Moscow. 206 p. (In Russian)
31. *Kursanov A.L.* 1976. [The transport of assimilants in plants]. Moscow. 647 p. (In Russian).
32. *Griffiths J., Halliday K.* 2011. Plant Development: Light Exposure Directs Meristem Fate. — Current Biology. 21(19): R817–R819.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.054>
33. *Girault T., Bergougnoux V., Combes D., Viemont J.-D., Leduc N.* 2008. Light controls shoot meristem and organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. — Plant Cell Environ. 31(11): 1534–1544.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x>
34. *Serebryakov I.G.* 1962. [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
35. *Cline M.G., Harrington C.A.* 2011. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. — Can. J. For. Res. 37(1): 74–83.
<https://doi.org/10.1139/x06-218>
36. *Sinnot E.* 1963. [Plant morphogenesis]. Moscow. 603 p.
37. *Barlow P.U.* 1994. [Cell division in meristems and its importance for organogenesis and plant formation]. — Ontogenez. 25(5): 5–28. (In Russian)

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ВИДОВ РОДА *SORBUS* (ROSACEAE) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ© 2023 г. Е. А. Платонова^{1, *}, Э. М. Магеррамова¹, Т. А. Тимохина¹, Л. А. Сергиенко¹¹Петрозаводский Государственный Университет, г. Петрозаводск, Россия

*e-mail: meles@sampo.ru

Поступила в редакцию 31.03.2023 г.

После доработки 24.04.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

Приведены результаты исследования первичной интродукции 14 видов рода *Sorbus* L. в Ботаническом саду Петрозаводского госуниверситета (южная Карелия) за 12-летний период. Виды характеризуются разнообразием декоративных свойств: формой и рассеченностью листовой пластинки, осенней окраской листьев и плодов. Растения выращены из семян, полученных из Ботанических садов России и зарубежных стран, прошли первые этапы онтогенеза, образцы 12 видов достигли генеративного состояния. Все исследуемые виды характеризуются полным вызреванием побегов в течение сезона, генеративные растения — завершенностью сезонного развития репродуктивной сферы до полного созревания плодов. Наличие данных по интродукции видов рода *Sorbus* в ботанических садах разных географических широт позволило сравнить продолжительность этапов онтогенеза и сроки основных фенологических фаз, сделать предварительные выводы о влиянии климатических факторов на характер онтогенеза и сезонного развития растений.

Ключевые слова: *Sorbus*, интродукция, начальные этапы онтогенеза, рост, сезонное развитие, зимостойкость, Карелия

DOI: 10.31857/S0033994623040088, EDN: XYIYKC

Род рябина *Sorbus* L. (Rosaceae) имеет широкий ареал в умеренном поясе Северного полушария и представляет собой один из крупных родов среди древесных растений. По последним данным [1], насчитывается 201 таксон, принятый в ранге вида. Основным центром расселения рода *Sorbus* считается Восточная Азия, в настоящее время здесь выявлено наибольшее разнообразие видов [2]. Рябины произрастают также в Европе, Северной Африке и Северной Америке, некоторые виды — в арктической зоне и в тропиках [2–4].

Рябина возделывается в культуре более 2500 лет, а ее виды и сорта ценятся как декоративные, плодовые, лекарственные, лесомелиоративные и технические растения [3, 5].

История селекции рябины насчитывает почти две сотни лет. Основное внимание уделялось созданию плодовых сортов [6–8]. Декоративные сорта с различной окраской плодов, формой кроны, рассеченностью листьев были выведены в странах Европы и Китае [5, 9]. В основном, это сорта *S. aucuparia* L., *S. aria* (L.) Grantz, *S. × arnoldiana* Rehder, *S. latifolia* (Lam.) Pers., *S. × thuringiaca* (Ilse ex Nyman) Schonach. В список наиболее декоративных видов и сортов (The Award of Garden Meritlists) рода *Sorbus* в западной Европе включены *S. aria*, *S. aucuparia*, *S. cashmiriana*

Hedl., *S. commixta* Hedl., *S. frutescens* McAll., *S. hybrida* L., *S. vilmorinii* C.K. Schneid. и многие другие [10].

В городских посадках в России используется небольшое число видов — *S. aucuparia*, *S. torminalis* (L.) Crantz., *S. intermedia* (Ehrh.) Pers., *S. aria*, в восточных районах страны — *S. commixta*, *S. amurensis* Koehne. Расширение разнообразия видов и сортов рябин в городских посадках в России является актуальной задачей, которую решают Ботанические сады.

Интродукцией видов рябины занимаются во многих ботанических садах России и за рубежом [11–17]. Наиболее крупные коллекции представлены в Главном ботаническом саду РАН им. Н.В. Цицина, Ботаническом саду МГУ, Сахалинском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН, Ботаническом саду СПб ГЛТУ, Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН, Ботаническом саду г. Уфы, Ставропольском ботаническом саду [14, 18–22]. Интродукцию видов рода *Sorbus* на современном этапе нельзя считать законченной. Привлечение новых таксонов в коллекции ботанических садов, продвижение их в различные сферы хозяйственного использования, селекция и сортоиспытание являются перспективными направлениями научной работы.

В озеленении городов Карелии виды и сорта рябины представлены очень ограниченным числом. В 1956 г. в составе насаждений Петрозаводска указывалось всего два вида: *S. aucuparia*, *S. intermedia* [23]. В 2007 г. в составе зеленых насаждений городов Карелии насчитывалось пять видов: *S. aria*, *S. aucuparia*, *S. hybrida*, *S. intermedia*, *S. sibirica* Hedl. [24]. К настоящему времени ассортимент расширился незначительно — в городских посадках Петрозаводска появились новые сорта, например, *S. aucuparia* 'Pendula'.

В Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета рябина выращивалась с первых лет его основания (1951 г.). Первые два вида в коллекционных фондах — *S. aucuparia* (с 1951 г.) и *S. sibirica* (с 1953 г.) — сохранились до нашего времени [25]. В 1960-х гг. коллекция пополнилась новыми видами — *S. americana* Marshall, *S. amurensis*, *S. decora* (Sarg.) C.K. Schneid., *S. discolor* (Maxim.) Hedl., *S. hybrida*, *S. intermedia*. В 1981–1985 гг. возникла идея создания родового комплекса, был выписан семенной материал 35 видов рода *Sorbus* [26]. В 1985 г. коллекция рябин в Ботаническом саду включала 21 вид. Большая часть была представлена молодыми растениями на разных этапах первичной интродукции. Репродуктивного состояния на тот период достигли *S. aucuparia*, *S. americana*, *S. amurensis*, *S. aria*, *S. discolor*, *S. intermedia*, *S. hybrida*, *S. scandiaca* H.J. Coste, *S. sibirica*. Сотрудники сада и кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ исследовали рост и фенологическое развитие образцов. К сожалению, большая часть образцов со временем была утеряна.

В настоящее время в арборетуме и плодовом отделе Ботанического сада насчитывается 11 представителей рода *Sorbus*. В составе старых посадок сохранились 5 видов, в составе новых, появившихся в течение последних 20 лет — *S. cashmiriana* 'Pinkfruits', *S. × meinichii* (Lindeb. ex Hartm.) Hedl., *S. aucuparia* 'Pendula', *S. hybrida* 'Бурка', *S. aucuparia* 'Невежинская', *S. aucuparia* 'Алая Крупная'. У ряда видов исследовали рост побегов [27].

В 2010–2013 гг. были организованы активные интродукционные испытания новых представителей рода *Sorbus*. Семенной материал получили из различных ботанических садов России и зарубежных стран. Задачей этой работы было восстановление утраченных по причине возраста таксонов, омоложение имеющегося фонда старых деревьев, расширение коллекционных фондов Ботанического сада путем привлечения новых декоративных, пищевых, лекарственных растений рода *Sorbus*. Ряд таксонов впервые выращиваются в южной Карелии. В данном исследовании представлены первые результаты интродукции видов рябины в Ботаническом саду ПетрГУ за 12-летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Ботаническом саду ПетрГУ, расположенном в южной Карелии на восточном берегу Петрозаводской губы Онежского озера (61°50' с.ш. и 34°19' в.д.). Сад был основан в 1951 г., имеет площадь 367 га.

Территория сада располагается в денудационно-тектоническом грядовом ландшафте. Основная часть его территории находится на абсолютных отметках 60–80 м над уровнем моря. Максимальная высота (гора Большая Вара) составляет 123 м над уровнем моря, минимальная — у побережья Онежского озера — около 33 м. Маломощные морены последнего верхневалдайского оледенения прерывистым чехлом залегают на вулканогенно-осадочных породах протерозоя и местами перекрыты песчано-гравийными озерно-ледниковыми и озерными отложениями [28]. Почвы, в основном, супесчаные.

Климат умеренно холодный, переходный от морского к умеренно-континентальному. Территория расположена в атлантико-арктической зоне умеренного климатического пояса, т. е. в течение года характерно преобладание воздушных масс атлантического и арктического происхождения [29]. Особенности циркуляционного режима, а также количество солнечной радиации, поступающее соответственно географической широте территории, близость Балтийского, Белого и Баренцева морей, интенсивная циклоническая деятельность во все времена года, комплекс местных, крайне разнообразных природных условий (рельеф, обилие озер и болот, значительная лесистость и т.п.) обуславливают продолжительную, но не суровую зиму; позднюю весну с частыми возвратами холодов; прохладное, короткое лето; высокую относительную влажность воздуха; значительное количество осадков и неустойчивые погодные условия в течение всех сезонов [30]. Средняя годовая температура воздуха на юге Карелии +3 °С, количество осадков 570 мм в год. Подробная характеристика климатического режима за последние годы приведена в разделе “Результаты и их обсуждение” при анализе сезонного развития исследованных видов.

Объектами исследования являются 14 видов рода *Sorbus*, выращиваемых в питомнике Ботанического сада ПетрГУ (табл. 1, рис. 1). Из них 6 видов (*S. bristoliensis* Wilmott, *S. caucasica* Zinserl., *S. eburnea* McAll., *S. koehneana* C.K. Schneid., *S. sudetica* (Tausch) Dluff, Nees et Schauer, *S. × thuringiaca*) впервые проходят интродукционные испытания в Ботаническом саду ПетрГУ в течение довольно длительного периода 7–13 лет. Для остальных видов дана подробная характеристика начальных этапов развития, т. к. информация о проводимых ранее в Ботаническом саду интродукционных испытаниях не сохранилась.



Рис. 1. Некоторые виды рода *Sorbus*, выращенные в Ботаническом саду ПетрГУ.

1 — *Sorbus cashmiriana*, 2 — *S. × thuringiaca*, 3 — *S. caucasica*.

Fig. 1. Some *Sorbus* species in the Botanical Garden of Petrozavodsk State University.

1 — *Sorbus cashmiriana*, 2 — *S. × thuringiaca*, 3 — *S. caucasica*.

Исследуемые растения выращивали из семян, полученных из ботанических садов и арборетумов России, США, Германии, Великобритании, Норвегии, Финляндии, Литвы, Киргизстана. Некоторые виды представлены несколькими образцами, их семена получали из разных географических локаций. Объем и название таксонов приведены, в основном, в соответствии со сводкой WFO Plant List [31].

Естественный ареал исследуемых видов охватывает Северо-восточную часть Северной Америки и практически всю территорию Европы и Азии [2–4, 9, 32]. К североамериканским видам относятся *S. americana* и *S. decora*, в горных районах Европы произрастают *S. aria*, *S. mougeotii* и *S. sudetica*, в Скандинавии и Прибалтике — *S. intermedia*. *S. bristoliensis* является эндемичным видом юго-западной части Великобритании. *S. × thuringiaca* представляет собой редкий природный гибрид между *S. aria* и *S. aucuparia*. Два вида (*S. eburnea*, *S. koehneana*) произрастают в горах Китая, *S. cashmiriana* — в Западных Гималаях, включая Кашмир. *S. amurensis* распространена в лесах Дальнего Востока, *S. sambucifolia* (Cham. et Schltdl.) M. Roem. — на Дальнем Востоке, в Японии, Китае, Корее, а *S. caucasica* — на Кавказе.

Интродукционное испытание включало выявление адаптационных возможностей исследуемых растений, которые оценивали по полноте прохождения циклов сезонного роста и развития и онтогенеза. Определение онтогенетических состояний проводили на основе периодизации Т.А. Работнова [33], А.А. Уранова [34], с учетом более поздних дополнений, опубликованных в различных изданиях, для лиственных деревьев и некоторых видов рябин [16, 35–38]. В онтогенезе исследуемых растений выделяли следующие состояния: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое генеративное (*g*₁).

Фенологические наблюдения проводили по методике Н.Е. Булыгина [39] трижды в неделю в период вегетации в 2021 и 2022 гг. В 2021 г. отмечали цветение и плодоношение, в 2022 г. набухание почек; раскрытие почек; бутонизацию; цветение; заложение плодов; созревание плодов; окрашивание листьев; опадение листьев.

Оценку зимостойкости исследуемых растений проводили после окончания последних весенних заморозков по шкале, разработанной в Главном ботаническом саду РАН им. Н.В. Цицина [40]. Данная шкала имеет семь баллов: I балл — растение не обмерзает; II балл — обмерзает не более 50% длины однолетних побегов; III балл — обмерзает от 50 до 100% длины однолетних побегов; IV балл — обмерзают не только однолетние побеги, но и более старые побеги; V балл — обмерзает надземная часть до снегового покрова; VI балл — обмерзает вся надземная часть; VII балл — растение вымерзает целиком.

Перспективность интродукции оценивали по П.И. Лапину и С.В. Сидневой [40]. Учитывали семь показателей, характеризующих адаптивную способность растений: степень ежегодного вызревания побегов; зимостойкость; сохранение габитуса; побегообразовательная способность; регулярность прироста побегов в высоту; способность к генеративному развитию; доступные способы размножения испытываемых растений в районе интродукции.

Для характеристики климатических условий использовали метеорологические данные метеостанции № 22820 в г. Петрозаводске. Стандартные климатические показатели рассчитывали с использованием методики ГУ «ВНИИСХМ» [41].

Для понимания факторов, обеспечивающих нормальный рост и развитие изучаемых видов в работе проведен сравнительный анализ показате-

Таблица 1. Происхождение семян исследуемых видов рода *Sorbus***Table 1.** Seed origin of the studied *Sorbus* species

Вид Species	Номер образца Number of sample	Откуда получены семена Seed source	Год получения семян Year the seeds were received
<i>S. americana</i>	214–130	США, Огайо, Доус арборетум USA, Ohio, The Dawes Arboretum	2014
<i>S. amurensis</i>	214–135	Германия, Байройт, Эколого-ботанический сад Байройтского университета Germany, Bayreuth, The Ecological-Botanical Garden (ÖBG) of the University of Bayreuth	2014
<i>S. aria</i>	214–80	Литва, дендропарк Дубрава Lithuania, Dubrava Arboretum	2014
<i>S. bristoliensis</i>	210–132	Россия, Санкт-Петербург, Ботанический сад Санкт-Петербургской Лесотехнической академии Russia, St. Petersburg, Botanical Garden of St. Petersburg Forestry Academy	2010
<i>S. cashmiriana</i>	212–175	Германия, Ульм, Ботанический сад Ульмского университета Germany, Ulm, Botanical Garden of the University of Ulm	2012
	216–266	Россия, Махачкала, Горный Ботанический сад ДНЦ РАН Russia, Makhachkala, Mountain Botanical Garden, Dagestan Scientific Centre RAS	2016
	213–28	Киргизстан, Бишкек, Ботанический сад АН Киргизстана Kyrgyzstan, Bishkek, Botanical Garden of NAS Kyrgyzstan	2013
<i>S. caucasica</i>	212–60	Россия, Санкт-Петербург, Ботанический сад Санкт-Петербургской Лесотехнической академии Russia, St. Petersburg, Botanical Garden of St. Petersburg Forestry Academy	2011
<i>S. decora</i>	213–301	Россия, Киров, Ботанический сад Вятского государственного гуманитарного университета Russia, Kirov, Botanical Garden of Vyatka State Humanitarian University	2013
<i>S. eburnea</i>	212–191	Норвегия, Берген, Дендропарк и ботанический сад Университета Бергена Norway, Bergen, Arboretum and Botanical Garden of Bergen University	2012
<i>S. intermedia</i>	213–253	Литва, дендропарк Дубрава Lithuania, Dubrava Arboretum	2013
<i>S. koehneana</i>	213–281	Финляндия, Турку, Ботанический сад Университета Турку Finland, Turku, Botanical Garden of Turku University	2012
	216–268	Россия, Махачкала, Горный Ботанический сад ДНЦ РАН Russia, Makhachkala, Mountain Botanical Garden, Dagestan Scientific Centre RAS	2016
<i>S. mougeotii</i>	213–43	Германия, Готтинген, Экспериментальный ботанический сад Готтингенского университета Germany, Göttingen, Experimental Botanical Garden of Göttingen University	2013

Таблица 1. Окончание

Вид Species	Номер образца Number of sample	Откуда получены семена Seed source	Год получения семян Year the seeds were received
<i>S. sambucifolia</i>	215–86	Россия, Архангельск, Дендрологический сад СНИИЛХ Russia, Archangelsk, Arboretum of the Northern Research Institute of Forestry	2015
<i>S. sudetica</i>	212–66	Россия, Санкт-Петербург, Ботанический сад С.- Петер- бургской Лесотехнической академии Russia, St. Petersburg, Botanical Garden of St. Petersburg For- estry Academy	2012
<i>S. × thuringiaca</i>	211–106	Россия, Нижний Новгород, Ботанический сад ННГУ Russia, Nizhny Novgorod, Botanical Garden of Nizhny Novgorod State University	2011

лей состояния растений, произрастающих в Ботаническом саду ПетрГУ и других регионах России.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для прорастания семенам исследуемых видов рябины требуется холодная стратификация. При стратификации в лабораторных условиях семена прорастали в первый год, при естественной стратификации в полевых условиях — на второй год посева. Сеянцы всех исследуемых видов к концу первого вегетационного сезона достигали ювенильного состояния. Наше исследование показало, что дальнейшее развитие сеянцев происходило по-разному. На 2–3-й год в иматурное состояние переходили *S. cashmiriana*, *S. decora*, *S. intermedia*, *S. koehneana*, на 4-й год — *S. mougeotii* Soy.-Will. et Godr., на 5–7-й годы — *S. americana*, *S. amurensis*, *S. aria*, *S. sambucifolia* (Cham. et Schltdl.) M. Roem.

Генеративного состояния к 2022 г. достигло большинство образцов исследуемых видов, характеристика роста исследуемых растений приведена в табл. 2. Возраст, в котором наблюдалось первое цветение, варьировал от 7 лет у *S. sambucifolia* до 11 лет у *S. bristoliensis*. Два вида — *S. aria*, *S. intermedia* — в возрасте 9 лет не достигли генеративного состояния. Морфометрические характеристики растений в молодом генеративном состоянии приводятся в табл. 3.

К сожалению, в литературе редко встречаются данные по онтогенезу рябины в природе или условиях интродукции, за исключением видов с широким географическим распространением (*S. aucuparia*, *S. sibirica*). Тем не менее, по имеющимся данным, мы можем сделать предположение о факторах, определяющих развитие исследуемых растений в условиях интродукции. Так, *S. sambucifolia* в природных условиях на Сахалине начинает цвести и плодоносить в 12–20 лет, а са-

мые ранние сроки цветения отмечаются в 4–5 лет [42]. Таким образом, в условиях Карелии начало генеративного периода этого вида можно оценить как раннее. Аналогичный возраст (7–9 лет) был установлен при выращивании *S. sambucifolia* в Москве, в Главном ботаническом саду [32]. При сравнении возраста перехода в генеративное состояние ряда видов в Петрозаводске и Сыктывкаре [16], располагающихся на одной широте, мы фиксируем сходство (*S. americana*) или более ранний переход в генеративное состояние в Сыктывкаре у некоторых видов на один (*S. amurensis*, *S. mougeotii*) или два года (*S. koehneana*).

В Москве отмечается более ранний возраст особей при переходе в генеративное состояние по сравнению с Петрозаводском для *S. amurensis* (на 1–4 года), *S. decora* (6 лет), *S. mougeotii* (6–7 лет), *S. intermedia*, *S. sudetica* (8 лет), *S. koehneana* (5 лет), *S. caucasica* (7 лет) [32]. В условиях Южно-Уральского ботанического сада в г. Уфа у *S. americana* отмечается более ускоренное развитие. Этот вид начинает плодоносить в возрасте 5 лет — на три года раньше, чем в Карелии [43]. По данным М.А. Кольцовой [44], в Ставропольском ботаническом саду *S. americana*, *S. amurensis*, *S. decora*, *S. mougeotii* переходят в генеративное состояние на 2–3 года раньше, чем в Петрозаводске; у *S. intermedia*, *S. aria* плодоношение отмечается соответственно в 7 и 6 лет, а в наших условиях в возрасте 9 лет оно еще не начиналось. Таким образом, для большинства образцов мы констатируем наличие прямого влияния климатических факторов: в средних широтах более теплый вегетационный сезон обеспечивает ускоренное развитие растений, по сравнению с более северными регионами.

Один и тот же возраст начала генеративного периода (10 лет) отмечается у *S. caucasica* — в Петрозаводске и Ставрополе, и даже более ранний у *S. cashmiriana*, *S. americana*, *S. eburnea* в Петроза-

Таблица 2. Характеристика роста исследуемых растений
Table 2. The growth characteristics of the studied plants

Вид Species	Число растений Number of plants	Возраст в 2022 г. Age in 2022	Онтогенетическое состояние в 2022 г. Ontogenetic stage in 2022	Высота растений в 2022 г., см Height in 2022, cm	Прирост в высоту в 2020 г., см Height increment in 2020, cm	Прирост в высоту в 2021 г., см Height increment in 2021, cm	Прирост в высоту в 2022 г., см Height increment in 2022, cm
<i>S. americana</i>	3	8	<i>v</i>	107.0 ± 15.5	24.3 ± 5.8	130 ± 2.5	36.0 ± 7.2
	1		<i>g</i> ₁	110.0	50.0	17.0	7.5
<i>S. amurensis</i>	3	9	<i>v</i>	113.7 ± 10.2	22.7 ± 6.3	20.8 ± 3.7	117.7 ± 7.8
	2		<i>g</i> ₁	169.5	42.0	17.0	16.8
<i>S. aria</i>	7	9	<i>v</i>	141.6 ± 5.5	24.0 ± 2.4	22.2 ± 1.7	34.3 ± 2.0
<i>S. bristoliensis</i>	3	12	<i>g</i> ₁	197.0 ± 54.5	13.3 ± 5.8	14 ± 6.0	3.3 ± 1.3
<i>S. cashmiriana</i>	10	8–11	<i>g</i> ₁	158.7 ± 10.4	31 ± 4.8	30.5 ± 4.8	19.9 ± 5.0
<i>S. caucasica</i>	3	10	<i>im</i>	41.3 ± 4.2	6.0 ± 1.0	4.8 ± 1.7	1.8 ± 0.3
	4		<i>v</i>	105.5 ± 8.5	11.9 ± 2.0	5.4 ± 1.6	9.8 ± 3.0
	3		<i>g</i> ₁	114.7 ± 2.8	14.7 ± 3.2	3.5 ± 1.5	6.8 ± 2.4
<i>S. decora</i>	2	9	<i>v</i>	167.0	17.8	22.5	24.0
	2		<i>g</i> ₁	180.0	22.5	19.0	5.3
<i>S. eburnea</i>	2	10	<i>g</i> ₁	156.0	17.5	2.5	0.5
<i>S. intermedia</i>	1	9	<i>v</i>	142.0	15.0	7.0	5.5
<i>S. koehneana</i>	2	6	<i>v</i>	141.0	40.5	39.3	28.3
	2	9	<i>g</i> ₁	140.0	6.5	2.3	12.5
<i>S. mougeotii</i>	1	10	<i>v</i>	150.0	17.0	9.0	23.5
	1		<i>g</i> ₁	271.0	26.0	18.0	1.5
<i>S. sambucifolia</i>	1	7	<i>v</i>	122.5	27.0	16.5	24.0
	3		<i>g</i> ₁	100.2 ± 13.5	38.0 ± 1.2	26.8 ± 1.0	3.2 ± 1.2
<i>S. sudeica</i>	11	10	<i>g</i> ₁	103.0 ± 4.3	9.0 ± 0.6	3.8 ± 1.1	4.1 ± 1.6
<i>S. × thuringiaca</i>	10	11	<i>v</i>	110.0 ± 7.8	12.4 ± 2.3	6.6 ± 0.6	17.8 ± 5.0
	1		<i>g</i> ₁	152.0	36.0	1.5	1.5

Примечание: *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное онтогенетическое состояние.

Note: *im* – immature, *v* – virginal, *g*₁ – young generative ontogenetic state.

Таблица 3. Морфометрические параметры исследуемых растений в молодом генеративном состоянии в 2022 г.
Table 3. Biometric characteristics of the studied young generative plants in 2022

Вид Species	Число растений Number of plants	Самый ранний возраст растений при переходе в генеративное состояние The youngest age of the transition to the young generative state	Высота, см Height, cm	Порядок ветвления Maximum branching order
<i>S. americana</i>	1	8	110	II
<i>S. amurensis</i>	2	7	95–149	II, III
<i>S. bristolensis</i>	3	11	92–272	IV
<i>S. cashmiriana</i>	10	8	113–216	III, IV
<i>S. caucasica</i>	3	8	109–129	II
<i>S. decora</i>	2	9	174–186	III
<i>S. eburnea</i>	2	8	154–158	IV
<i>S. koehneana</i>	4	9	137–143	IV
<i>S. mougeotii</i>	1	10	271	IV
<i>S. sambucifolia</i>	3	7	85–127	II, III
<i>S. sudetica</i>	11	9	89–129	III
<i>S. × thuringiaca</i>	1	11	152	III

водске по сравнению с Санкт-Петербургом и Москвой [45]. Таким образом, в районах интродукции могут проявляться генетически закрепленные темпы развития, а также индивидуальные особенности образцов одного вида. В какой-то степени могут сказываться условия выращивания растений.

Наши исследования показали, что индивидуальные различия растений проявляются также в разных сроках смены онтогенетических состояний особей одного и того же вида: особи одного возраста могут находиться в разных онтогенетических состояниях. Так, неодновременное начало генеративного периода наблюдается у разных особей *S. americana*, *S. amurensis*, *S. caucasica*, *S. decora*, *S. koehneana*, *S. mougeotii*, *S. sambucifolia*, *S. × thuringiaca* (табл. 3).

Скорость роста является хорошим показателем успешности интродукции [40]. В течение трех лет, когда проводили детальные измерения, все образцы имели регулярные приросты в высоту. Наиболее высокие показатели прироста (более 20 см в год) отмечали у *S. americana*, *S. aria*, *S. cashmiriana*, *S. koehneana*, *S. sambucifolia*. К медленно-растущим можно отнести *S. caucasica* и *S. sudetica* (приросты менее 10 см в год). Остальные образцы характеризуются средними показателями. Погодичная вариабельность приростов различна у исследуемых образцов. Снижение интенсивности роста за последние три года у *S. bristolensis*, *S. eburnea*, *S. mougeotii* свидетельствует о нехватке почвенных ресурсов для обеспечения нормального роста уже крупных растений и необходимости их пересадки на постоянное место в открытый грунт.

К 2022 г. большинство особей исследуемых растений достигли высоты от 80 до 210 см и более. К медленно-растущим видам в условиях Карелии можно отнести *S. sambucifolia*, *S. caucasica*, *S. sudetica*, *S. × thuringiaca* и *S. americana*. При сравнении с растениями в более южных районах наблюдается разница по высоте: например, в Уфе высота *S. americana* и *S. caucasica* [20] в полтора–два раза превышает высоту исследуемых образцов в таком же возрасте. При этом биометрические параметры *S. cashmiriana* и *S. koehneana* сопоставимы с параметрами растений, выращенных в Петрозаводске.

Постоянные фенологические наблюдения проводили в 2021–2022 гг. Климатические показатели для двух лет наблюдений в сравнении со среднегодовыми показателями за последние 11 лет приведены в табл. 4. Фенологическая весна (период с температурой выше 0 °C) началась в 2021 г. неделей раньше, в 2022 г. — неделей позже среднесуточной даты. Период с положительной среднесуточной температурой в 2021 г. был более продолжительным по сравнению с 2022 г. и среднегодовыми показателями. Период активной вегетации большинства растений умеренных широт со среднесуточной температурой выше +5 °C в 2021 и 2022 г. был в области средних многолетних значений, сумма эффективных температур была более высокой в 2021 и 2022 г. по сравнению со средними значениями. В 2021 г. продолжительность северного лета (периода среднесуточных температур выше +10 °C) была немного меньше по сравнению со среднесуточными значениями, но по сумме температур выше +10 °C 2021 г. характеризуется большей теплообеспеченностью.

Таблица 4. Основные климатические параметры периода исследования
Table 4. Climate indicators over the research period

Параметры Charateristics	2021	2022	Среднее за 11 лет
Период устойчивых температур выше 0 °C $T > 0\text{ °C}$			
Дата начала Beginning	24.03	08.04	31.03
Дата окончания End	18.11	13.11	13.11
Продолжительность, дней Duration, days	240	220	227
Период устойчивых температур выше +5 °C $T > +5\text{ °C}$			
Дата начала Beginning	08.05	06.05	01.05
Дата окончания End	14.10	17.10	13.10
Продолжительность, дней Duration, days	160	165	165
Сумма осадков за период, мм Sum of precipitation for the period, mm	382	497	364
СЭТ за период, °C Sum of effective temperatures for the period, °C	2268	2148	2135
Период устойчивых температур выше +10 °C $T > +10\text{ °C}$			
Дата начала Beginning	11.05	28.05	15.05
Дата окончания End	01.09	30.08	15.09
Продолжительность, дней Duration, days	114	122	128
Сумма осадков за период, мм Sum of precipitation for the period, mm	332	256	278
Сумма температур > +10 °C за период, °C Sum of temperatures > +10 °C for the period, °C	1847	1647	1770
$T_{\min}$, °C	-28.6	-21.0	-22.5
$T_{\max}$, °C	28.9	25.9	24.3
Дата последнего весеннего заморозка Last frost date	30.05	26.05	17.05
Дата первого осеннего заморозка First frost date	22.09	03.10	05.10
Продолжительность беззаморозкового/безморозного периода Duration of the frost-free period	114	129	139
Сумма осадков за год, мм Sum of precipitation for the year, mm	742	691	619

по сравнению с 2022 годом и средними многолетними значениями. Следует отметить более поздний приход летнего тепла ($T > +10^\circ\text{C}$) в 2022 г. — более чем на две недели по сравнению с 2021 г., что могло иметь влияние на процессы роста и развития растений, требовательных к температурному фактору. Сумма осадков в 2021 и 2022 г. была выше среднемноголетних значений.

Раннее набухание почек в 2022 г. наблюдали у *S. sambucifolia* и *S. intermedia* при сумме положительных температур $43\text{--}58^\circ\text{C}$, чуть позже — у *S. cashmiriana*, *S. koehneana*, *S. bristoliensis*, *S. decora*, *S. amurensis*, *S. americana* при сумме положительных температур $63\text{--}71^\circ\text{C}$ (табл. 5). В начале мая отмечали набухание почек у остальных видов при сумме положительных температур $88\text{--}116^\circ\text{C}$. Распускание листьев происходило у растений через 2–3 недели после пробуждения почек, а начало роста побегов в 2022 г. довольно поздно — в первой декаде июня, когда сумма положительных температур достигла $314\text{--}396^\circ\text{C}$, а сумма эффективных температур выше $+5^\circ\text{C}$ — $93\text{--}275^\circ\text{C}$. Только у менее требовательного к теплу *S. sambucifolia* распускание листьев и начало роста происходило раньше других видов.

Рост побегов у особей исследуемых видов продолжался до последней декады июля — первой недели августа. Продолжительность периода вегетации у рябин (с фазы набухания почек до опадения листьев) составила в 2022 г. $138\text{--}178$ дней. Осенний листопад наблюдался с конца сентября до середины октября. Исследуемые виды успевают завершить вегетацию до наступления метеорологической зимы, однолетние побеги вызревают полностью. На момент наступления первого осеннего заморозка листья всех видов расцвечены на $70\text{--}100\%$, не повреждаются низкими температурами, опадают после полного расцвечивания.

Сравнение сроков начала вегетации видов рода *Sorbus* в разных географических районах (от средней тайги до Уфы, Саратова и Ставрополя) показало их широтное варьирование в пределах трех недель. В Сыктывкаре, располагающемся на одной широте с Петрозаводском, вегетация (набухание почек) *S. americana*, *S. sambucifolia*, *S. mougeotii* начинается позднее — в первой — начале второй декады мая при среднесуточной температуре воздуха $+5.4\text{--}13.7^\circ\text{C}$ [46]. Распускание листьев у этих видов также происходит позднее на 12 дней, чем наблюдалось в Петрозаводске в 2022 г., что может быть связано с континентальностью климата.

Окончание роста побегов всех указанных видов в Москве происходит в те же сроки, что в Петрозаводске, в Саратове — в середине июня — на месяц раньше, чем в Петрозаводске, в Ставрополе — уже во второй — третьей декаде мая и ограничивается наступлением жаркого периода [44, 47]. Продолжительность вегетации в разных геогра-

фических районах варьирует в широких пределах. Согласно литературным данным, период вегетации интродуцентов в условиях Севера должен быть значительно короче, чем в более южных географических районах [48]. Действительно, период вегетации *S. americana*, *S. amurensis*, *S. aria*, *S. cashmiriana*, *S. decora*, *S. intermedia*, *S. mougeotii* в Петрозаводске короче по сравнению с Москвой и Уфой [32, 49]. Но при этом длительность вегетации *S. sambucifolia* и *S. koehneana* в Петрозаводске и Москве, *S. caucasica* в Петрозаводске и Уфе была одинакова. Таким образом, в северных широтах рост и развитие вегетативной сферы растягивается на более длительный период, но при более коротком вегетационном периоде исследуемые виды успевают завершить вегетацию. Исследование видовой специфики роста и развития должно продолжаться для пополнения и анализа многолетних данных.

В 2022 г. вступили в генеративное состояние особи большинства исследуемых образцов, поэтому анализ развития генеративной сферы у разных видов дал более репрезентативные результаты (табл. 6). Так, самые ранние сроки начала цветения отмечены для *S. sambucifolia* (4 июня). Цветение этого вида сопровождалось подъемом температур выше $+10^\circ\text{C}$ в последних числах мая — начале июня. Разница в сроках начала цветения *S. sambucifolia* по сравнению с другими видами составляет 10 дней и более, а максимальный разрыв достигает 19 дней.

У образцов *S. cashmiriana*, *S. koehneana*, *S. sudetica* в 2022 г. цветение начинается в середине первого летнего месяца (12–16 июня) при температурах около $+15^\circ\text{C}$ (рис. 2). После набора суммы положительных температур выше 588°C начинается второй подъем температур через рубеж $+15^\circ\text{C}$, что сопровождается цветением *S. × thuringiaca*, *S. caucasica*, *S. bristoliensis*, *S. decora* (21–23 июня). *S. americana*, *S. eburnea* и *S. mougeotii* также характеризуются поздними сроками цветения (18 июня). На графике температур в 2021 г. начало цветения *S. cashmiriana*, *S. caucasica*, *S. koehneana* (2 июня) соответствует подъему температур выше $+10^\circ\text{C}$, а цветение *S. bristoliensis*, *S. eburnea*, *S. sudetica* (8–9 июня) — выше $+15^\circ\text{C}$.

Для некоторых видов можно сравнить даты начала цветения в 2021 и 2022 гг., они отличаются существенно: от 7–10 дней у *S. cashmiriana*, *S. eburnea* и *S. sudetica*, до двух недель и более — у *S. bristoliensis*, *S. caucasica* и *S. koehneana*. Достоверно свидетельствовать о связи суммы температур с цветением определенного образца при отсутствии массива данных, на настоящий момент затруднительно. Однако следует обратить внимание, что в разные по погодным условиям годы, близкие значения суммы температур выше 0, $+5$, $+10^\circ\text{C}$ на дату начала цветения отмечаются у

Таблица 5. Фенологическое развитие вегетативной сферы исследуемых видов в 2022 г.
Table 5. Phenological stages of vegetative growth of the studied species in 2022

Вид Species	Набухание вегет. почек Bud swelling	Разверзание вегет. почек Bud unfolding	Начало роста побегов Beginning of shoot elongation	Окончание роста побегов Termination of shoot elongation	Полное опробкование ростовых побегов Suberization of terminal shoots	Обособление листьев Onset of leaf unfolding	Полное обособление листьев End of leaf unfolding	Расцветивание листьев Initiation of leaf coloring	Опадение листьев Completion of leaf fall	Продолжитель ность вегет. сезона, дней Duration of vegetation
<i>S. americana</i>	27.IV	7.V	1.VI	18.VII	15.VIII	13.V	20.V	15.IX	27.IX	154
<i>S. amurensis</i>	27.IV	4.V	1.VI	27.VII	23.VIII	13.V	17.V	2.IX	24.IX	151
<i>S. aria</i>	4.V	13.V	1.VI	3.VIII	15.VIII	17.V	1.VI	27.IX	3.X	153
<i>S. bristoliensis</i>	27.IV	7.V	3.VI	3.VIII	2.IX	13.V	27.V	10.X	21.X	178
<i>S. cashmiriana</i>	27.IV	4.V	7.VI	3.VIII	12.IX	13.V	17.V	5.IX	21.IX	148
<i>S. caucasica</i>	7.V	13.V	7.VI	29.VII	27.VIII	20.V	4.VI	12.IX	3.X	150
<i>S. decora</i>	27.IV	10.V	3.VI	21.VII	15.VIII	13.V	20.V	16.IX	5.X	162
<i>S. eburnea</i>	4.V	10.V	3.VI	29.VII	5.IX	13.V	18.V	15.IX	5.X	155
<i>S. intermedia</i>	22.IV	27.IV	7.VI	27.VII	28.VIII	17.V	30.V	2.IX	12.IX	144
<i>S. koehneana</i>	27.IV	7.V	3.VI	29.VII	15.VIII	13.V	20.V	8.IX	23.IX	150
<i>S. mougeotii</i>	7.V	13.V	3.VI	18.VII	29.VIII	17.V	27.V	18.IX	7.X	154
<i>S. sambucifolia</i>	19.IV	27.IV	27.V	27.VII	2.IX	4.V	7.V	5.IX	24.IX	159
<i>S. sudetica</i>	4.V	17.V	15.VI	5.VIII	2.IX	20.V	1.VI	12.IX	25.IX	145
<i>S. × thuringiaca</i>	7.V	13.V	3.VI	23.VII	2.IX	17.V	1.VI	18.IX	17.X	164

Таблица 6. Сроки цветения и плодоношения исследуемых растений в 2021 и 2022 гг.
Table 6. The dates of flowering and fruiting of the studied species in 2021 and 2022

Вид Species	Число растений Number of plants	Год Year	Начало цветения Onset of flowering	Продолжительность цветения Duration of flowering	Созревание плодов Fruit ripening
<i>S. americana</i>	4	2021 2022	— 18.VI	— 6	— *
<i>S. amurensis</i>	3	2021 2022	6.VI —	22 —	IX —
<i>S. bristoliensis</i>	3	2021 2022	9.VI 21.VI	8 11	IX 23.IX
<i>S. cashmiriana</i>	11	2021 2022	2.VI 12.VI	12 12	IX IX
<i>S. caucasica</i>	10	2021 2022	2.VI 21.VI	15 8	IX 23.IX
<i>S. decora</i>	4	2021 2022	— 21.VI	— 8	— *
<i>S. eburnea</i>	2	2021 2022	8.VI 18.VI	11 6	IX 17.IX
<i>S. koehneana</i>	4	2021 2022	2.VI 15.VI	8 9	IX 18.IX
<i>S. mougeotii</i>	2	2021 2022	— 18.VI	— 13	— 23.IX
<i>S. sambucifolia</i>	6	2021 2022	— 4.VI	— 18	— 26.VIII
<i>S. sudetica</i>	11	2021 2022	9.VI 16.VI	8 8	IX 7.IX
<i>S. × thuringiaca</i>	11	2021 2022	— 23.VI	— 6	— *

Примечание: в табл. 6 и 7 прочерк означает, что цветения не было, * — плоды не сформировались.
 Note: in tables 6 and 7 dash means that there was no flowering, * — fruit not formed.

S. bristoliensis, *S. eburnea*, *S. sudetica*, выше 10 °C — у *S. cashmiriana* и *S. koehneana* (табл. 7). Это значит, что сумма температур для этих видов может иметь определенное значение при развитии цветков. Для других видов подобного соответствия за два года не выявлено. Продолжительность цветения у исследуемых растений варьировала от 6 до 22 дней. Это неустойчивый показатель, который может изменяться в разные годы. Тем не менее, в условиях Карелии, по сравнению с более южными широтами, наблюдалось более длительное цветение отдельных видов [49].

Представленные в различных источниках данные позволили провести анализ сроков цветения в зависимости от географического расположения исследуемых видов рябины. Так, в более северных широтах, в Полярно-альпийском ботаническом саду (Апатиты, Кировск) сроки цветения

S. americana — начало—середина июля, *S. koehneana* — начало июля, *S. mougeotii* — вторая половина июля, *S. sambucifolia* — вторая половина июня—начало июля [11], что значительно позднее сроков начала цветения этих видов в Петрозаводске даже с учетом более позднего прихода тепла в 2022 г.

Сроки цветения *S. sambucifolia* были сходными в Сыктывкаре и Петрозаводске, а также на родине, в условиях Сахалина [42]. При этом заслуживает внимания тот факт, что многолетняя средняя сумма температур выше + 5 °C на Сахалине составляла в период цветения 131.7 ± 5.2 °C, что почти в два раза ниже, чем в год исследования в Петрозаводске. Цветение *S. americana*, *S. mougeotii* в 2022 г. в Петрозаводске запаздывало на неделю по сравнению со средними сроками цветения этих видов в Сыктывкаре.

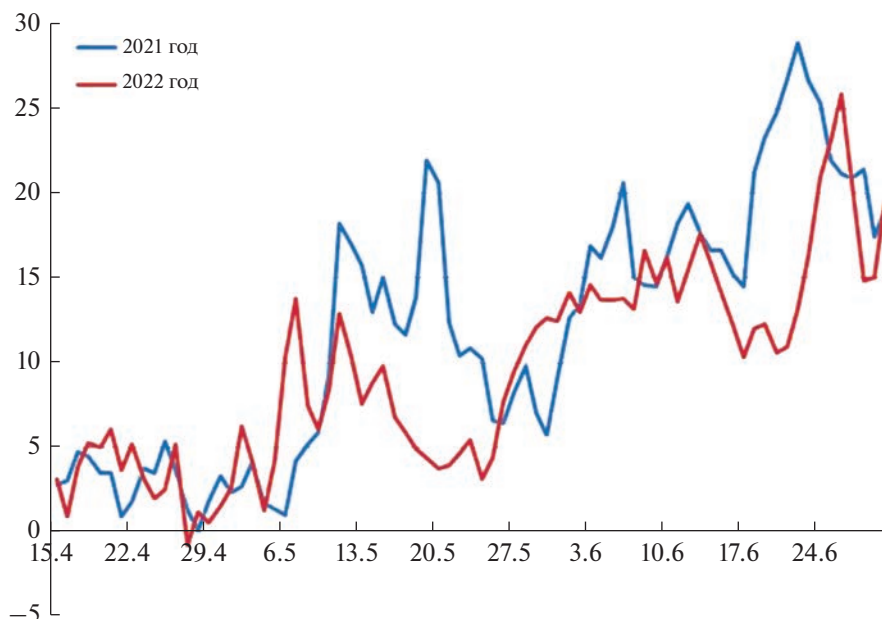


Рис. 2. График среднесуточных температур в период начала вегетации и цветения исследуемых видов. По горизонтали — дата (число, месяц); по вертикали — температура, °C.

Fig. 2. Average daily temperatures at the beginning of vegetation and flowering of the studied species. X-axis — date (day, month); y-axis — temperature, °C.

В Москве у *S. amurensis*, *S. sambucifolia*, *S. americana*, *S. decora*, *S. caucasica*, *S. mougeotii*, *S. sudetica*, *S. koehneana* цветение наступает в конце мая—начале июня, т.е. на неделю раньше, чем в Петрозаводске в более типичном по погодным условиям 2021 г. [32]. Цветение *S. americana*, *S. amurensis*, *S. cashmiriana*, *S. caucasica*, *S. decora*, *S. koehneana*, *S. mougeotii*, *S. × thuringiaca* в Уфе, *S. americana*, *S. amurensis*, *S. mougeotii* — в Саратове, *S. cashmiriana* — в Дагестане происходит в последней декаде мая, т.е. раньше, чем в Москве и, соответственно, в Петрозаводске и Сыктывкаре [12, 47, 49]. В Ставрополе начало цветения рябин отмечается со второй декады мая до начала июня [44]. Таким образом, на широтном градиенте от Ставрополя до Апатитов сроки начала цветения комплекса исследуемых видов варьируют со второй декады мая до конца июля.

Предполагается, что период зацветания рябин является видоспецифичным признаком [49]. Действительно, сроки цветения *S. sambucifolia* в условиях Петрозаводска, Сыктывкара, Москвы, Уфы определяются как наиболее ранние по сравнению со многими другими видами. Сравнительный анализ других видов может быть достоверным при наборе данных фенонаблюдений за 5–10 лет.

Созревание плодов у большинства видов происходит в сентябре, ближе к концу месяца, у *S. sambucifolia* — в конце августа. У *S. decora* не происходило созревание плодов вследствие жаркой погоды на ранних сроках плодоношения. В целом 2022 г. был не очень урожайным и для

местного вида *Sorbus aucuparia*, и для интродуцированных видов рода *Sorbus* в коллекции Ботанического сада и городских парках.

Одним из факторов, определяющих возможность интродукции растений на север, является их зимостойкость, т.е. устойчивость к воздействию длительных неблагоприятных условий на протяжении зимних месяцев. Большинство исследуемых растений — *S. aria*, *S. bristoliensis*, *S. caucasica*, *S. decora*, *S. intermedia*, *S. mougeotii*, *S. sambucifolia*, *S. sudetica*, *S. × thuringiaca* — не обмерзает т.е. относится к I группе морозостойкости, такие виды, как *S. americana*, *S. amurensis*, *S. eburnea*, относятся ко II группе зимостойкости, виды — *S. cashmiriana*, *S. koehneana* относятся к III группе зимостойкости. Весенними заморозками повреждаются листья *S. sambucifolia*, *S. cashmiriana*, *S. mougeotii*. В отдельные зимы могут обмерзать до половины длины однолетние побеги *S. americana*, *S. amurensis*, *S. eburnea*. В некоторые годы практически на всю длину могут обмерзать единичные однолетние побеги *S. cashmiriana*, *S. koehneana*. Тем не менее, после окончания зимних холодов, в течение наступившего вегетационного сезона происходит отрастание побегов и габитус растений сохраняется.

По результатам комплексной оценки жизнеспособности интродуцентов по П.И. Лапину и С.В. Сидневой [40] все исследуемые виды рода *Sorbus* можно отнести к группе вполне перспективных для дальнейшей интродукции в условиях южной Карелии.

Таблица 7. Суммы положительных и эффективных температур на дату начала цветения исследуемых видов в 2021 и 2022 годах
Table 7. The sums of positive and effective temperatures on the date of the first flowering of the studied species in 2021 and 2022

Вид Species	Дата начала цветения The first flowering date		Сумма положительных температур на дату начала цветения, $T > 0^{\circ}\text{C}$ Sum of positive temperatures on the first flowering date $T > 0^{\circ}\text{C}$		Сумма эффективных температур на дату начала цветения, $T > 5^{\circ}\text{C}$ Sum of effective temperatures on the first flowering date $T > 5^{\circ}\text{C}$		$T > 10^{\circ}\text{C}$	$T > 10^{\circ}\text{C}$
	2021	2022	2021	2022	2021	2022	2021	2022
<i>S. americana</i>	—	18.VI	—	555	—	434	—	303
<i>S. amurensis</i>	6.VI	—	513	—	374	—	301	—
<i>S. bristoliensis</i>	9.VI	21.VI	558	589	418	468	346	337
<i>S. cashmiriana</i>	2.VI	12.VI	442	473	302	399	230	221
<i>S. caucasica</i>	2.VI	21.VI	442	589	302	468	230	337
<i>S. decora</i>	—	21.VI	—	589	—	468	—	337
<i>S. eburnea</i>	8.VI	18.VI	543	555	404	434	331	303
<i>S. koehneana</i>	2.VI	15.VI	442	520	302	399	230	269
<i>S. mougeotii</i>	—	18.VI	—	555	—	434	—	303
<i>S. sambucifolia</i>	—	4.VI	—	355	—	234	—	104
<i>S. sudetica</i>	9.VI	16.VI	558	533	418	412	346	281
<i>S. × thuringiaca</i>	—	23.VI	—	618	—	497	—	367

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило сделать заключение об успешности интродукционных испытаний 14 видов рода *Sorbus* L. (Rosaceae) в условиях южной Карелии. Первые этапы онтогенеза растений происходят в соответствии с нормой. 12 видов достигли генеративного состояния. Все исследуемые виды характеризуются полным вызревaniem побегов в течение сезона, генеративные растения — завершенностью сезонного развития репродуктивной сферы до полного созревания плодов.

Наличие данных по интродукции видов рода *Sorbus* в ботанических садах разных географических широт дает возможность характеризовать влияние климатических факторов на характер онтогенеза и сезонного развития растений. Так, теплый климат низких широт способствует более ранним срокам начала генеративного периода в онтогенезе многих, но не всех видов. Начало вегетационного периода варьирует от средней тайги до Уфы и Ставрополя в пределах трех недель, завершение роста побегов — в пределах двух месяцев. Сроки начала цветения исследуемых видов варьируют в широтном градиенте от Ставрополя до Апатитов от второй декады мая до конца июля. Период вегетации большинства исследуемых ви-

дов в условиях Севера короче, чем в более южных географических районах.

Выявлена видоспецифичная последовательность сроков сезонного развития — раннее наступление фенофаз у *S. sambucifolia*, более позднее — у остальных видов и наиболее позднее — у *S. caucasica*, *S. bristoliensis*, *S. eburnea*, *S. × thuringiaca*. Для статистического подтверждения предварительных результатов требуется продолжение исследований коллекционных образцов с последующим анализом многолетних данных.

По результатам комплексной оценки жизнеспособности все исследуемые виды рода *Sorbus* можно отнести к группе вполне перспективных для дальнейшей интродукции в условиях южной Карелии. Эти виды рябины отличаются разнообразием декоративных свойств — формой и расцеченностью листовой пластинки, цветением, осенней окраской листьев и плодов. Растения многих видов имеют необычный облик, отличающий их от традиционного, широко распространенного вида *Sorbus aucuparia*. Новые таксоны могут использоваться для создания оригинальных композиций в садах и парках — как в солитерных посадках, так и в сочетании с лиственными и хвойными деревьями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sennikov A.N., Kurtto A. 2017. A phylogenetic checklist of *Sorbus* s.l. (Rosaceae) in Europe. — Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 93: 1–78.
<https://journal.fi/msff/article/view/64741>
2. Габриэлян Э.Ц. 1978. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван. 264 с.
3. Петров Е.М. 1957. Рябина. М. 257 с.
4. Заиконникова Т.И. 1984. Род *Sorbus*. — В кн.: Арктическая флора СССР. Л. Вып. 9. Ч. 1. С. 118–121.
5. Ренгартен Г.А., Сорокопудов В.Н. 2019. Интродукция и селекция *Sorbus* (Rosaceae) в качестве пищевого растения в странах мира. — Экосистемы. 18(48): 89–96.
6. Ренгартен Г.А., Сорокопудов В.Н. 2019. Селекция рябины как декоративной культуры в России и европейских странах. — Вестник КрасГАУ. 6(147): 9–15.
http://www.kgau.ru/vestnik/2019_6/content/2.pdf
7. Асбаганов С.В. 2010. Формирование коллекции рябины в ЦСБС СО РАН. — В кн.: Труды Томского государственного университета. Сер. Биологическая. Т. 274. Ботанические сады. Проблемы интродукции. С. 67–69.
https://www.elibrary.ru/download/elibrary_21644116_28228738.pdf
8. Хромов Н.В. Комплексная оценка сортов рябины (*Sorbus aucuparia*) в условиях Тамбовской области. — В сб.: Селекция и сорторазведение садовых культур. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 170-летию ВНИИСПК. Т. 2. Орел. С. 222–224.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=24501138&pff=1>
9. Hirons A.D., Sjöman H. 2019. Tree Species Selection for Green Infrastructure: A Guide for Specifiers. Is. 1.3. Trees et Design Action Group. 374 p.
<https://www.myerscough.ac.uk/media/4932/hirons-and-sjoman-2019-tree-species-selection-for-green-infrastructure-v13.pdf>
10. Ornamental AGM Plants. April 2023. — Royal Horticultural Society. 129 p.
<https://www.rhs.org.uk/plants/pdfs/agm-lists/agm-ornamentals.pdf>
11. Гончарова О.А. 2020. Список растений рода *Sorbus* L., интродуцированных в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте имени Н. А. Аврорина. — Hortus Botanicus. 15: 195–209.
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2020.7586>
12. Залибеков М.Д. 2008. Краткие итоги интродукции видов рода *Sorbus* L. в Горном ботаническом саду. — В сб.: Труды Дагестанского Отделения Русского ботанического Общества. Махачкала. С. 67–69.
http://gorbotsad.ru/files/trudy_dagrho_1.pdf

13. *Каталог* сосудистых растений Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси (открытый грунт). 2010. Минск. 264 с.
http://hbc.bas-net.by/hbcinfo/books/Catalog_2010.pdf
14. Кочешкова Т.В., Бойко Г.А., Казарова С.Ю. 2020. Рябины в коллекции Ботанического сада МГУ. М. 168 с.
15. Москвитин С.А. 1994. Эколого-ботаническое изучение родов *Sorbus* L. и *Aronia* Medik. коллекции Ботсада Кубанского госагроуниверситета. — Бюлл. Ботсада им. И.С. Косенко. 1: 50–54.
16. Скроцкая О.В. 2018. Особенности развития и практическая ценность интродуцентов рода *Sorbus* L. в условиях Севера. — Самарский научный вестник. 7(4): 116–121.
<https://doi.org/10.17816/snv201874120>
17. Хархота Л.В., Лихацкая Е.Н. 2019. Коллекция видов рода *Sorbus* L. в Донецком Ботаническом саду. — Научные труды Чебоксарского филиала ГBS РАН им. Н. В. Цицина РАН. 12: 62–66.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=37145288>
18. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. 2005. М. 586 с.
19. Фирсов Г.А., Васильев Н.Р. 2015. Род рябина (*Sorbus*) в коллекции Ботанического сада Петра Великого в Санкт-Петербурге. — Растительный мир азиатской России. 4(20): 86–93.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=25028052>
20. Абдуллина Р.Г. 2017. Коллекция рода *Sorbus* L. в Ботаническом саду г. Уфа. — Hortus Bot. 12 (прил. II): 713–721.
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2017.4383>
21. Сахарова С.Г., Семенова Л.А. 2021. Дендрология. Интродукция древесных растений в Ботаническом саду СПбГЛТУ с момента его основания до наших дней. Ч. 1–3. СПб. Часть 1: 108 с. Часть 2: 120 с. Часть 3: 121 с.
22. Бардакова С.А., Чебанная Л.П. 2022. Формирование и современное состояние коллекции покрытосеменных растений Ставропольского ботанического сада. — Сельскохозяйственный журн. 1(15): 4–12.
<https://doi.org/10.25930/2687-1254/001.1.15.2022>
23. Овчинникова Е.А. 1956. Декоративные деревья и кустарники зеленых насаждений Петрозаводска. — Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Биологические науки. 7 (3): 65–69.
24. Лантратова А.С., Егличева А.В., Марковская Е.Ф. 2007. Древесные растения, интродуцированные в Карелии (история, современное состояние). Петрозаводск. 196 с.
25. Овчинникова Е.А. 1957. Опыт интродукции древесных растений в Ботаническом саду Петрозаводского университета. — Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Биологические науки. 8(3): 25–48.
26. Лантратова А.С. 1987. Пути создания родового комплекса *Sorbus* L. в экстремальных условиях Севера. — В сб.: Адаптация растений при интродукции на Севере. Петрозаводск. С. 3–5.
27. Кищенко И.Т. 2019. Сезонный рост интродуцентов рода *Sorbus* (Rosaceae) в таежной зоне (Карелия). — Вестник ПГТУ. Сер. “Лес. Экология. Природопользование”. 2(42): 84–93.
<https://doi.org/https://journals.vlgatech.net/forest/article/view/161>
28. Демидов И.Н., Лукашов А.Д. 2001. Рельеф и четвертичные отложения Ботанического сада Петрозаводского государственного университета как основа его современных ландшафтов. — Hortus Botanicus. 1: 25–33.
http://hb.karelia.ru/files/redaktor_pdf/1366059312.pdf
29. Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. 2004. Петрозаводск. 224 с.
30. Назарова Л.Е. 2014. Изменчивость средних многолетних значений температуры воздуха в Карелии. — Известия РГО. 146(4): 27–33.
<https://izv.rgo.ru/jour/article/view/402>
31. *Sorbus* L. — In: WFO Plant List. 2023. <https://wfoplantlist.org/plant-list/taxon/wfo-4000035797-2023-06>
32. Петрова И.П., Бородин Н.А. 1992. Рябина. Итоги интродукции в Москве. М. 120 с.
33. Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — В сб.: Тр. БИН АН СССР, геоботаника. Вып. 6. С. 7–204.
34. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 2: 7–34.
35. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. 1999. Ontogeny of a tree. — Бот. журн. 84(12): 8–20.
<http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19991212>
36. Дорогова Ю.А., Прокопьева Л.В. 2000. Онтогенез рябины обыкновенной. — В кн.: Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола. С. 24–29.
37. Абдуллина Р.Г. 2017. Динамика роста и особенности развития сеянцев некоторых видов рябин (*Sorbus* L.). — Известия Уфимского научного центра РАН. 1: 83–87.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=28864990>
38. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. — Russ. J. Ecosyst. Ecol. 1(2): 1–31.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
39. Бульгин Н.Е. 1979. Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л. 97 с.
40. Лапин П.И., Сиднева С.В. 1973. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений. — В сб.: Опыт интродукции древесных растений. М. С. 7–67.

41. *Методические* указания по составлению агрометеорологического ежегодника для земледельческой зоны Российской Федерации. Издание пятое, переработанное. 2010. Обнинск. 141 с.
42. Денисова Я.В. 2005. Биология, экология и урожайность рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.) на Сахалине. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. — Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской Академии наук. Владивосток. 19 с.
43. Абдуллина Р.Г. 2020. Североамериканские виды рябин (*Sorbus* L.) коллекции Южно-Уральского ботанического сада. — Экосистемы. 22(52): 66–71.
<https://doi.org/10.37279/2414-4738-2020-22-66-71>
44. Кольцова М.А. 2014. Интродукция рябин (*Sorbus* L.) на Ставрополье. Ставрополь. 300 с.
45. Фирсов Г.А., Волчанская А.В., Яндовка Л.Ф. 2019. Белоплодные рябины (*Sorbus*, Rosaceae) Ботанического сада Петра Великого. — Растительный мир Азиатской России. 1(33): 101–107.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37063199>
46. Скроцкая О.В., Мифтахова С.А. 2015. Особенности генеративного периода развития видов рода *Sorbus* L., интродуцированных на Севере (Республика Коми). — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 17(5): 203–207.
http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_5_203_207.pdf
47. Арестова Е.А. 2011. Сезонный ритм развития видов *Sorbus* L. и *Aronia* L. при интродукции в городе Саратове. — Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. 51-1(104): 146–150.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=21315614>
48. Малаховец П.М., Тисова В.А. 2000. Рост и сезонное развитие деревьев и кустарников при интродукции в условиях севера. — Лесной журн. Арх.ГТУ. 1: 34–39.
<http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/2000/Лесной%20журнал%201%202000%20весь.pdf>
49. Абдуллина Р.Г. 2018. Сезонный ритм развития рябин (*Sorbus* L.) в Южно-Уральском ботаническом саду-институте г. Уфы за период 2005–2017 гг. — Известия Уфимского научного центра РАН. 2: 44–48.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=25039666>

Developmental Characteristics of *Sorbus* (Rosaceae) Species under Introduction in the Republic of Karelia

E. A. Platonova^a, *, E. M. Magerramova^a, T. A. Timohina^a, L. A. Sergienko^a

^aPetrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: meles@sampo.ru

Abstract—For twelve years, 14 species of the genus *Sorbus* L. are growing of in the Botanical Garden of Petrozavodsk State University (South Karelia). They are characterized by a variety of ornamental features — the leaf shape and dissection, flowers, autumn coloring of leaves and fruits. The studied species have different geographical origin: *Sorbus americana* Marshall and *S. decora* (Sarg.) C.K. Schneid. are native to North America, *S. aria* (L.) Grantz, *S. mougeotii* Soy.-Will. et Godr., *S. sudetica* (Tausch) Dlufl, Nees et Schauer, *S. intermedia* (Ehrh.) Pers., *S. bristoliensis* Wilmott, *S. × thuringiaca* (Ilse ex Nyman) Schonach. — to Europe, *S. eburnea* McAll., *S. koehneana* C.K. Schneid., *S. amurensis* Koehne., *S. cashmiriana* Hedl., *S. sambucifolia* (Cham. et Schltdl.) M. Roem — to East Asia, and *S. caucasica* Zinserl. — to Central Asia. The studied plants have been grown from seeds received in 2010–2015 from the botanical gardens of Russia and abroad. 14 species flowered and fruited for the first time in 2021–2022. Annual shoots of all studied species fully mature by the end of the season. Botanical gardens located at different latitudes provide with data on the cultivated *Sorbus* species, so it is possible to compare the duration of ontogenetic stages and the dates of the main phenological phases, and to draw preliminary conclusions on the influence of climatic factors on the ontogenetic and seasonal development of plants. The dates of the beginning of the spring vegetation from the middle taiga to Ufa and Stavropol vary by three weeks, and the end of shoot growth — by two months. Along latitudinal gradient from Stavropol to Apatity, the first flowering date varies from the middle of May to the end of July. In the northern regions, the growing season of most of the studied species is shorter than in the southern. A species-specific sequence of seasonal development was revealed: early onset of phenophases in *S. sambucifolia*, and the latest in *S. caucasica*, *S. bristoliensis*, *S. eburnea*, *S. × thuringiaca*. According to the first results of a comprehensive assessment of adaptation and viability, all studied *Sorbus* species are promising as urban greening plants and suitable for further cultivation in southern Karelia.

Keywords: *Sorbus*, introduction, initial stages of ontogenesis, growth, seasonal development, winter hardiness, Karelia

REFERENCES

1. Sennikov A.N., Kurtto A. 2017. A phylogenetic checklist of *Sorbus* s.l. (Rosaceae) in Europe. — Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 93: 1–78.
<https://journal.fi/msff/article/view/64741>
2. Gabrielyan E.C. 1978. [Rowans (*Sorbus* L.) of the Western Asia and the Himalayas]. Erevan. 264 p. (In Russian)
3. Petrov E.M. 1957. [Rowan]. Moscow. 257 p. (In Russian)
4. Zaikonnikova T. I. 1984. Genus *Sorbus*. — In: Flora Arctica URSS. Leningrad. V. 9. Part. 1. P. 118–121. (In Russian)
5. Rengarten G.A., Sorokopudov V.N. 2019. Selection of rowans as a decorative culture in Russia and in European countries. — The Bulletin of KrasGAU. 6(147): 9–15.
http://www.kgau.ru/vestnik/2019_6/content/2.pdf (In Russian)
6. Rengarten G.A., Sorokopudov V.N. 2019. Introduction and selection of *Sorbus* as a food plant in countries of the world. — Ekosistemy. 18(48): 89–96. (In Russian)
7. Asbaganov S.V. 2010. Formation of the collection of rowans in CSBG SB RAS. — In: [Transactions of Tomsk State University. Biological series. V. 274. Botanical Gardens. Current Problems of the Plant Introduction]. P. 67–69.
https://www.elibrary.ru/download/elibrary_21644116_28228738.pdf (In Russian)
8. Khromov N.V. Complex assessment of ordinary rowan tree (*Sorbus aucuparia*) in the conditions of the Tambov region. — In: [Breeding and variety cultivation of horticultural crops: Proceedings of the International scientific and practical conference dedicated to the 170th anniversary of VNIISP]. V. 2. Tambov. P. 222–224.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=24501138&pff=1> (In Russian)
9. Hirons A.D., Sjöman H. 2019. Tree Species Selection for Green Infrastructure: A Guide for Specifiers. Issue 1.3. Trees et Design Action Group. 374 p.
<https://www.myerscough.ac.uk/media/4932/hirons-and-sjoman-2019-tree-species-selection-for-green-infrastructure-v13.pdf>
10. Ornamental AGM Plants. April 2023. — Royal Horticultural Society. 129 p. <https://www.rhs.org.uk/plants/pdfs/agm-lists/agm-ornamentals.pdf>
11. Goncharova O. 2020. List of plants of the genus *Sorbus* L., introduced in the Polar-Alpine Botanical Garden-Institute. — Hortus Botanicus. 15: 195–209.
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2020.7586> (In Russian)
12. Zalibekov M.D. 2008. [Brief results of the introduction of species of the genus *Sorbus* L. in the Mountain Botanical Garden] — In.: [Trudy Dagestanskogo Otdeleniya Russkogo botanicheskogo Obshchestva]. Makhachkala. P. 67–69.
http://gorbtsad.ru/files/trudy_dagbo_1.pdf (In Russian)
13. [Catalogue of vascular plants of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (open ground)]. Minsk, 2010. 264 p.
http://hbc.bas-net.by/hbcinfo/books/Catalog_2010.pdf (In Russian)
14. Kocheshkova T.V., Boyko G.A., Kazarova S. Yu. 2020. [Rowan trees in the collection of the Botanical Garden of Moscow State University]. Moscow. 168 p. (In Russian)
15. Moskvitin S.A. 1994. [Ecological and botanical study of genera *Sorbus* L. and *Aronia* Medik. in collections of Botanical Garden of Kuban State Agrarian University]. — Byulleten Botanicheskogo sada im. I.S. Kosenko. 1: 50–54. (In Russian)
16. Skrotskaya O.V. 2018. Development features and practical value of introduced species of the genus *Sorbus* L. in the North. — Samara Journal of Science. 7(4): 116–121.
<https://doi.org/10.17816/snv201874120> (In Russian)
17. Kharkhota L.V., Likhatskaya E.N. 2019. Collection of the species from the genus *Sorbus* L. in Donetsk Botanical Garden. — Nauchnye trudy Cheboksarskogo filiala Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Tsitsina RAN. 12: 62–66.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=37145288> (In Russian)
18. [Woody plants of the Tsytsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences: 60 years of introduction.]. Moscow. 358 p. (In Russian)
19. Firsov G.A., Vasiljev N.P. 2015. The genus *Sorbus* in collection of Peter the Great Botanical Garden at Saint-Petersburg. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 4(20): 86–93.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=25028052> (In Russian)
20. Abdullina R.G. 2017. Collection of *Sorbus* L. genus in the City of Ufa Botanical Garden. — Hortus Botanicus. 12 (suppl. II): 713–721.
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2017.4383> (In Russian)
21. Sakharova S.G., Semenova L.A. 2021. [Dendrology. Introduction of woody plants in the Botanical Garden of St. Petersburg State Forest Technical University from the moment of its foundation to the present day]. Parts 1–3. St.-Petersburg. Part 1: 108 p. Part 2: 120 p. Part 3: 121 p. (In Russian)
22. Bardakova S.A., Chebannaya L.P. 2022. Formation and current state of the angiosperms collection of the Stavropol Botanical Garden. — Agricultural Journal (Russia). 2022. 15(1). P. 4–12.
<https://doi.org/10.25930/2687-1254/001.1.15.2022> (In Russian)
23. Ovchinnikova E.A. 1956. [Ornamental trees and shrubs of Petrozavodsk green plantings]. — Proc. Petrozavodsk State University. Biological Science. 7(3): 65–69. (In Russian)

24. Lantratova A.S., Eglacheva A.V., Markovskaya E.F. 2007. [Woody plants introduced in Karelia (history, current state)]. Petrozavodsk. 196 p. (In Russian)
25. Ovchinnikova E.A. 1957. [Practice of woody plants introduction in the Botanical Garden of Petrozavodsk University]. — Proc. Petrozavodsk State University. Biological Science. 8(3): 25–48. (In Russian)
26. Lantratova A.S. 1987. [Ways of establishment of *Sorbus* L. generic complex in the extreme conditions of the North]. — In: [Adaptation of plants introduced to the North]. Petrozavodsk. P. 3–5. (In Russian)
27. Kishchenko I.T. 2019. Seasonal growth of the introduced *Sorbus* (Rosaceae) genus in the taiga zone (Karelia). — Vestnik of Volga State University of technology. Series: Forest. Ecology. Nature management. 2(42): 84–93. <https://doi.org/https://journals.volgatech.net/forest/article/view/161> (In Russian)
28. Demidov I.N., Lukashov A.D. 2001. Relief and quaternary sediments of the Petrozavodsk State University's Botanic Garden as the basis of its present landscapes. — Hortus Botanicus. 1: 25–33. http://hb.karelia.ru/files/redaktor_pdf/1366059312.pdf (In Russian)
29. [Climate of Karelia: variability and impact on water bodies and watersheds]. 2004. Petrozavodsk. 224 p. (In Russian)
30. Nazarova L.E. 2014. Variability of average long-term air temperature values in Karelia. — The Russian Geographical Society Herald. 146(4): 27–33. <https://izv.rgo.ru/jour/article/view/402> (In Russian)
31. *Sorbus* L. — In: WFO Plant List. 2023. <https://wfoplantlist.org/plant-list/taxon/wfo-4000035797-2023-06>
32. Petrova I.P., Borodina N.A. 1992. [Rowan. Results of the introduction in Moscow]. Moscow. 120 p.
33. Rabotnov T.A. 1950. [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. — In: Tr. BIN Academy of Sciences of the USSR. Geobotany. 6: 7–204. (In Russian)
34. Uranov A.A. 1975. The age spectrum of cenopopulations as a function of time and energy wave processes. — Nauchnye doklady vysshej shkoly. Biologicheskie nauki. 2: 7–34. (In Russian)
35. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. 1999. Ontogeny of a tree. — Botanicheskii Zhurnal. 84(12): 8–20. <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19991212>
36. Dorogova Yu.A., Prokop'eva L.B. 2000. [Ontogeny of mountain ash]. — In: [Ontogenetic Atlas of Medicinal Plants]. Yoshkar-Ola. Pp. 24–29. (In Russian)
37. Abdullina R.G. 2017. Growth dynamics and development characteristics of seedlings of some *Sorbus* species. — Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN. 1: 83–87. <https://elibrary.ru/item.asp?id=28864990> (In Russian)
38. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. — Russ. J. Ecosyst. Ecol. 1(2): 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
39. Bulygin N.E. 1979. [Phenological observations on woody plants]. Leningrad. 97 p. (In Russian)
40. Lapin P.I., Sidneva S.V. 1973. [Evaluation of the prospects for the introduction of woody plants according to visual observations]. — In: [Practice of woody plants introduction]. Moscow. P. 7–68. (In Russian)
41. [Guidelines for compiling an agrometeorological yearbook for the agricultural zone of the Russian Federation]. Fifth edition, revised. 2010. Obninsk. 141 p. (In Russian)
42. Denisova Ya.V. 2005. [Biology, ecology and productivity of Siberian mountain ash (*Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.) on Sakhalin]. Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci. — Vladivostok. 19 p. (In Russian)
43. Abdullina R.G. 2020. North-American species of rowan trees from the collection of the South-Ural Botanical Garden. — Ekosistemy. 22(52): 66–71. (In Russian) <https://doi.org/10.37279/2414-4738-2020-22-66-71>
44. Koltsova M.A. 2014. [Introduction of mountain ash (*Sorbus* L.) in the Stavropol Territory]. Stavropol. 300 p. (In Russian)
45. Firsov G.A., Volchanskaya A.V., Yandovka L.F. 2019. White-fruited rowans (*Sorbus*, Rosaceae) at Peter the Great Botanic Garden. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 1(33): 101–107. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37063199>
46. Skrotskaya O.V., Miftakhova S.A. 2015. Features of the generative period of species *Sorbus* L. development, introduced in the North (Komi Republic). — Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 17(5): 203–207. (In Russian) http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_5_203_207.pdf
47. Arestova E.A. 2011. Seasonal rhythm of the development of the species of *Sorbus* L. and *Aronia* L. with the introduction on Saratov. — Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences. 51–1(104): 146–150. <https://elibrary.ru/item.asp?id=21315614> (In Russian)
48. Malahovec P.M., Tisova V.A. 2000. [Growth and seasonal development of trees and shrubs when introduced in the north]. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 1: 34–39. <http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/2000/Лесной%20журнал%201%202000%20весь.pdf> (In Russian)
49. Abdullina R.G. 2018. Seasonal rhythm of development of mountain (*Sorbus* L.) in the South-Ural Botanical Garden-institute of Ufa for the period 2005–2017. — Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN. 2: 44–48. <https://elibrary.ru/item.asp?id=25039666> (In Russian)

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ МЕДОНОСНЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ROSACEAE ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. А. Д. Скомаха^{1, 2}, В. В. Григорьева¹, Н. А. Медведева^{1, 2, *}, Д. А. Брицкий¹

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

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

*e-mail: namedvedeva@mail.ru

Поступила в редакцию 31.07.2023 г.

После доработки 03.08.2023 г.

Принята к публикации 03.10.2023 г.

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология пыльцы 11 дикорастущих и интродуцированных медоносных видов растений, широко распространенных в Ленинградской области и относящихся к 9 родам семейства Rosaceae. Установлено, что пыльцевые зерна всех исследованных видов средних размеров, 25–40 мкм, изредка немного меньше, у большинства 3-бороздно-оровые, у *Sanguisorba officinalis* L. 6-бороздно-оровые, со струйчатой или производной от нее скульптурой. В дисперсном состоянии пыльца легко определяется до семейства и часто до рода. Однако представители родов *Rosa* и *Rubus* по пыльце различаются плохо. Полученные данные позволят упростить производителям меда ботаническое определение пыльцы представителей семейства Rosaceae в тестируемых образцах меда.

Ключевые слова: Rosaceae, медоносные растения, пыльцевые зерна, палиноморфология, Ленинградская область

DOI: 10.31857/S0033994623040106, **EDN:** XXSLUC

Растения, продуцирующие много нектара и часто посещаемые медоносными пчелами, принято называть медоносными растениями или медоносами. Рацион пчел основан на меде и ферментированной пыльце. Пыльца медоносных растений является основным источником белков, липидов, витаминов и минералов для медоносных пчел. Питание колонии медоносных пчел, и как следствие состав и количество пыльцы в меде, напрямую зависят от состава и количества растений, произрастающих рядом с пасеками. Не все растения дают одинаково питательную пыльцу или одинаковое количество нектара и пыльцы. Многие представители сем. Rosaceae признаны хорошими медоносами. В Ленинградской области известно 120 видов этого семейства, относящихся к 29 родам, большинство из них являются медоносными [1].

Пыльца является важным инструментом при анализе качества меда. Определение ботанического происхождения пыльцы, содержащейся в меде, в настоящее время является обязательным требованием ГОСТа РФ 19792-2017 [2]. Точные данные о видовой принадлежности пыльцы указывают на источники, используемые пчелами для производства меда. Эта информация имеет также важное значение, поскольку позволяет выявить в

меде пыльцу лекарственных и аллергенных растений, наличие которых может существенно сказаться на качестве меда. Палинологический анализ меда также позволяет выявить пыльцу растений, способную вызывать заболевания самих пчел, что важно для производителя меда. Кроме того, идентифицируя видовую принадлежность и определяя количество пыльцы определенного вида растений в меде, можно установить географическое происхождения продукта.

Палиноморфологии сем. Rosaceae в целом посвящено достаточно большое количество исследований [3–5]. Активно изучается морфология пыльцы отдельных родов, в том числе и представленных в данной работе: *Crataegus* [6–9], *Geum* [10], *Potentilla* [11], *Rosa* [11, 13, 14], *Rubus* [15], *Sanguisorba* [16], *Sorbus* [17], *Spirea* [18, 19].

Несмотря на большое число работ, посвященных палиноморфологии, многие виды до сих пор изучены недостаточно полно или совсем не изучены. Это затрудняет использование признаков пыльцы, как для уточнения вопросов систематики сем. Rosaceae и его отдельных родов, так и для определения дисперсной пыльцы в палиномах разного происхождения, в том числе и в меде.

Цель исследования — оценка таксономической значимости палиноморфологических при-

знаков изученных родов медоносных растений из сем. Rosaceae флоры Ленинградской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна 11 видов дикорастущих и интродуцированных видов из 9 родов сем. Rosaceae, произрастающих на территории Ленинградской обл. Пыльцевой материал брали с гербарных образцов, собранных в мае–июне 2021 г. Для изучения были выбраны виды, широко распространенные на территории Ленинградской области и наиболее доступные для пчел в этом регионе: *Crataegus sanguinea* Pall., *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Geum rivale* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Rosa majalis* Herrm., *Rosa rugosa* Thunb., *Rubus caesius* L., *Rubus odoratus* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Spiraea chamaedryfolia* L.

Морфологию пыльцы изучали с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного микроскопов (СЭМ). Для светооптического исследования применяли классический ацетолитный метод Эрдмана [20]. 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.

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 [21, 22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описания пыльцевых зерен

***Crataegus sanguinea* (Lindl.) Torr. ex A. Gray** (рис. 1, 1–6). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные или широкоэллипсоидальные (Р/Е 0.85–1.0). В очертании с экватора почти сферические, с полюса 3-лопастные, контур зерна часто неровный. Полярная ось – 35.7–41.0 мкм, экваториальный диаметр – 37.9–44.9 мкм. Борозды длинные, широкие, с неровными краями и острыми, плохо заметными концами, оры крупные, крыловидные, почти не заходят за края борозды. Мезокольпиум в экваториальном положении имеет ромбические очертания. Экзина 1.5–1.9 мкм толщиной, слои и столбики не просматриваются. Скульптура на СМ неясная.

СЭМ: скульптура струйчатая, струи очень короткие (2–3 мкм длиной), неширокие (около 0.5 мкм шириной), плотно прилегают друг к другу.

Примечания. В препаратах обнаружено 26% деформированных пыльцевых зерен, а также единичные пыльцевые зерна с 6-апертурами (4-борозды + 2 бороздки) и синкольпатные (со сливающимися на полюсах бороздами) зерна.

***Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.** (рис. 1, 7–10). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные (Р/Е 1.1–1.2). В очертании с экватора эллиптические, с полюса округлотреугольные. Полярная ось – 24–26.8 мкм, экваториальный диаметр – 21.5–23.0 мкм. Борозды длинные с более или менее ровными краями и острыми концами. Оры экваториально вытянутые в форме “бантика”. Край борозд в области ор сильно утолщены и образуют замок над орой. Борозда прикрыта хорошо развитым оперкулюмом. Скульптура на СМ не просматривается. Экзина 1.5–1.8 мкм толщиной.

СЭМ: шипиковато-струйчатая. Струи тонкие длинные, меридионально направленные, с равномерно расположенным рядом микроскопических шипиков по всей длине каждой струи. Расстояние между струями заметно больше ширины струй.

***Geum rivale* L.** (рис. 1, 11–14). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные (Р/Е 1.25–1.37). В очертании с экватора эллиптические, с полюса округло-3-лопастные. Полярная ось – 34.3–38.2 мкм, экваториальный диаметр – 26.0–30.0 мкм. Борозды длинные, с более-менее ровными краями и острыми концами. Оры экваториально вытянутые, с нечеткими слегка расширенными концами, заметно выходят за края борозд. Край борозд над орами разрастаются и образуют хорошо выраженный замок, прикрывающий зону оры. Борозды почти параллельны друг другу. Экзина около 1.5 мкм. Скульптура под СМ неясно струйчатая.

СЭМ: струи длинные, узкие, с гладкой поверхностью, скульптура на СМ не просматривается, слегка извиваются и плотно прилегают друг к другу.

***Potentilla erecta* (L.) Raeusch.** (рис. 1, 15–18). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные (Р/Е 1.1–1.2). В очертании с экватора эллиптические, с полюса округло-3-лопастные. Полярная ось – 18.0–25.2 мкм, экваториальный диаметр – 18.0–21.6 мкм. Борозды длинные, часто с неровными краями и острыми концами. Оры крупные, вытянуты по полярной оси, почти не заходят за края борозд. Край борозд над орами куполообразно приподняты и образуют замок, прикрывающий зону оры. Борозды дугообразно изогнуты, очертание мезокольпиума в экваториальном положении близко к эллиптическому.

Экзина около 1.7 мкм. Скульптура под СМ неясно струйчатая.

СЭМ: скульптура струйчатая. Струи длинные, очень узкие, с гладкой поверхностью, меридионально направленные. Расстояние между струями заметно больше ширины струй.

Rosa majalis Herrm. (рис. 1, 19, рис. 2, 1–4). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные или почти округлые (P/E 1.0–1.2). В очертании с экватора эллиптические или почти округлые, с полюса почти округлые или округло-слабо-3-лопастные. Полярная ось — 37.3–44.4 мкм, экваториальный диаметр — 31.6–40.0 мкм. Борозды длинные, с более-менее ровными краями и острыми концами. Оры крупные, крыловидные, заметно выходят за края борозд, с неровными концами. Края борозд над орами разрастаются и образуют замок, прикрывающий зону оры. Борозды дугообразно изогнуты, очертание мезокольпиума в экваториальном положении близко к эллиптическому. Экзина 1.5–1.7 мкм. Скульптура под СМ неясно струйчатая.

СЭМ: скульптура струйчатая с редкими мелкими перфорациями между струями. Струи длинные, очень узкие, с гладкой поверхностью, меридионально направленные, довольно плотно прилегают друг к другу.

Rosa rugosa Thunb. (рис. 2, 5–8). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные (P/E 1.2–1.3). В очертании с экватора эллиптические, с полюса почти округлые или округло-слабо-3-лопастные. Полярная ось — 33.7–39.2 мкм, экваториальный диаметр — 27.4–30.7 мкм. Борозды длинные, с более-менее ровными краями и острыми концами. Оры крупные, крыловидные, заметно выходят за края борозд, с неровными концами. Края борозд над орами разрастаются и образуют замок, прикрывающий зону оры. Борозды дугообразно изогнуты, очертание мезокольпиума в экваториальном положении близко к эллиптическому. Экзина 1.5–1.7 мкм. Скульптура под СМ неясно струйчатая.

СЭМ: скульптура перфорированно-струйчатая. Струи длинные, узкие, с гладкой поверхностью, меридионально направленные, довольно плотно прилегают друг к другу. Между струями многочисленные мелкие перфорации.

Rubus caesius L. (рис. 2, 9–12). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные или почти округлые (P/E 1.1–1.2). В очертании с экватора эллиптические или почти округлые, с полюса округло-3-лопастные. Полярная ось — 32.4–33.8 мкм, экваториальный диаметр — 28.0–31.4 мкм. Борозды длинные, с более-менее ровными краями и острыми концами. Оры крупные, крыловидные, заметно выходят за края борозд, с неровными концами. Края борозд над орами разрастаются и образуют замок, прикрывающий зону оры. Борозды дугообразно изогнуты, очертание мезокольпиума в экваториальном положении близко к эллиптическому. Экзина около 1.5–2 мкм. Скульптура под СМ неясно струйчатая.

СЭМ: скульптура перфорированно-струйчатая. Струи длинные, очень узкие, с гладкой поверхностью, меридионально направленные, извиваются и образуют петли. Между струями многочисленные мелкие перфорации.

Rubus odoratus L. (рис. 2, 13–15). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные или почти округлые (P/E 0.9–1.2). В очертании с экватора эллиптические или почти округлые, с полюса округло-3-лопастные. Полярная ось — 20.8–25.0 мкм, экваториальный диаметр — 17.0–23.0 мкм. Борозды длинные, с более-менее ровными краями и острыми концами. Оры крупные, крыловидные, заметно выходят за края борозд, с неровными концами. Края борозд над орами разрастаются и образуют замок, прикрывающий зону оры. Борозды дугообразно изогнуты, очертание мезокольпиума в экваториальном положении близко к эллиптическому. Экзина около 1.5 мкм. Скульптура под СМ неясная.

СЭМ: скульптура перфорированно-складчатая, образована мелкими, короткими складками с микроскопическим шипиком на поверхности каждой из них. В промежутках между складками микроскопические перфорации.

Sanguisorba officinalis L. (рис. 2, 16–19). Пыльцевые зерна 6-бороздно-оровые, широкоэллипсоидальные в очертании с экватора широкоэллиптические, с полюса 6-лопастные. Полярная ось — 28.8–36.0 мкм, экваториальный диаметр — 26.0–30.0 мкм. Борозды длинные, узкие с острыми часто загнутыми концами. Оры с нечеткими контурами, слегка вытянуты по экваториальной

Рис. 1. Морфология пыльца некоторых медоносных видов Rosaceae.

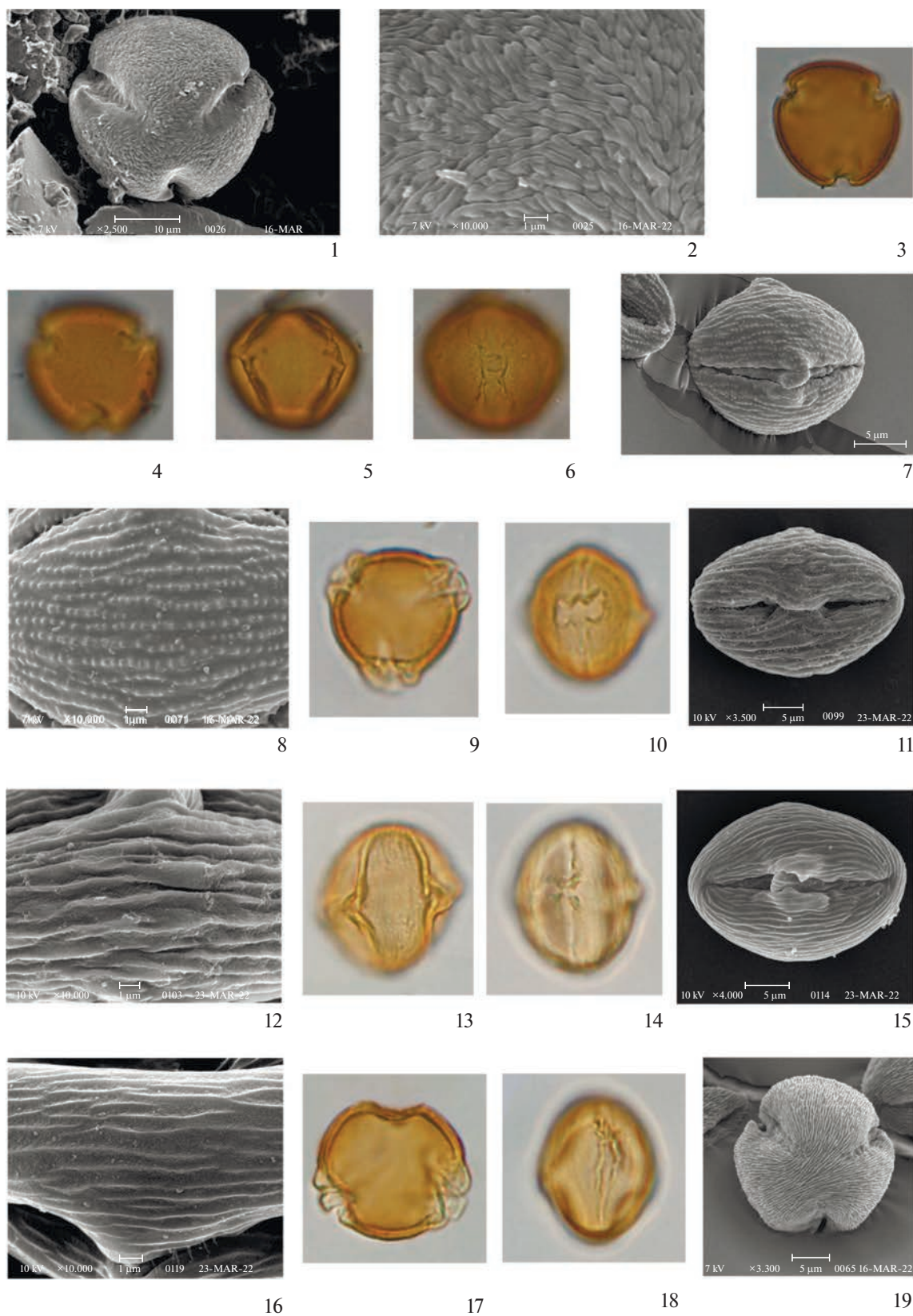
1–6 — *Crataegus sanguinea*; 7–10 — *Dasiphora fruticosa*; 11–14 — *Geum rivale*; 15–18 — *Potentilla erecta*; 19 — *Rosa majalis*. 5–7, 10, 11, 13–15, 18 — общий вид пыльцевого зерна с экватора. 2, 8, 12, 16 — скульптура поверхности. 1, 3, 4, 9, 17, 19 — общий вид пыльцевого зерна с полюса. 1, 2, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19 — СЭМ; 3–6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 — СМ.

Условные обозначения: СЭМ — сканирующий электронный микроскоп, СМ — светооптический микроскоп.

Fig. 1. Pollen morphology of some melliferous species of Rosaceae.

1–6 — *Crataegus sanguinea*; 7–10 — *Dasiphora fruticosa*; 11–14 — *Geum rivale*; 15–18 — *Potentilla erecta*; 19 — *Rosa majalis*. 5–7, 10, 11, 13–15, 18 — equatorial view of pollen grain. 2, 8, 12, 16 — detail of ornamentation. 1, 3, 4, 9, 17, 19 — polar view of pollen grain. 1, 2, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19 — SEM; 3–6, 9, 10, 13, 14, 17, 18 — LM.

Symbols: SEM — scanning electron microscope, LM — light microscope.



оси с неясными концами. Эскина толстая, около 2 мкм толщиной. Скульптура на СМ неясная.

СЭМ: скульптура гранулярно-струйчатая, образована мелкими округлыми гранулами, которые объединяются в короткие разнонаправленные цепочки. Между цепочками гранул очень мелкие перфорации.

***Sorbus aucuparia* L.** (рис. 2, 20–23). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные или почти округлые (P/E 0.97–1.1). В очертании с экватора эллиптические или почти округлые, с полюса округло-3-лопастные. Полярная ось – 30.4–36.0 мкм, экваториальный диаметр – 30.0–33.2 мкм. Борозды длинные, с более-менее ровными краями и нечеткими концами. Оры крупные, крыловидные, заметно выходят за края борозд, с зубчатыми концами. Края борозд над орами немного утолщены и смыкаются в зоне оры. Борозды слегка изогнуты, очертание мезокольпума в экваториальном положении близко к округло-прямоугольному. Эскина около 1.5 мкм. Скульптура под СМ неясная.

СЭМ: скульптура перфорировано-струйчатая. Струи узкие, гладкие, часто образуют группы, в которых изгибаются и образуют петли.

***Spiraea chamaedryfolia* L.** (рис. 2, 24–27). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные (P/E 0.9–1.0), в очертании с экватора почти округлые или широкоэллиптические, с полюса 3-лопастные. Полярная ось – 15.5–21.0 мкм, экваториальный диаметр – 16.0–20.0 мкм. Борозды широкие, с более или менее ровными краями и острыми концами. Края борозд в области оры утолщены, куполообразно приподняты и образуют замок над орой. Очертание мезокольпума в экваториальном положении зерна близко к ромбическому. Оры нечеткие. Толщина эскины около 1 мкм. Скульптура на СМ не ясная.

СЭМ: скульптура перфорировано-струйчатая. Струи неширокие, расстояние между ними меньше их ширины, между струями немногочисленные перфорации.

Анализ палиноморфологических признаков

Размеры. По классификации размеров пыльцевых зерен, предложенной G. Erdtman [20] пыльца большинства изученных видов относится к классу средних размеров (> 25 мкм). Самые крупные пыльцевые зерна были обнаружены у *Crataegus sanguinea* до 44.9 мкм по экваториальному диаметру (37.9–44.9 мкм) и *Rosa majalis* до 44.4 мкм по полярной оси (37.3–44.4 мкм). Пограничное положение занимают 2 вида, у которых пыльцевые зерна чуть меньше или больше 25 мкм: *Potentilla erecta* (18.0–25.2 × 18.0–21.6 мкм) и *Dasiphora fruticosa* (24–26.8 × 21.5–23.0 мкм). И только у одного вида *Spiraea chamaedryfolia* пыльцевые зерна мелкие (15.5–21.0 × 16.0–20.0 мкм). В пределах вида размеры пыльцевых зерен варьируют незначительно, разница между самыми мелкими и самыми крупными составляет не более 5 мкм. Только у *Rosa majalis* эта разница достигает 7 мкм. Полученные данные вполне соответствуют данным, приведенным в литературных источниках [14, 15, 17, 23]. Анализ полученных и литературных данных показывает, что размеры имеют важное диагностическое значение при определении дисперсной пыльцы представителей сем. Rosaceae.

Форма и очертания. Форма пыльцевого зерна определяется соотношением длины полярной оси к длине экваториального диаметра (P/E). У изученных видов преобладает эллипсоидальная форма пыльцевых зерен: длина полярной оси превышает длину экваториального диаметра (P/E > 1). Это соотношение у пыльцы разных видов неодинаковое. Максимально вытянутые пыльцевые зерна характерны для *Geum rivale*. Минимальные значения P/E (0.85–1.0) характерны для пыльцы *Crataegus sanguinea*.

У ряда изученных видов (*Dasiphora fruticosa*, *Geum rivale*, *Potentilla erecta*, *Rosa rugosa*) форма пыльцевого зерна постоянная, у других (*Rosa majalis*, *Rubus caesius*, *Rubus odoratus*, *Sorbus aucuparia*) наряду с эллипсоидальными встречается и почти сфероидальные пыльцевые зерна, а у *Crataegus sanguinea* наряду с почти сфероидальными обнаружены широкоэллипсоидальные (P/E < 1). Несмотря на некоторые вариации формы зерен в

Рис. 2. Морфология пыльцы некоторых медоносных видов Rosaceae.

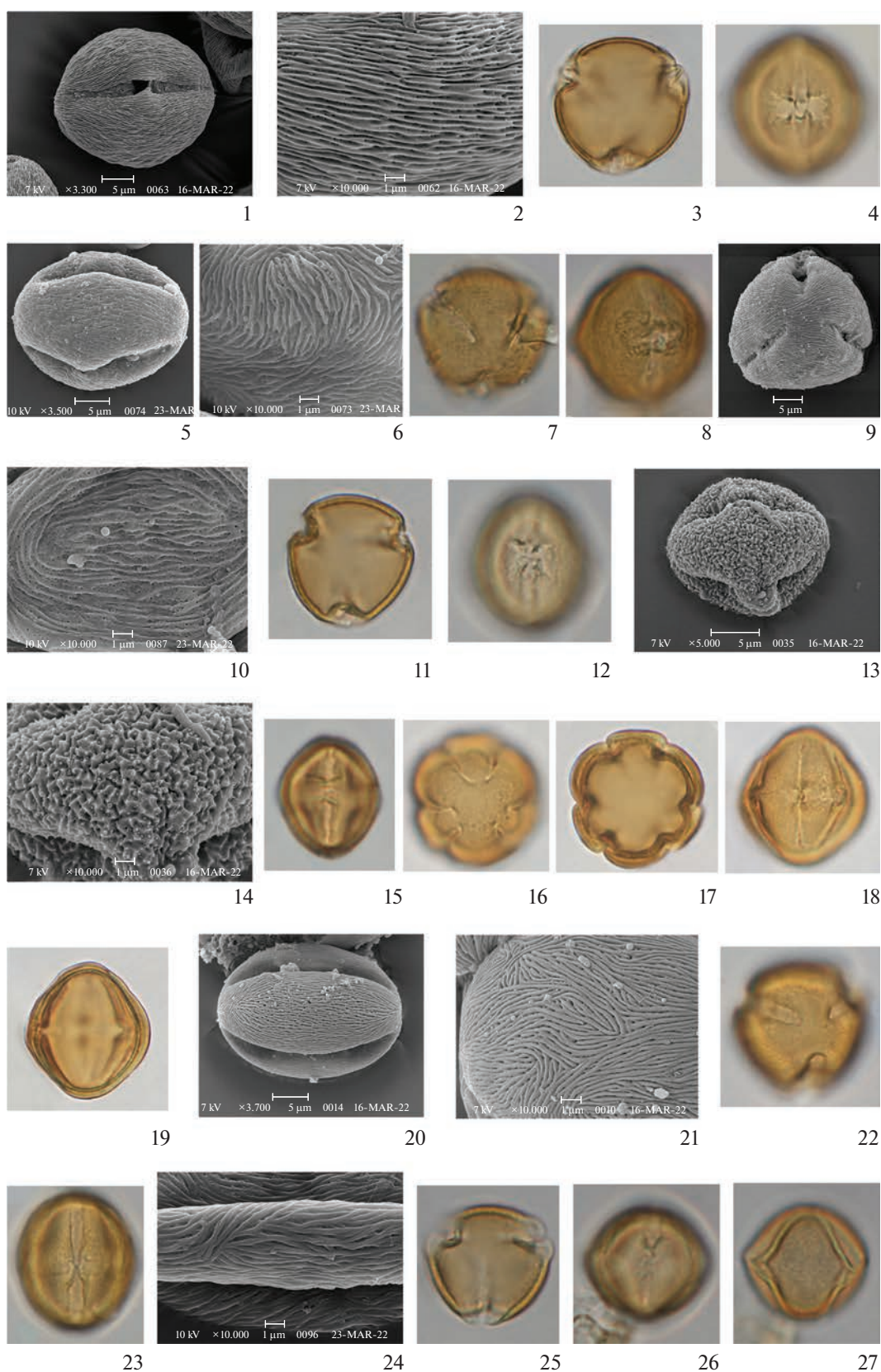
1–4 – *Rosa majalis*; 5–8 – *Rosa rugosa*; 9–12 – *Rubus caesius*; 13–15 – *Rubus odoratus*; 16–19 – *Sanguisorba officinalis*; 20–23 – *Sorbus aucuparia*; 24–27 – *Spiraea chamaedryfolia*. 1, 4, 5, 8, 12, 15, 18, 19, 20, 23 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 2, 6, 10, 14, 21, 24 – скульптура поверхности. 3, 7, 9, 11, 16, 17, 22, 25 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 1, 2, 5, 6, 9, 10, 14, 20, 21, 24 – СЭМ. 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 22, 23, 25–27 – СМ.

Условные обозначения: СЭМ – сканирующий электронный микроскоп; СМ – светоптический микроскоп.

Fig. 2. Pollen morphology of some melliferous species of Rosaceae.

1–4 – *Rosa majalis*; 5–8 – *Rosa rugosa*; 9–12 – *Rubus caesius*; 13–15 – *Rubus odoratus*; 16–19 – *Sanguisorba officinalis*; 20–23 – *Sorbus aucuparia*; 24–27 – *Spiraea chamaedryfolia*. 1, 4, 5, 8, 12, 15, 18, 19, 20, 23 – equatorial view of pollen grain. 2, 6, 10, 14, 21, 24 – detail of ornamentation. 3, 7, 9, 11, 16, 17, 22, 25 – polar view of pollen grain. 1, 2, 5, 6, 9, 10, 14, 20, 21, 24 – SEM. 3, 4, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 19, 22, 23, 25–27 – LM.

Symbols: SEM – scanning electron microscope; LM – light microscope.



пределах одного вида, она является важным признаком при определении пыльцевых зерен в меде.

Апертуры. У всех изученных видов пыльца характеризуется сложными апертурами. Внешняя апертура представлена бороздой, внутренняя — орой. У пыльцы всех изученных видов борозды длинные и довольно широкие. Самые широкие борозды характерны для пыльцевых зерен *Crataegus sanguinea*, самые узкие наблюдаются у пыльцы *Sanguisorba officinalis*. Л.А. Куприянова [22] описала зерна этого вида как 3-бороздно-оровые с очень широкими бороздами, покрытыми широким оперкулюмом или крышечкой, который оставляет только очень узкие просветы по краям борозд. Однако наши наблюдения подтверждают точку зрения других исследователей [16, 24], которые описывают пыльцу этого вида как 6-бороздно-оровую. При исследовании при помощи СМ видно, что концы соседних борозд отклоняются в сторону друг друга, но никогда не сливаются, чего следовало ожидать в случае единой широкой борозды. СЭМ также наглядно подтверждает самостоятельность всех 6 борозд.

Концы у пыльцевых зерен всех изученных видов острые и только у пыльцы *Sorbus aucuparia* слегка закругленные. Края борозд почти ровные или извилистые. Важной характеристикой пыльцы представителей сем. Rosaceae является утолщение края борозды в области оры и образование в этом месте разрастания — замка. Степень выраженности замка может быть различной и даже может немного варьировать у пыльцевых зерен одного растения. Однако у пыльцы *Dasiphora fruticosa* и *Potentilla erecta* замок сильно развит, отчетливо видно сильное утолщение экзины по краям борозды в области апертуры, что делает это признак диагностически важным на уровне рода.

Морфологической особенностью пыльцы многих видов сем. Rosaceae является наличие крышечки или оперкулюма, прикрывающего мембрану борозды. Этот признак у пыльцы большинства представителей семейства очень сильно варьирует в пределах вида, вплоть до полного его отсутствия. Однако у *Dasiphora fruticosa* и *Potentilla erecta* оперкулюм хорошо развит, заметно приподнимается над поверхностью борозд, что отчетливо видно в полярном положении зерна при исследовании с помощью светооптического микроскопа.

Оры у разных видов различаются очертаниями и размерами. У пыльцы большинства видов оры хорошо просматриваются в экваториальном положении зерна. Самым распространенным видом ор можно считать так называемые крыловидные оры, которые вытянуты по экваториальной оси, заметно заходят за края борозды, расширяются к концам и имеют зубчатые края. У большинства пыльцевых зерен одного вида такие оры широкие, но встречаются и зерна с менее широкими

крыловидными апертурами. Плохо просматриваются экваториально вытянутые оры у пыльцевых зерен *Sorbus aucuparia*, *Spiraea chamaedryfolia*. У *Potentilla erecta* пыльцевые зерна характеризуются нечеткой, вытянутой по полярной оси орой, края которой не заходят за края борозды. Очень незначительно концы ор заходят за края борозд у пыльцы *Crataegus sanguinea* и *Sanguisorba officinalis*.

У большинства изученных видов пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, только у *Sanguisorba officinalis* — 6-бороздно-оровые. У *Crataegus sanguinea* и *Sorbus aucuparia* наряду с типичными (представляющими подавляющее большинство зерен) встречаются нетипичные зерна с другим числом и расположением апертур. У обоих видов обнаружено 2 варианта нетипичных зерен: с одной кольцевой апертурой и 6-апертурные. У *Crataegus sanguinea* нетипичные зерна единичные, а у *Sorbus aucuparia* выявлено 2% зерен с кольцевой апертурой и 0.5% 6-апертурных зерен. Наличие нетипичных зерен не является уникальным явлением, не специфично для таксонов, они могут встречаться, а могут отсутствовать у разных растений одного и того же вида [25–29]. Причина появления таких пыльцевых зерен остается неясной. Такие нетипичные зерна могут попадать в мед и их необходимо учитывать при определении.

Скульптура. Скульптура поверхности пыльцевых зерен изученных видов на СМ не просматривается или выглядит неясной. Изучение поверхности пыльцевых зерен с помощью СЭМ показало, что почти у всех изученных видов поверхность пыльцы струйчатая. По мелким деталям ornamentации можно выделить несколько вариантов струйчатой скульптуры.

1. Тип *Crataegus* включает один вид *C. sanguinea*. Струи короткие (не более 3 мкм длиной), довольно широкие (около 0.4 мкм шириной), плотно прилегающие друг к другу.

2. Тип *Sanguisorba* включают один вид *Sanguisorba officinalis*. Струи разнонаправленные, очень короткие, едва намеченные, с одним рядом микроскопических гранул (по 3–5 гранул на одну струю).

3. Тип *Dasiphora* с единственным видом *Dasiphora fruticosa*. Струи длинные, меридионально направленные, почти параллельны друг другу, на поверхности каждой струи на одинаковом расстоянии друг от друга располагаются округлые гранулы.

4. Тип *Rubus odoratus* характерен только для одноименного вида. Скульптура мелкоскладчатая с микроскопическими шипиками. Чаше шипик один на верхушке треугольнообразной складки, реже шипиков 2 или чуть больше. Складки короткие, плотно прилегают друг к другу.

5. Тип *Rosa*. Характерен для пыльцы большинства изученных видов. Струи длинные, неширо-

кие, меридионально направленные. У разных таксонов варьируют размеры (в первую очередь ширина), расстояние между ними и наличие перфораций в промежутках между ними.

Скульптура экзины самый консервативный признак пыльцы для большинства цветковых растений. Никакой достоверной изменчивости этого признака у пыльцевых зерен исследованных видов сем. Rosaceae также не было выявлено.

Таксономическое значение палинологических признаков.

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

1. Палиногруппа *Sanguisorba*. Пыльцевые зерна в очертании с полюса 6-лопастные. Оры экваториально вытянутые, сливаются концами и образуют экваториальный пояс. Включает род *Sanguisorba*.

2. Палиногруппа 3-бороздно-оровые со струйчатой скульптурой.

2.1. п/т *Dasiphora*. По всей длине струй расположен ряд мелких гранул на одинаковом расстоянии друг от друга. Включает род *Dasiphora*.

2.2. п/т *Crataegus*. Оры не четкие. Скульптура струйчатая, но струи короткие, плотно прилегающие друг к другу. Включает род *Crataegus*.

2.3. п/т *Rosa*. Преобладает. Роды по пыльце практически не различаются. Пыльцевые зерна мелких и средних размеров. Оры нечеткие или округлые, не заходят за края борозд, скульптура на СМ неясно струйчатая. Включает роды *Sorbus*, *Spiraea*, *Geum*, *Potentilla*, *Rosa* и *Rubus* (*Rubus odoratus* L. отличается от всего рода бородавчатой скульптурой с мелкими перфорациями).

3. Ключ для определения пыльцы представителей сем. Rosaceae:

1. Пыльцевые зерна с полюса 3-лопастные — 2.
— Пыльцевые зерна с полюса 6-лопастные — *Sanguisorba officinalis* L.

2. Скульптура на СМ просматривается — 3.
— Скульптура на СМ неясная, не видна — 5.

3. Скульптура на СЭМ струйчатая, струи длинные, расположены далеко друг от друга — *Potentilla erecta* (L.) Raeusch.

— расположены близко друг к другу — 4.

4. Есть перфорации, ширина струй одинаковая — *Rubus caesius* L.

— Перфораций нет, канавки между струями очень глубокие, скульптура напоминает складки, струи различной ширины — *Geum rivale* L.

5. Скульптура на СЭМ струйчатая — 6.

— Скульптура на СЭМ бородавчатая с мелкими перфорациями — *Rubus odoratus* L.

6. Струи длинные — 7.

— Струи короткие, плотно прилегающие друг к другу — *Crataegus sanguinea* Pall.

7. По всей длине струй расположен ряд мелких гранул на одинаковом расстоянии друг от друга — *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.

— Струи без гранул — 8.

8. Оры неотчетливые — 9.

— Оры отчетливые — 10.

9. Очертание с полюса сферическое, размеры пыльцевых зерен (по Эрдману) на границе между мелкими и средними — *Sorbus aucuparia* L.

— Очертание с полюса трехлопастное, размеры пыльцевых зерен (по Эрдману) мелкие, не больше 14 мкм — *Spiraea chamaedryfolia* L.

10. Скульптура на СЭМ струйчато-перфорированная, струи длинные, на мезокольпиме в основном располагаются параллельно бороздам — *Rosa majalis* Herrm.

— Скульптура на СЭМ струйчато-перфорированная, струи менее длинные, на мезокольпиме струи располагаются в различных направлениях — *Rosa rugosa* Thunb.

Возможность создания ключа для определения родовой или видовой принадлежности пыльцы свидетельствует о возможном применении признаков пыльцы при решении вопросов систематики сем. Rosaceae в качестве дополнительных признаков. Однако с определением дисперсной пыльцы в образцах меда дело обстоит сложнее. Трудности в определении дисперсной пыльцы обусловлены, с одной стороны, вариативностью признаков внутри одного вида и большим сходством пыльцы разных таксонов сем. Rosaceae.

По комплексу палинологических признаков легко определяется 6-бороздно-оровая пыльца *Sanguisorba officinalis*. Из исследованных видов по форме, контуру пыльцевого зерна и коротким струям на поверхности экзины хорошо определяется пыльца *Crataegus sanguinea*. Сильное разрастание экзины по краям борозд и наличие заметно выступающего над поверхностью борозды оперкулюма позволяют отличать пыльцевые зерна *Potentilla erecta* и *Dasiphora fruticosa*. Пыльца этих видов хорошо различается особенностями скульптуры. У пыльцы *Potentilla erecta* поверхность струй гладкая, а у *Dasiphora fruticosa* с мелкими гранулами. Поскольку гранулы при светооптическом исследовании не просматриваются, при рутинном исследовании пыльцы этих видов в меде различить проблематично. Правильнее при определении указать тип *Potentilla*. Закругленные концы борозд являются важным диагностическим признаком для пыльцы *Sorbus*. Мелкие размеры и

широкоэллипсоидальная форма пыльцевых зерен позволяют отличать зерна *Spiraea chamaedryfolia*. Пыльца *Geum* довольно легко определяется по правильной эллипсоидальной форме и более или менее заметной струйчатости при исследовании с помощью светооптического микроскопа. Сложную для определения пыльцы группу образуют роды *Rubus* и *Rosa*. При исследовании меда из-за вариабельности признаков внутри видов и из-за пересечения признаков у разных видов этих родов достоверно определить пыльцу даже до рода не представляется возможным.

ными диагностическими признаками не только для семейства в целом, но и для отдельных его родов, а иногда и отдельных видов. В дисперсном состоянии пыльцу Rosaceae по комплексу признаков можно определить до семейства. Легко до рода определяется пыльца родов *Sanguisorba*, *Potentilla* (включая *Dasiphora*), *Sorbus*, *Spiraea* и *Geum*. Сложность для определения представляет дисперсная пыльца видов родов *Rosa* и *Rubus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характеристики пыльцевых зерен (форма, признаки борозд и ор, скульптура) являются важ-

Работа выполнена в рамках государственного задания (ААА-А19-119031290052-1) Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области*. 2006. М. 799с.
2. ГОСТ РФ 19792-2017 “Мед натуральный. Технические условия”. 17 с.
3. *Reitsma Tj.* 1966. Pollen morphology of some European Rosaceae. — *Acta Bot. Neerl.* 15(2): 290–307. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1966.tb00234.x>
4. *Eide F.* 1981. Key of Northwest European Rosaceae pollen. — *Grana.* 20: 101–118.
5. *Hebda R.J., Chinnappa C.C.* 1990. Studies on pollen morphology of Rosaceae in Canada. — *Rev Palaeobot Palynol.* 64: 103–108. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90123-Z](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90123-Z)
6. *Byatt J.I.* 1976. Pollen morphology of some European species of *Crataegus* L. and of *Mespilus germanica* L. (Rosaceae). — *Pollen et Spores.* 18: 335–349.
7. *Федорчук Н.М., Савицкий В.Д.* 1985. Палиноморфологическое изучение украинских видов рода *Crataegus* (Rosaceae). — *Бот. журн.* 70(9): 1190–1196. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19850909&rid=pdf_0005214
8. *Dönmez E.O.* 2008. Pollen morphology in Turkish *Crataegus* (Rosaceae). — *Bot. Helv.* 118(1): 59–70. <https://doi.org/10.1007/s00035-008-0823-5>
9. *Wrońska-Pilarek D., Bocianowski J., Jagodziński A.M.* 2013. Comparison of pollen grain morphological features of selected species of the genus *Crataegus* (Rosaceae) and their spontaneous hybrids. — *Bot. J. Linn. Soc.* 172(4): 555–571. <https://doi.org/10.1111/boj.12033>
10. *Hebda R.J., Chinnappa C.C.* 1990. Pollen morphology of the Rosaceae of western Canada. III. *Geum*. — *Canad. J. Bot.* 68(6): 5–55. <https://doi.org/10.1139/b90-175>
11. *Sánchez Agudo J.A., Rico E., Sánchez Sánchez J.* 1998. Palynological study of *Potentilla* subgen. *Potentilla* (Rosaceae) in the Western Mediterranean. — *Grana.* 37(5): 276–284. <https://doi.org/10.1080/00173139809362679>
12. *Wrońska-Pilarek D.* 2011. Pollen morphology of Polish native species of the *Rosa* genus (Rosaceae) and its relation to systematics. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 80(3): 221–232. <https://doi.org/10.5586/asbp.2011.031>
13. *Wrońska-Pilarek D., Jagodziński A.M.* 2011. Systematic importance of pollen morphological features of selected species from the genus *Rosa* (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 295(1): 55–72. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0462-y>
14. *Григорьева В.В., Капелян А.И., Гаврилова О.А., Брицкий Д.А., Ткаченко К.Г.* 2022. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов *Rosa* (Rosaceae) из коллекции Ботанического сада Петра Великого. — *Бот. журн.* 107(12): 1200–1215. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49937814>
15. *Lechowicz K., Bocianowski J., Wrońska-Pilarek D.* 2021. Pollen morphology and variability of species from the genus *Rubus* L. (Rosaceae) alien and invasive in Poland. — *Webbia.* 76(1): 109–121. <https://doi.org/10.36253/jopt-10355>

16. Chung K.S., Elisens W.J., Skvarla J.J. 2010. Pollen morphology and its phylogenetic significance in tribe *Sanguisorbeae* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 285(3–4): 139–148.
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0262-9>
17. Qiu Z., Zhao Y., Qian Y., Tan C., Tang C., Chen X. 2023. Seed and pollen morphology in nine native Chinese species of *Sorbus* (Rosaceae). — Int. J. Fruit Sci. 23(1): 87–101.
<https://doi.org/10.1080/15538362.2023.2212057>
18. Полякова Т.А., Гатаулина Г.Н. 2008. Морфология и изменчивость пыльцы рода *Spiraea* L. (Rosaceae) Сибири и Дальнего Востока. — Сибирский экологический журн. 15(4): 545–551.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=11515839>
19. Wrońska-Pilarek D., Sowelo M., Antkowiak W., Bocianowski J., Lechowicz K. 2022. Pollen morphology and variability of native and alien, including invasive, species of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae) in Poland. — PLoS One. 17(8): e0273743
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273743>
20. Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
21. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.
22. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. С. 48–51.
23. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Т. 2. Л. 184 с.
24. Lee S., Heo K., Cho J., Lee C., Chen W., Kim S.C. 2011. New insights into pollen morphology and its implications in the phylogeny of *Sanguisorba* L. (Rosaceae; Sanguisorbeae). — Plant Syst. Evol. 291(3–4): 227–242.
25. Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviate forms of Angiosperm pollen. — Grana. 32(2): 79–85.
<https://doi.org/10.1080/00173139309429457>
26. Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — Grana. 34(1): 10–20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
27. Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — Rev. Paleobot. Palynol. 104(1): 67–83.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(98\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(98)00045-1)
28. Дзюба О.Ф. 2006. Палиноиндикация качества окружающей среды. СПб. 197 с.
29. Шелудякова М.Б., Григорьева В.В., Пожидяев А.Е. 2017. Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae). — Бот. журн. 102(3): 361–379.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617030061>

Pollen Morphology of Some Melliferous Rosaceae Species of the Leningrad Region

A. D. Skomakha^{a, b}, V. V. Grigorjeva^a, N. A. Medvedeva^{a, b, *}, D. A. Britski^a

^aKomarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia

^bHerzen State Pedagogical University of Russia, St. Petersburg, Russia

*e-mail: namedvedeva@mail.ru

Abstract—Using light and scanning electron microscopes, the pollen morphology of 11 wild and introduced melliferous species widely distributed in the Leningrad Region and belonging to 9 genera of the Rosaceae family was studied. It was found that pollen grains of all the studied species are of medium size, 25–40 microns, occasionally slightly smaller, most of them are 3-furrowed, in *Sanguisorba officinalis* L. 6-furrowed, with a striate or derived from it sculpture. In the dispersed state, pollen is easily determined to the family, and often to the genus. However, species of *Rosa* and *Rubus* are poorly distinguished by pollen. The data obtained can help honey producers to simplify the botanical identification of Rosaceae pollen in tested honey samples.

Keyword: Rosaceae, honey plants, pollen grains, palynomorphology, the Leningrad Region

ACKNOWLEDGMENTS

This work was performed as a part of State Assignment (AAA-A19-119031290052-1) of the Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences.

REFERENCE

1. [Illustrated guide to plants of the Leningrad Region]. 2006. Moscow. 799 p. (In Russian)
2. GOST RF 19792-2017 ["Natural honey. Technical conditions"]. 17 p.
3. Reitsma Tj. 1966. Pollen morphology of some European Rosaceae. — Acta Bot. Neerl. 15(2): 290–307.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1966.tb00234.x>
4. Eide F. 1981. Key of Northwest European Rosaceae pollen. — Grana. 20: 101–118.
5. Hebda R.J., Chinnappa C.C. 1990. Pollen morphology of Rosaceae in Canada. — Rev. Palaeobot. Palynol. 64(1-4): 103–108.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90123-Z](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90123-Z)
6. Byatt J.I. 1976. Pollen morphology of some European species of *Crataegus* L. and of *Mespilus germanica* L. (Rosaceae). — Pollen et Spores. 18: 335–349.
7. Fedoronchuk N.M., Savitsky V.D. 1985. Palynomorphological study of the Ukrainian species of the genus *Crataegus* (Rosaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 70(9): 1190–1196. (In Russian)
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19850909&rid=pdf_0005214
8. Dönmez E.O. 2008. Pollen morphology in Turkish *Crataegus* (Rosaceae). — Bot. Helv. 118(1): 59–70.
<https://doi.org/10.1007/s00035-008-0823-5>
9. Wrońska-Pilarek D., Bocianowski J., Jagodziński A.M. 2013. Comparison of pollen grain morphological features of selected species of the genus *Crataegus* (Rosaceae) and their spontaneous hybrids. — Bot. J. Linn. Soc. 172(4): 555–571.
<https://doi.org/10.1111/boj.12033>
10. Hebda R.J., Chinnappa C.C. 1990. Pollen morphology of the Rosaceae of western Canada. III. *Geum*. — Canad. J. Bot. 68(6): 5–55.
<https://doi.org/10.1139/b90-175>
11. Sánchez Agudo J.A., Rico E., Sánchez Sánchez J. 1998. Palynological study of *Potentilla* subgen. *Potentilla* (Rosaceae) in the Western Mediterranean. — Grana. 37(5): 276–284.
<https://doi.org/10.1080/00173139809362679>
12. Wrońska-Pilarek D. 2011. Pollen morphology of Polish native species of the *Rosa* genus (Rosaceae) and its relation to systematics. — Acta Soc. Bot. Pol. 80(3): 221–232.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2011.031>
13. Wrońska-Pilarek D., Jagodziński A.M. 2011. Systematic importance of pollen morphological features of selected species from the genus *Rosa* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 295(1): 55–72.
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0462-y>
14. Grigorieva V.V., Kapelyan A.I., Gavrilova O.A., Britski D.A., Tkachenko K.G. 2022. Pollen grain morphology of some *Rosa* species (Rosaceae) from the collection of Saint-Petersburg Botanical Garden. — Botanicheskii zhurnal. 107(12): 1200–1215.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=49937814> (In Russian)
15. Lechowicz K., Bocianowski J., Wrońska-Pilarek D. 2021. Pollen morphology and variability of species from the genus *Rubus* L. (Rosaceae) alien and invasive in Poland. — Webbia. 76(1): 109–121.
<https://doi.org/10.36253/jopt-10355>
16. Chung K.S., Elisens W.J., Skvarla J.J. 2010. Pollen morphology and its phylogenetic significance in tribe *Sanguisorbeae* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 285(3–4): 139–148.
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0262-9>
17. Qiu Z., Zhao Y., Qian Y., Tan C., Tang C., Chen X. 2023. Seed and pollen morphology in nine native Chinese species of *Sorbus* (Rosaceae). — Int. J. Fruit Sci. 23(1): 87–101.
<https://doi.org/10.1080/15538362.2023.2212057>
18. Polyakova T.A., Gataulina G.N. 2008. Morphology and variability of pollen of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae) in Siberia and the Far East. — Contemp. Probl. Ecol. 1(4): 420–424.
<https://doi.org/10.1134/S199542550804005X>
19. Wrońska-Pilarek D., Sowelo M., Antkowiak W., Bocianowski J., Lechowicz K. 2022. Pollen morphology and variability of native and alien, including invasive, species of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae) in Poland. — PLoS One. 17(8): e0273743
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273743>
20. Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
21. Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1967. [Palynological terminology of angiosperms]. Leningrad. 84 p. (In Russian).
22. 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)
23. 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)

24. Lee S., Heo K., Cho J., Lee C., Chen W., Kim S.C. 2011. New insights into pollen morphology and its implications in the phylogeny of *Sanguisorba* L. (Rosaceae; Sanguisorbeae). — Plant Syst. Evol. 291(3–4): 227–242.
25. Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviate forms of Angiosperm pollen. — Grana. 32(2): 79–85.
<https://doi.org/10.1080/00173139309429457>
26. Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — Grana. 34(1): 10–20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
27. Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — Rev. Paleobot. Palynol. 104(1): 67–83.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(98\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(98)00045-1)
28. Dzyuba O.F. 2006. [Palinoindication of environmental quality]. St. Petersburg. 197 p.
29. Sheludyakova M.B., Grigorjeva V.V., Pozhidaev A.E. 2017. Pollen morphology of some species of the genus *Scrophularia* (Scrophulariaceae). — Botanicheskii zhurnal. 102(3): 361–379.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617030061>

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ *Saposhnikovia divaricata* (APIACEAE)

© 2023 г. Т. В. Елисафенко^{1, *}, П. Н. Югина¹, Б. М. Жигмитцыренова^{1, 2},
М. В. Казаков^{1, 2}, В. В. Тараскин²

¹ФГБУН Центральный Сибирский Ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²ФГБУН Байкальский институт природопользования СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

*e-mail: tatvelisa@mail.ru

Поступила в редакцию 26.06.2023 г.

После доработки 05.08.2023 г.

Принята к публикации 31.08.2023 г.

Изучена семенная продуктивность и прорастание семян у интродуцентов второго поколения *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Apiaceae) в условиях лесостепной зоны Сибири (г. Новосибирск). Наличие разветвленной синфлоресценции обуславливает неравномерное созревание плодов. Проведен сравнительный анализ семенной продуктивности флоральных единиц в зависимости от их положения на генеративном побеге у особой природного местообитания и интродуцентов. Установлено, что в условиях интродукции более 50% реальной семенной продуктивности составляют семена от двойных зонтиков с побегов 3-го порядка, на семена зонтиков с побегов 2-го и 4-го порядка приходится 21 и 26% соответственно. В природных популяциях 45% реальной семенной продуктивности составляют семена двойных зонтиков с побегов 4-го порядка, на семена с побегов 3-го и 2-го порядков приходится 30 и 15% соответственно. Реальная семенная продуктивность особи в условиях интродукции высокая – более 6000 семян, процент семенификации – 65%. Изучено прорастание семян из плодов разного положения на генеративном побеге в лабораторных условиях. Семена имеют неглубокий покой, период до прорастания не превышает 10 дней. Прорастание семян динамичное, в течение 7 дней проросло более 50% от всех проросших семян. Лабораторная всхожесть у семян природной популяции выше, чем у интродуцентов. В природе наиболее высокие значения всхожести наблюдаются у семян зонтиков с побегов 3–4-го порядка – (более 90%), у интродуцентов – у семян зонтиков с побегов 2–3-го порядка (72–73%).

Ключевые слова: *Saposhnikovia divaricata*, интродукция, семенное размножение, семенная продуктивность, прорастание семян

DOI: 10.31857/S0033994623040039, **EDN:** ABNBNG

Рациональное использование растительных ресурсов включает комплексные исследования полезных растений. В последнее время совершенствуются технологические методы выявления биологически активных веществ в растениях, расширяется список потенциально лекарственных видов, в том числе используемых в официальной медицине других стран. К сожалению, в связи с этим наблюдается неконтролируемая добыча сырья в природных популяциях. Вследствие этого становится актуальным исследование ценопопуляций таких видов и изучение их биологических особенностей, как основы для разработки методов их культивирования, а также восстановления природных популяций. Одной из важных характеристик биологии видов является способность к воспроизводству, включая семенное размножение, детальное изучение которого целесообразно проводить в интродукционном эксперименте. Это позволяет определить возможность

выращивания конкретного вида в регионе интродукционного пункта и разработать рекомендации для расширения культигенного ареала.

Одним из актуальных и перспективных видов является *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (= *Stenocoelium divaricatum* Turcz. ex Ledeb., *Ledebouriella divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) M. Hiroe) – сапожниковия растопыренная, которая широко используется в традиционной медицине азиатских стран [1]. Разнообразное применение этого вида в фармакологии обусловлено наличием полифенольных соединений, основными из которых являются хромоны [2]. В настоящее время сырье *S. divaricata* активно используется при производстве лекарственных и косметических средств в Китае [3, 4], Корею [5, 6], Германии [7], Японии [8–12]. В этих странах разрабатываются методы крупномасштабного культивирования вида с целью получения из него высококачественного сырья [7]. Китай является ли-

дером по интродукции *S. divaricata*, плантации расположены в 10 провинциях [3, 4]. В провинции Хэйлунцзян выращивается сорт “Guangfangfeng 1”, дающий лучшее по качеству сырье *S. divaricata* [13].

В 2012 г. проведены первые исследования компонентного состава экстрактов семян *S. divaricata* [14, 15]. Методом жидкостной хроматографии масс-спектрометрии с ионизацией электрораспылением (LC-ESI-MS) обнаружены и идентифицированы перв-*O*-глюкозилцимифугин, 4'-*O*-β-*D*-глюкозил-5-*O*-метилвисаминол, цимифугин, 5-*O*-метилвисаминол и гиперозид. Таким образом, семена данного вида могут являться сырьем для получения биологически активных веществ.

В России *S. divaricata* не является фармакопейным видом. Однако отмечаются массовые нерегулируемые заготовки корней из природных популяций населением Республики Бурятия и Забайкальского края для сбыта китайским предпринимателям [16]. Существует риск исчезновения популяций этого вида, т.к. плотность природных популяций составляет 3–7 особей/100 м² [17]. В результате исследования содержания химических элементов в корнях *S. divaricata* в северных лесостепных районах Забайкальского края установлено накопление ряда макроэлементов из почвы, а также превышение допустимого содержания As в лекарственном сырье [18]. Таким образом, разработка методов культивирования *S. divaricata* является особо актуальной. В России интродукция данного вида проводилась в Республике Бурятия [19], Иркутской обл. [20], а также в Москве, Барнауле, Новосибирске [21–24]. Много внимания уделяется молекулярно-генетическим исследованиям *S. divaricata*, в основном в связи с таксономическими задачами. В результате была подтверждена самостоятельность рода *Saposhnikovia* [25]. Перспективными направлениями являются разработка способов выращивания *in vitro* и получения “бородатых корней” [26]. Наибольшее внимание исследователей уделяется фитохимическому составу сырья корней, но в условиях интродукции у растений продолжительность жизни сокращается, и, соответственно, масса корней оказывается незначительной, в то же время для многих интродуцентов характерно успешное развитие генеративной сферы. Поэтому изучение семенного размножения *S. divaricata* особенно важно для разработки методики выращивания данного вида в промышленных масштабах. Культивирование *S. divaricata* позволит получать сырье не только из корней, но и из семян. Кроме этого, интродукционные популяции являются материалом для восстановления природных популяций.

S. divaricata — полурозеточный многолетник, монокарпик. Разветвленный удлинненный побег представляет собой синфлоресценцию — метелку из двойных (сложных) зонтиков, флоральная

единица — двойной зонтик [24]. Диаметр синфлоресценции достигает 124 см. На генеративном побеге располагается до 40 побегов 2-го порядка, свыше 258 побегов 3-го порядка, до 400 побегов 4-го порядка, возможно формирование побегов 5-го порядка. Такое ветвление синфлоресценции обуславливает неравномерное созревание плодов и, возможно, приводит к гетерокарпии. Ранее нами установлено морфологическое различие мерикарпиев по поверхности экзокарпа [27]. Однако фактор, определяющий такое различие, не был выявлен.

Цель данного исследования — изучение особенностей семенного размножения *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. на основе решения следующих задач: провести сравнительный анализ семенной продуктивности двойных зонтиков в зависимости от их положения на генеративном побеге у особей природных местообитаний и в условиях культуры; изучить прорастание семян (мерикарпиев) из плодов разного положения на генеративном побеге.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Saposhnikovia divaricata — представитель сем. Apiaceae, относится к подсемейству Apioideae (Drude) Thorne ex Royen и трибе Selineae [28]. *Saposhnikovia* Schischk. является монотипным родом. Вид относится к восточно-азиатской хорологической и горностепной поясно-зональной группам [29]. Встречается в Монголии, Китае, на Корейском полуострове. В России произрастает в юго-западной части Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский края, Амурская обл.) и на юге Восточной Сибири (Республика Бурятия, Забайкальский край). Растет в луговых каменистых степях, на склонах и шлейфах сопок, на террасах, в зарослях степных кустарников, иногда на залежах и по обочинам дорог [30].

Ранее, на основе проведенной нами оценки первичной интродукции, *S. divaricata* определен как среднесперспективный вид для интродукции в лесостепной зоне Сибири [24]. Изначально семенной материал для интродукции был собран в 2016, 2017 и в 2019 гг. в окрестностях горы Спящий Лев в Тарбагатайском р-не Республики Бурятия (51°32' с.ш. 107°21' в.д.). Район сбора материала относится к Селенгинскому среднегорью Западного Забайкалья. Основное отличие климатических условий природного местообитания от условий центра интродукции состоит в наличии большего количества осадков (табл. 1). В связи с этим гидротермический коэффициент Селянинова, который важен для роста и развития растений, является более высоким в районе интродукции.

Исследования проводили в 2016–2022 гг. на коллекционном участке “Редкие и исчезающие

Таблица 1. Сравнительная характеристика условий произрастания *Saposhnikovia divaricata* в природных сообществах и при интродукции
Table 1. Comparative characteristics of *Saposhnikovia divaricata* growing conditions in natural communities and under introduction

Признак Trait	Интродукционный центр Introduction center	Природные местообитания Natural habitats
Высота над уровнем моря, м Height above sea level, m	100–140	520–580
Природная зона Natural zone	Лесостепная Forest-steppe	
Климат Climate	Континентальный, умеренно холодный с недостаточным увлажнением Continental, moderately cold with insufficient moisture	Резко континентальный, холодный, с недостаточным увлажнением Harsh continental, cold, with insufficient moisture
Зима Winter	Холодная и продолжительная, средняя температура января –15 ... –25 °С Cold and lasting, the average temperature in January –15 ... –25 °С	Умеренно суровая, малоснежная, средняя температура января –22 ... –28 °С Moderately severe, with little snow, average temperature in January –22 ... –28 °С
Лето Summer	Короткое и жаркое, с годовым максимумом осадков в июле–августе, средняя температура июля +16.9–22.5 °С Short and hot, with an annual maximum of precipitation in July–August, the average temperature in July +16.9–22.5 °С	Короткое и жаркое, с годовым максимумом осадков в июле–августе, средняя температура июля +16–20 °С Short and hot, with an annual maximum of precipitation in July–August, the average temperature in July +16–20 °С
Весна–осень Spring–Autumn	Короткие, с неустойчивой погодой, а также сильной ее изменчивостью по годам Short, unstable weather, with strong year-to-year variations	
Начало/продолжительность вегетационного/безморозного периода, дни The beginning/duration of the growing season/frost-free season, days	Конец апреля/155/117 End of April/155/117	Начало мая/110/111 Early May/110/111
Среднее количество осадков, мм Average precipitation, mm	397–457	200–350
ГТК НТС	2.0	1.0

Примечание. ГТК – гидротермический коэффициент Селянинова. Данные по В.М. Жукову [31], Справочникам по климату СССР [32, 33], А.П. Киселевой, Ю.М. Днепровскому [34].
Note. НТС – Selyaninov’s hydrothermal coefficient. Data on V.M. Zhukov [31], Handbooks of the climate of the USSR. [32, 33], A.P. Kiseleva, Yu.M. Dneprovsky [34].

виды растений Сибири” Центрального сибирского ботанического сада – ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Семенную продуктивность и биологию прорастания семян изучали в 2021–2023 гг. у растений-интродуцентов второго поколения (генеративные растения, выращенные из семян, полученных в культуре) и растений из природных местообитаний. Определение семенной продуктивности у изучаемого вида требует особых подходов в связи

с сильной разветвленностью синфлоресценции. В работе принимается единая терминология и система обозначения для зонтиков в пределах синфлоресценции у представителей семейства Ариаеae [35, 36]: простой зонтик, двойной зонтик, состоящий из простых зонтиков, терминальный зонтик. При определении семенной продуктивности мы используем методику И.В. Вайнагий [37] с уточнением для зонтичных [36, 38, 39]. Во всех

работах рекомендуется проводить определение семенной продуктивности на растениях, в период молочно-восковой спелости семян, до полного созревания и осыпания. На коллекционном участке представлено 8 генеративных растений, с которых собирали семена, как для исследований, так и для размножения. Для определения семенной продуктивности генеративные побеги срезали в стадии плодоношения. При осыпании плодов, показателем образования плода служило состояние карпофора. По классификации распространения плодов Е.Р. Левиной [40] *S. divaricata* можно отнести к баллистохорам, как многие виды из семейства *Apiaceae*. При диссеминации у *S. divaricata* происходит вильчатое расщепление карпофора с отделением мерикарпиев. Факторами, обеспечивающими диссеминацию и разброс мерикарпиев, являются ветер и прикосновение к растению. У цветков, не образовавших полноценные плоды, карпофор целостный и засыхающий. При увеличении порядка ветвления синфлоресценции уменьшается число простых зонтиков в двойном зонтике и увеличивается число двойных зонтиков без образования плодов. При подсчете плодов учитывали простые зонтики, на которых образовались по крайней мере единичные плоды. На каждой особи проводили подсчет всех зонтиков на ветвях разных порядков (терминальный зонтик соответствовал первому порядку). Плод *S. divaricata*, как у большинства видов *Apiaceae*, — сухой колонковый вислоплодник, распадающийся на 2 мерикарпия, в каждом по одному семени. Поэтому, условно, далее их называем семенами, вслед за рядом исследователей [36, 38]. Мы определяли процент семенификации плода по числу полноценных мерикарпиев — 50 или 100%, процент плодообразования в простом зонтике двойного зонтика вычисляли как отношение образовавшихся плодов к числу цветков. Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) простого зонтика соответствует удвоенному числу цветков, т.к. число семязачатков (два) в цветке детерминировано. Реальная семенная продуктивность (РСП) простого зонтика соответствует произведению числа цветков, процента плодообразования/100 и процента семенификации/100. ПСП двойного зонтика вычислялась как усредненное значение: произведение среднего арифметического ПСП простого зонтика и среднего значения числа простых зонтиков в двойном зонтике. РСП двойного зонтика вычисляли аналогично. ПСП и РСП двойных зонтиков на определенном порядке побега (2, 3, 4) определяли как произведение соответствующих показателей на число двойных зонтиков на ветвях этого порядка. ПСП и РСП особи является суммой соответствующих величин по каждому порядку.

Плоды собирали в 2020 г. из природных популяций и от растений, выращенных в культуре, с

учетом их положения в соцветии. Семенная кожурка *S. divaricata* очень тонкая [27], поэтому хранили и проращивали мерикарпии. Мерикарпии помещали в чашки Петри с комбинированным ложем (кварцевый песок и бумажный фильтр) в 4-кратной повторности каждого варианта: происхождение плодов — природа или интродукция; порядок побега на котором расположен двойной зонтик (2-ий, 3-ий, 4-ий, 5-ый). Опыт длился в течение 60 дней при температуре +23–25 °С, прекращался, когда отсутствовало прорастание семян в течение 7 дней. Так как прорастают непосредственно семена, в результатах и обсуждении используем это понятие.

По результатам опыта были получены следующие данные: длительность периода от начала опыта до прорастания семян, продолжительность периода прорастания, всхожесть семян (%), энергия прорастания (%), интенсивность энергии прорастания (%). Энергия прорастания — процент семян, проросших в первые семь дней от начала прорастания, интенсивность энергии прорастания определяли как отношение энергии прорастания к всхожести. Результаты опыта представляли согласно рекомендациям Т.В. Елисафенко [41].

Результаты обрабатывали методами математической статистики. Определяли среднее арифметическое значение (M), его ошибку (m), коэффициент вариации (V). Различия средних оценивали по критерию Стьюдента при 95%-ном уровне вероятности [42]. Перед проведением статистического анализа данные тестировали на нормальность распределения по критерию Колмогорова—Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семенная продуктивность. Литературные данные по семенной продуктивности *Saposhnikovia divaricata* в природных условиях нами не обнаружены. Получены предварительные результаты по семенной продуктивности в природных популяциях, которые установили высокую вариабельность степени разветвления синфлоресценции (до 3–6-го порядка). При этом наблюдали зрелые семена на побегах 5-го и 6-го порядков. Больше всего двойных зонтиков формируется на побегах 4-го порядка — до 76 на особи. Семена двойных зонтиков на побегах 4-го порядка составляют 45% РСП особи, 3-го порядка — 30%, 2-го порядка — 15%. Величина РСП особи сильно варьирует — от 411 до 4148 семян из-за различной степени разветвления синфлоресценции.

Интродукционный эксперимент позволяет получить более полное представление о репродуктивной способности вида. На территории ЦСБС *S. divaricata* является малолетним полурозеточным монокарпиком с неветвистым каудек-



Рис. 1. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (ЦСБС, г. Новосибирск). 1 — общий вид; 2 — флоральная единица, двойной зонтик; 3 — синфлоресценция. Фото. Т.В. Елисафенко.

Fig. 1. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (CSBG, Novosibirsk). 1 — general view; 2 — floral unit, double umbrella; 3 — synflorescence architecture. Photo. T.V. Elisafenko.

сом и стержневым корнем, образующим боковые корни. Высота растений в культуре до 90 см (в среднем 76 ± 4 см), в природном местообитании 56 ± 3 см (показатели имеют достоверное различие). Продолжительность жизни особи — 2–4 года. В прегенеративном периоде особи розеточные, они уходят под снег с зелеными листьями. В генеративном периоде кроме главного побега (1 порядка) с терминальным простым (редко сложным) зонтиком формируются побеги 2-го порядка, образующиеся из пазушных почек розеточных листьев, заложенных в предыдущий год. Побеги второго порядка годовичного прироста текущего года начинают образовываться в пазухе третьего стеблевого листа главного побега. Разветвленный удлиненный генеративный побег представляет собой синфлоресценцию — метелку из сложных зонтиков 70–124 см диаметром. Ветвление соцветия происходит до 4–5 порядка (рис. 1).

Развитие побегов, цветение и плодоношение растянуто. В сентябре–октябре, в конце плодоношения, скелетные оси побега и корня в почве полностью разрушаются, и особь отмирает. Базальные побеги 2-го порядка, формирующиеся из почек возобновления прошлогоднего годовичного прироста, в числе 2–4, развиваются почти одновременно с побегами 2-го порядка нового годовичного прироста из 3–4-го узла. Развитие побегов происходит, в целом акропетально. Исключение составляют побеги 2-го порядка в 1-ом и 2-ом узлах годовичного прироста, они развиваются одновременно с побегами 3-го, развивающимися на побегах 2-го порядка, выходящих из 3-го и 4-го узлов годовичного прироста. Число метамеров главного побега — 10–11, побеги 2-го порядка, формирующиеся в базальной части главного побега,

имеют до 6–8 метамеров, а в верхней части главного побега — 2–3 метамера. У побегов 3–4-го порядка формируется 1–2 метамера. Часто наблюдается образование псевдомутówki в синфлоресценции со сближением междоузлий на главном побеге. Подобное явление очень редко происходит на побегах 2-го порядка. Побеги 2-го порядка, входящие в состав псевдомутówki главного побега, развиваются почти одновременно. Двойные зонтики многочисленные, щитковидные, без оберток. Простые зонтики 2–4 см диаметром с оберточками, венчик состоит из 5 белых лепестков, стилодии длинные, рыльца короткоконические. Начало фазы бутонизации наблюдается в конце мая, фаза цветения — через месяц после начала бутонизации (конец июня) с продолжительностью около месяца (до 20 июля). Семена созревают в третьей декаде августа у терминального зонтика, массовое созревание семян происходило в сентябре.

Терминальный зонтик чаще простой с небольшим числом плодов. Его цветки раскрываются самыми первыми, семена осыпаются также первыми. По данным наших исследований, почти все цветки терминального главного зонтика завязывают плоды. У двойных зонтиков на побегах 2–4-го порядка простые зонтики состоят, в среднем, из 9 цветков (табл. 2, рис. 2). Число плодов в простых зонтиках — 6–7. Зонтики на побегах 2-го и 3-го порядка по величине этого показателя не имеют достоверных различий, простые зонтики на побегах 4-го порядка имеют достоверно более низкое среднее число плодов. Двойные зонтики на побегах 5-го порядка формируются, но обычно не успевают развиваться в течение вегетационного сезона до цветения и плодоношения.

Таблица 2. Семенная продуктивность *Saposhnikovia divaricata* (Центральный сибирский ботанический сад, г. Новосибирск)**Table 2.** Seed productivity of *Saposhnikovia divaricata* (Central Siberian Botanical Garden, Novosibirsk)

Признак Trait		Порядок побега с двойным зонтиком The order of the branch with the double umbel			
		1	2	3	4
Число Number of	Двойных зонтиков Double umbels	0–1	12.5 ± 0.5^1	31 ± 20	25 ± 11
	Простых зонтиков в двойном зонтике Simple umbels per double umbel	1	8.00 ± 0.18	8.91 ± 0.16	7.41 ± 0.21
	Цветков в простом зонтике Flowers per simple umbel	5.3 ± 2.0	8.50 ± 0.43	9.05 ± 0.29	8.64 ± 0.26
	Плодов в простом зонтике Fruits per simple umbel	5.0 ± 2.3	7.33 ± 0.33	7.46 ± 0.34	6.14 ± 0.23
	Семян в плоде Seeds per fruit	2	1.71 ± 0.18	1.62 ± 0.03	1.44 ± 0.03
Процент Percent of	Семенификации плода Seed set	100	86 ± 9	80.99 ± 1.5	72.2 ± 1.5
	Плодообразования простого зонтика в двойном зонтике Fruit set in simple umbel per double umbel	100	87 ± 4	83.0 ± 2.5	72.2 ± 2.4
	ПСП простого зонтика в двойном зонтике, шт. PSP of simple umbel in double umbel	11 ± 4	17.00 ± 0.86	18.11 ± 0.58	17.27 ± 0.52

Примечание. $^1 M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение, m – его ошибка.

ПСП – потенциальная семенная продуктивность.

Note. $^1 M \pm m$, M – arithmetic mean, m – error, PSP – the potential seed production.

Величины ПСП и РСП двойного зонтика зависят от числа простых зонтиков, которое варьирует от 4–9 (в среднем 7.41 ± 0.21) на побегах 4-го порядка, до 7–12 (в среднем 8.91 ± 0.16) на побегах 3-го порядка, до 7–12 (в среднем 8.91 ± 0.16) на побегах 2-го – порядка промежуточные значения 7–9 (в среднем 8.0 ± 0.18). Показатели ПСП и РСП определяются числом двойных зонтиков у особи в целом. Максимальное число двойных зонтиков (31 ± 20) формируется на побегах 3-го порядка. Выявлен высокий коэффициент вариации этого признака. Более 50% РСП составляют семена двойных зонтиков на побегах 3-го порядка, доля семян, формирующихся на побегах 2-го и 4-го порядка, составляет 21 и 26% соответственно. РСП особи в условиях интродукции – более 6000 семян, процент семенификации – 65%.

В природных ценопопуляциях наблюдается формирование зрелых семян на зонтиках побегов 5–6-го порядка и большая вариабельность степени разветвления синфлоресценции: до 3-го, 4-го, 5-го и 6-го порядка. Вероятно, это связано с более ранним сходом снега и большей продолжительностью вегетационного периода, чем в районе интродукции. В условиях культуры разветвление синфлоресценции может происходить до 5-го порядка, но при этом семена на этих побегах образу-

ются редко. В верхней части главного побега на зонтиках побегов 4-го порядка семена также не образуются. Число двойных зонтиков имеет высокую степень варьирования, как в природе, так и в культуре. Семена двойных зонтиков на побегах 3-го и 4-го порядка составляют 75% РСП в обоих случаях (в природе и культуре). Вклад в РСП семян, формирующихся на побегах 1-го, 5-го и 6-го порядка незначителен.

Наши наблюдения в течение 2016–2023 гг. подтверждают монокарпичность *S. divaricata*, отмеченную М.Г. Пименовым и Т.А. Остроумовой [35]. А.Н. Цицилин в условиях ботанического сада ВИЛАР отметил растения как монокарпики (40% особей), так и олигокарпики, последние цвели 2 года подряд [21]. Возможно, у *S. divaricata* наблюдается межпопуляционная изменчивость относительно данного признака, или олигокарпичность появилась в результате длительного культивирования вида, т. к. в последнем случае семена были получены из Цицилинского аграрного университета (г. Чанчунь, Китай). Нами установлено, что после плодоношения корневая система полностью отмирает в сентябре–октябре, т.е. постгенеративный период отсутствует. Обнаружены единичные растения самосева в течение периода исследования. В то же время по личному

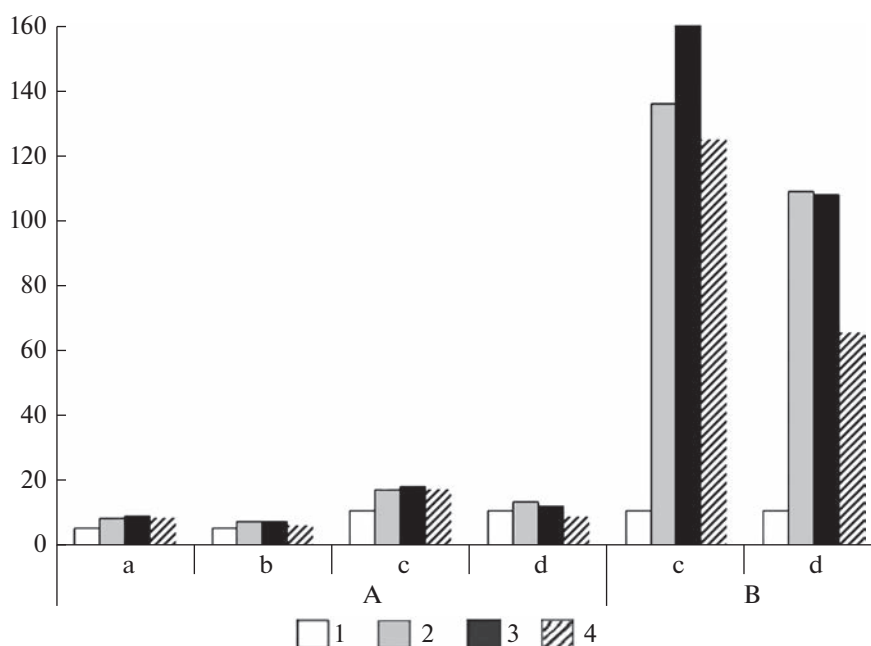


Рис. 2. Семенная продуктивность *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (ЦСБС, г. Новосибирск).

По горизонтали: А — простой зонтик, В — двойной зонтик, а — цветки, б — плоды, с — потенциальная семенная продуктивность, d — реальная семенная продуктивность. По вертикали: число, шт.

1—4 — порядок побега с двойным зонтиком.

Fig. 2. Seed production of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (CSBG, Novosibirsk).

X-axis: A — simple umbel, B — double umbel, a — flowers, b — fruits, c — the potential seed production, d — the real seed production. Y-axis: number, pcs.

1—4 — the order of a branch with double umbel.

сообщению С.В. Смирнова (Южно-сибирский ботанический сад) при интродукции *S. divaricata* (семена из г. Чанчунь, Китай) наблюдается значительное количество самосева и также отмечены олигокарпики.

Семенная продуктивность у разных видов зонтичных сильно различается [36, 38]. Это может быть связано с тем, что разные авторы используют разные методы исследования, при которых не учитывают половой полиморфизм цветков. Так, детальное исследование *Chaerophyllum aromaticum* L. установило уменьшение семенной продуктивности двойного зонтика и повышение доли тычиночных цветков с увеличением порядка побега [39]. Формирование разветвленных соцветий у зонтичных связывают с антропогенными адаптациями, выражающимися как в половом полиморфизме цветков, так и разновременности прохождения процессов мега- и микроспорогенеза, формирования зародышевых мешков и пыльцевых зерен [43].

Семенная продуктивность является следствием возможных вариантов репродуктивных стратегий. Полученные нами данные первоначального изучения семенного размножения *S. divaricata* установили образование сходного числа плодов (6—7) в простых зонтиках на побегах разного по-

рядка. Затруднение в точном определении семенной продуктивности связано с длительным развитием системы генеративных побегов, разновременным цветением на боковых побегах разных порядков и, соответственно, разновременным созреванием плодов. Это можно рассматривать как адаптацию к возможному неблагоприятному периоду для опыления, оплодотворения, созревания семян. В течение длительных фаз цветения и плодоношения (2—3 месяца) повышается вероятность появления благоприятного периода и, соответственно, формирования качественных семян.

В нашем исследовании максимальный вклад в семенную продуктивность составляют семена двойных зонтиков на побегах 3-го и 4-го порядков. Вероятно, сбор сырья (семян) с целью получения биологически активных веществ необходимо проводить при созревании семян на побегах соответствующих порядков. В этот период семена зонтиков на побегах 1-го и 2-го порядка уже осыпаются, а на побегах 5—6-го будут незрелыми, но их вклад в семенную продуктивность составляет менее 25%. Нами установлена значительная РСП *S. divaricata*, причем процент семенификации имеет средние показатели 65%, а процент плодобразования выше 75%. Эти параметры можно частично сравнить с величинами, полученными в ВИЛАР. Так, А.Н. Цицилин [21] отмечает нали-

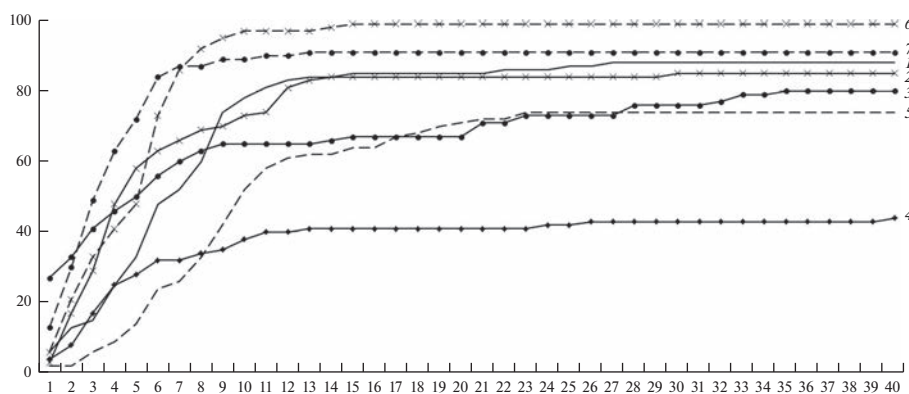


Рис. 3. Динамика прорастания семян *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk.

По горизонтали — дни; по вертикали — %. Порядок побега с двойным зонтиком: семена из культуры, 1 — 2-ый, 2 — 3-ий, 3 — 4-ый, 4 — 5-ый; семена из природы, 5 — 2-ый, 6 — 3-ий, 7 — 4-ый.

Fig. 3. Dynamics of germination of *Saposhnikovia divaricata* seeds (Turcz. ex Ledeb.) Schischk.

X-axis — days; y-axis — %. The order of a branch with double umbel: seeds from the cultivated plants, 1 — 2nd, 2 — 3rd, 3 — 4th, 4 — 5th; seeds from nature, 5 — 2nd, 6 — 3rd, 7 — 4th.

чие 10–50% вызревших плодов (процент плодобразования в нашем понимании) и урожай семян, составляющий 5.6 г/особь. Ранее нами была отмечена масса 1000 семян интродуцентов — 1.8–5.7 г [27], что предполагает более 11 г семян на особь.

Несмотря на значительные различия климатических условий природного местообитания и интродукционного центра, семенная продуктивность *S. divaricata* в условиях культуры высокая и значительно превышает показатели у растений из природных условий. Сравнительный анализ с ранее опубликованными данными по первичной интродукции и результатами изучения семенной продуктивности у интродуцентов, выращенных из семян, собранных в природе, показал снижение показателей ПСП и РСП у интродуцентов второго поколения. Вероятно, погодные условия и происхождение семян оказывают влияние на показатели семенной продуктивности. Однако процент семенификации оказался выше в 2022 г.

Биология прорастания семян. Семенное размножение *Saposhnikovia divaricata* в настоящее время остается основным способом размножения этого вида в культуре, хотя интенсивно разрабатываются методики размножения биотехнологическими методами [44].

Для видов семейства Ариáceе характерна гетерокарпия, которая может проявляться как на уровне зонтиков на побегах разного порядка в соцветии, так и на уровне флоральной единицы и даже плода [35, 45]. Так, С.Н. Опарина [45] установила гетеромерикарпию для *Falcaria vulgaris* Bernh., которая проявлялась как на морфологическом уровне, так и в биологии прорастания семян. Нами выявлена изменчивость по показателям прорастания семян из зонтиков на побегах разных порядков у *S. divaricata*.

Семена *S. divaricata* имеют неглубокий покой. В лабораторных условиях они начинали прорастать в течение 6–10 дней. Период прорастания составил, в среднем, 30 дней. В течение недели у интродуцентов проросло около 50% семян с двойных зонтиков побегов 2–3-го порядка и более 50% семян двойных зонтиков побегов 3–4-го порядка у растений из природных местообитаний (табл. 3, рис. 3). Всхожесть семян интродуцентов с увеличением порядка побега, на котором они сформировались, уменьшалась: 72.75, 72.25, 51.75 и 42% на побегах 2-го, 3-го, 4-го и 5-го порядков соответственно. У растений природных популяций показатели были более стабильными и высокими: 66.50, 94.25 и 92.75% (табл. 3). В целом качество семян у интродуцентов и у растений из природных местообитаний по показателям прорастания сопоставимы. Во всех вариантах опыта интенсивность энергии прорастания составила более 50%. На основе полученных данных можно рекомендовать проводить основной сбор семян (срезая побег) с целью дальнейшего размножения при созревании семян зонтиков на побегах 2–3-го порядка у интродуцентов и 3–4-го порядка у растений из природных популяций.

Полученные нами результаты по прорастанию семян не совпадают с литературными данными, что, возможно, связано с происхождением семенного материала. Ряд исследователей отмечает низкую всхожесть семян (менее 50%) и предлагает различные приемы (скарификация мерикарпиев, тепловая стратификация, холодная стратификация), которые увеличивают всхожесть до 54–75% [5, 46–48]. Нами установлена всхожесть до 100% (двойной зонтик побега 3-го порядка растений природной популяции) при одноэтапном проращивании. Разные результаты лабораторной всхожести представлены К.А. Зубовой

Таблица 3. Характеристика прорастания мерикарпиев (семян) *Saposhnikovia divaricata*
Table 3. Characteristics of *Saposhnikovia divaricata* mericarps (seeds) germination

Признак Trait	Параметр Parameter	Период, дни Period, days		Всхожесть, % Germination, %	Энергия прорастания, % Germination energy, %	Интенсивность энергии прорастания, % Rate of energy germination, %
		до прорастания prior to germination	прорастания germination			
Порядок побега с двойным зонтиком The order of the branch with double umbel	2И	$M \pm m$	7.00 ± 0.58	35 ± 4	73 ± 6	51 ± 8
		$V, \%$	17	26	17	30
		lim	6–8	27–44	60–88	34–70
	3И	$M \pm m$	5.8 ± 1.0	35 ± 4	72 ± 6	46 ± 14
		$V, \%$	35	20	15	59
		lim	3–8	28–44	58–85	6–66
	4И	$M \pm m$	7.8 ± 1.0	41 ± 3	52 ± 10	29 ± 11
		$V, \%$	26	16	40	73
		lim	6–10	35–49	30–80	15–60
	5И	$M \pm m$	8.50 ± 0.87	36.5 ± 2.7	42 ± 4	22 ± 5
		$V, \%$	20	15	18	41
		lim	6–10	29–41	35–51	12–32
	2П	$M \pm m$	9.25 ± 0.63	32 ± 4	67 ± 4	28 ± 6
		$V, \%$	14	24	13	46
		lim	8–11	23–39	54–74	15–45
	3П	$M \pm m$	8.0 ± 1.0	15.5 ± 2.9	94 ± 3	67 ± 12
		$V, \%$	25.0	37.1	7	36
		lim	7–11	9–23	87–100	32–86
	4П	$M \pm m$	9.25 ± 0.75	28 ± 10	92.8 ± 2.1	75 ± 7
		$V, \%$	16.22	72	4.5	20
		lim	8–11	9–50	87–97	53–87

Примечание. “И” – семена интродуцентов, “П” – семена из природной популяции; M – среднее арифметическое значение, m – его ошибка, V – коэффициент вариации, lim – диапазон значений.

Note. “И” – seeds from the introduced plants, “П” – seeds from a natural population, M – arithmetic mean, m – its error, V – coefficient of variation, lim – the range values.

[22, 23] при изучении прорастания семян, полученных из Южно-Сибирского ботанического сада (г. Барнаул). Так, в 2018 г. всхожесть составила 6%, в 2019 – 31%, в 2020 – 47%. Таким образом, затрудненное прорастание может быть связано с происхождением семян, сроком сбора, положением зонтиков на генеративном побеге.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые получены результаты по семенной продуктивности интродуцентов сапожниковия растопыренная *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Ariaceae). Отработана методика определения семенной продуктивности, что позволяет проводить мониторинг соответствующих показателей в природных популяциях и может служить одним из критериев их состояния, а также показателем адаптации растений в интродукционных центрах. В условиях культуры все расте-

ния являлись монокарпиками. Диаметр синфлоресценции достигает 124 см, на ней формируется, в среднем, около 70 двойных зонтиков. Реальная семенная продуктивность у интродуцентов 2-го поколения составила около 6000 семян на особь, что выше, чем у растений природных местообитаний. Семена имеют неглубокий покой, период до начала прорастания семян при температуре + 23–25 °C не превышает 10 дней. Интенсивность энергии прорастания составила более 50%. У интродуцентов наибольшая лабораторная всхожесть – 72–73% выявлена у семян с двойных зонтиков, формирующихся на побегах 2–3-го порядка. У растений природной популяции максимальный показатель всхожести (более 90%) наблюдается у семян с двойных зонтиков, формирующихся на побегах 3–4-го порядка. В ходе проведенного исследования установлен период сбора семян для получения семенного сырья и для размножения. Проводить сбор у интродуцентов необходимо при со-

зревании семян зонтиков, формирующихся на побегах 2–3-го порядка, у растений из природных популяций – на побегах 3–4-го порядка. Наличие в литературе противоречивых данных по жизненной форме, биологии прорастания семян определяет актуальность межпопуляционных исследований *Saposhnikovia divaricata* и дальнейшего детального изучения его репродуктивных способностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Владимиру Николаевичу Годину, доктору биологических наук, профессору Московского педагогического государственного университета за консультацию по репродуктивной биологии. Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 23-24-00445.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Yang M., Wang C., Wang W., Xu J.P., Wang J., Zhang C.H., Li M. 2020. *Saposhnikovia divaricata* – An ethnopharmacological, phytochemical and pharmacological review. – Chin. J. Integr. Med. 26(11): 873–880. <https://doi.org/10.1007/s11655-020-3091-x>
2. Urbagarova B.M., Shults E.E., Taraskin V.V., Radnaeva L.D., Petrova T.N., Rybalova T.V., Frolova T.S., Pokrovskii A.G., Ganbaatar J. 2020. Chromones and coumarins from *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. Growing in Buryatia and Mongolia and their cytotoxicity. – J. Ethnopharmacol. 261: 112517. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112517>
3. Sun J.B., Gao Y.G., Zang P., Yang H., Zhang L.X. 2013. Mineral Elements in Root of Wild *Saposhnikovia divaricata* and Its Rhizosphere Soil. – Biol. Trace Elem. Res. 153: 363–370. <https://doi.org/10.1007/s12011-013-9684-x>
4. Cui Z. 2014. The use of traditional Chinese medicinal materials for Fangfeng and the application of its cultivation and planting technology. – Heilongjiang Med. J. 27(4): 817–821. http://caod.orioprobe.com/articles/42538933/zhong_yao_cai_fang_feng_de_yong_tu_he_qi_zai_pei_z.htm
5. Ahn Y.S., An T.J., Hur M., Yun H.J., Park C.B. 2012. Study for the improvement of seed germination rate on *Angelica dahurica*, *Saposhnikovia divaricata* and *Bupleurum falcatum*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2012.05a: 25–26. <https://koreascience.kr/article/CFKO201232164230219.pdf>
6. Kim Y.G., Han S.H., Lee S.H., Kang Y.G., Ahn Y.S., Park C.B. 2010. The Study on Vegetative Propagation of *Saposhnikovia divaricata*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2010.10a: 173–174. <https://koreascience.kr/article/CFKO201032164227481.pdf>
7. Heuberger H., Bauer R., Friedl F., Heubl G., Hummelsberger J., Nögel R., Seidenberger P., Torres-Londoño. 2010. Cultivation and Breeding of Chinese Medicinal Plants in Germany. – Planta Med. 76(17): 1956–1962. PMID: <https://doi.org/10.1055/s-0030-125052821077027>
8. Ishizuka Y., Hayashi K., Moriya A. 1998. Studies on the Cultivation of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischkin (II) Seasonal Variation of Root Growth, Methanol Extract and Constituent Contents. – J. Nat. Med. 52(2): 151–155.
9. Morino C., Morita Y., Minami K., Nishidono Y., Nakashima Y., Ozawa R., Takabayashi J., Ono N., Kanaya S., Tamura T., Tezuka Y., Tanaka K. 2018. Oviposition inhibitor in umbelliferous medicinal plants for the common yellow swallowtail (*Papilio machaon*). – J. Nat. Med. 72(1): 161–165. <https://doi.org/10.1007/s11418-017-1124-3>
10. Nishihara M., Nukui K., Osumi Y., Shiota H. 2018. Quality evaluation of *Saposhnikovia* Radix (differences between wild-type and cultivated products). – J. Pharm. Soc. Jpn. 138(4): 571–579. PMID: <https://doi.org/10.1248/yakushi.17-0020829386422>
11. Fuchino H., Murase S., Hishida A., Kawahara N. 2021. Simultaneous UHPLC/MS quantitative analysis and comparison of *Saposhnikovia* radix constituents in cultivated, wild and commercial products. – J. Nat. Med. 75(3): 499–519. <https://doi.org/10.1007/s11418-021-01486-1>
12. Nishidono Y., Niwa K., Kitajima A., Watanabe S., Tezuka Y., Arita M., Takabayashi J., Tanaka K. 2021. α -Linolenic acid in *Papilio machaon* larvae regurgitant induces a defensive response in Apiaceae. – Phytochemistry. 188: 112796. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.112796>
13. Xu Y.H., Huang Z.J., Liu S.L., Yang H., Wang C. 2016. A new *Saposhnikovia divaricata* cultivar “Guanfangfeng 1”. – Acta Hort. Sin. 43(6): 1221–1222. <https://www.ahs.ac.cn/EN/Y2016/V43/I6/1221>
14. Li L., Gui Y., Wang J., Zong X., Zhang H., Liu Ch. M. 2012. Identification of Chromones in the Seeds Extract of *Saposhnikovia divaricata* by Liquid Chromatography-Electrospray Ionization Mass Spectrometry. – Lat. Am. J. Pharm. 31(2): 336–339. http://www.latamjpharm.org/resumenes/31/2/LAJOP_31_2_2_7.pdf
15. Li L., Gui Y., Wang J., Zhang H., Zong X., Liu Ch. M. 2012. Preparative separation of hyperoside of seeds extract of *Saposhnikovia divaricata* by high performance counter-current chromatography. – J. Med. Plants Res. 6(5): 884–887. <https://doi.org/10.5897/JMPR11.1528>
16. Корсун О.В. 2018. Трансграничный спрос создает угрозу растениям даурских степей. – Степной Бюллетень. 51–52: 49–51. <http://savesteppe.org/ru/archives/13568>

17. Банищикова Е.А., Вахнина И.Л., Желибо Т.В. 2020. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в степях юго-восточного Забайкалья. — Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 19(1): 87–92.
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2020018>
18. Макаров В.П., Солодухина М.А., Малых О.Ф., Михеева Н.Ю., Банищикова Е.А., Ларин В.С., Бронников В.В., Желибо Т.В. 2022. Содержание химических элементов в корнях *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae) в Забайкальском крае. — Раст. ресурсы. 58(4): 402–416.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=49937840>
19. Шишмарев В.М., Шишмарева Т.М., Асеева Т.А. 2018. Развитие лекарственного растениеводства на Байкальской природной территории. Улан-Удэ. 152 с.
20. Половинкина С.В. 2022. Морфологические особенности и продуктивность *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в условиях Иркутского района. — В сб.: Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: материал. XI Междунар. научн.-практ. конф. труды конф. п. Молодежный. С. 67–74.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=49181280&selid=49181472>
21. Цицилин А.Н. 2022. Интродукция Сапожниковии растопыренной (*Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.) в ботаническом саду ВИЛАР. — В сб. Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия растений: материал. Всерос. науч. конф. Воронеж. С. 118–122.
<https://doi.org/10.17308/978-5-907283-86-2-2022-121-127>
22. Зубова К.А. 2020. Выращивание и использование лекарственных растений Южно-Сибирского ботанического сада. — В сб.: Молодые ученые в решении актуальных проблем науки: материал. X Междунар. научн.-практ. конф. Владикавказ. С. 69–71.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=45689421>
23. Зубова К.А. 2021. Природные ресурсы Южно-сибирского ботанического сада. — В сб.: Кадастр недвижимости и мониторинг природных ресурсов: научн. труды 6-ой Междун. научн.-техн. интернет-конференции. Тула. С. 142–144.
<http://kadastr.org/files/kadastr-2021.pdf>
24. Елисафенко Т.В., Королюк Е.А., Югина П.Н., Урбагарова Б.М., Тараскин В.В. 2021. Результаты первичной интродукции *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН. — Раст. мир Азиатской России. 14(4): 293–302.
<https://doi.org/10.15372/RMAR20210404>
25. Yi S., Lu H., Wang W., Wang G., Xu T., Li M., Gu F., Chen C., Han B., Liu D. 2022. The Chloroplast Genome of Wild *Saposhnikovia divaricata*: Genomic Features, Comparative Analysis, and Phylogenetic Relationships. — Genes. 13(5): 931.
<https://doi.org/10.3390/genes13050931>
26. Chen X. 2007. Study on tissue culture of windbreak and its establishment of root system. Mishan.
<https://cdmd.cnki.com.cn/Article/CDMD-10223-2007214515.htm>
27. Yugrina P., Urbagarova B., Elisafenko T. 2021. Morphological features of fruits and seeds of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae). — In: Northern Asia Plant Diversity: Current Trends in Research and Conservation: BIO Web of Conferences. 38: 00141
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800141>
28. Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.P. 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences. — Plant Divers. Evo. 128(1–2): 111–136.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0005>
29. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. 1984. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск. 264 с.
30. Пименов М.Г. 1996. Семейство Apiaceae, или Umbelliferae. — В кн.: Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск. С. 123–194.
31. Жуков В.М. 1960. Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ. 188 с.
32. Справочник по климату СССР. 1968. Вып. 22. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. М. 279 с.
33. Справочник по климату СССР. 1969. Вып. 20. Томская, Новосибирская, Кемеровская области и Алтайский край. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. М. 332 с.
34. Киселева А.П., Днепровский Ю.М. 1977. Характеристика метеорологических условий района интродукции (Новосибирск) в 1971–1975 гг. — В сб.: Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. Новосибирск. С. 192–201.
35. Пименов М.Г., Остроумова Т.А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. М. 477 с.
36. Годин В.Н., Архипова Т.В. 2019. Семенная продуктивность *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) в Московской области. — Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 3: 5–15.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-3-1>
37. Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59(6): 826–831.
<http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3906>
38. Тюрина Е.В. 1984. К методике определения семенной продуктивности видов сем. Apiaceae. — Раст. ресурсы. 20(4): 572–577.

39. Годин В.Н., Архинова Т.А. 2022. Семенная продуктивность *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) в Московской области. — Раст. мир Азиатской России. 15(1): 59–67.
<https://doi.org/10.15372/RMAR20220104>
40. Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.
41. Елисафенко Т.В. 2012. Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секции *Mirabilis* рода *Viola* (Violaceae). I. Семенная продуктивность и биология прорастания семян. — Раст. мир Азиатской России. 10(2): 66–72.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=48198887>
42. Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М. 342 с.
43. Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). — Бот. журн. 102(1): 35–47.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
44. Sheng S.H., Chen H.M. 1990. Plant regeneration from protoplasts of suspension cells of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. — Acta Bot. Sin. 32(4): 268–273.
<https://www.jipb.net/EN/abstract/abstract26752.shtml>
45. Опарина С.Н. 2011. Сравнительно-морфологический и экологический анализ генеративной гетеродиаспории у *Falcaria vulgaris* Bernh. (Umbelliferae). — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 20(3): 129–137.
46. Zhou Y., Zhao M., Zhao Y. 2009. Seed dormancy mechanism for *Saposhnikovia divaricata*. — J. Northeast Forestry University. 37(3): 16–17.
<https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-5382.2009.03.007>
47. Dou T., Wang Y., Zhang L., Zuo Q., Zhang X. 2010. Experimental study on promoting the germination of Fangfeng seeds in the alpine and semi-arid area of Bashang plateau. — Seed. 2: 66–68.
<https://doi.org/10.16590/j.cnki.1001-4705.2010.02.061>
48. Ступина Л.А., Чернецова Н.В. 2018. Всхожесть интродуцированных семян лекарственных растений в условиях умеренно засушливой степи Алтайского края. — В сб. Аграрная наука-сельскому хозяйству: материал. XIII междуна. исслед.-практ. конф. Барнаул. Т. 1. С. 424–425.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=32702587&pff=1>

Features of Seed Reproduction of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae)

T. V. Elisafenko^{a, *}, P. N. Yugrina^a, B. M. Zhigmitcyrenova^{a, b}, M. V. Kazakov^{a, b}, V. V. Taraskin^b

^aCentral Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Novosibirsk, Russian Federation

^bBaikal Institute of Nature Management Siberian branch of the Russian Academy of sciences,
Ulan-Ude, Republic of Buryatia, Russian Federation

*e-mail: tatvelisa@mail.ru

Abstract—*Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Apiaceae) is a useful medicinal plant, which contain a number of substances with a wide range of pharmacological activity; chromones, in particular, are found in the roots. For this reason, plants are heavily harvested from the wild, resulting in the population low density. *S. divaricata* is a taproot perennial monocarpic that reproduces by seeds only. The introduction of the species, the study of seed productivity and seed reproduction is a vital task for the development of industrial plant cultivation and the restoration of natural populations. The purpose of this work is to study seed production and biology of seed propagation. The generative shoot of *S. divaricata* is a synflorescence (a panicle of double umbels) with a floral unit being a double umbel. Plants from natural habitat and cultivated ones were studied. A comparative analysis of the seed production of double umbels, depending on their position on the rachis was carried out. The proportion of seed set (seed number/ovule number) and fruit set (fruit number/flower number) in a simple umbel, the potential and real seed productivity of a simple umbel, double umbel, and an individual plant were determined. Fruit of *S. divaricata* is a cremocarp consisting of two single-seeded mericarps. The seeds have a thin spermoderm, so they were stored and germinated with the pericarp. Seeds (mericarps) for germination were collected from natural populations and cultivated plants considering their position on the rachis, and stored for eight months under laboratory conditions (+23–25 °C). The results of the experiment included data on the duration of the period from the beginning of the experiment to the seed germination, the duration of the germination period (from the beginning of germination), laboratory germination of seeds (%), germination energy (%), rate of germination energy (%). All cultivated plants were monocarpic. The diameter of the synflorescence reaches 124 cm; on average, about 70 double umbels with fruits are formed on it. It was found that in introduced plants, seeds from the branches of the third order make up more than 50% of the real seed production, and from the second and fourth order branches — 21 and 26%, respectively. In natural populations, seeds from the fourth order branches account for 45% of the real seed production, of the third — 30%, of the 2nd — 15%. In the introduced plants, the real seed production of the second generation was about 6000 seeds per individual, which is higher than that of

plants in natural populations, where the seed set is 65%. The seeds exhibit non-deep dormancy, and the period before germination does not exceed 10 days. Seed germination is dynamic; more than 50% of the germinated seeds have sprouted within seven days. Laboratory germination was higher in the seeds from the natural population, than from the introduced plants. The highest laboratory germination in introduced plants was found in seeds from double umbels of the second or third order branches – 72–73%, and from the natural populations – in seeds from the shoots of the third or fourth order branches – more than 90%.

Keywords: *Saposhnikovia divaricata*, introduction, reproduction, seeds, seed production

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their deepest gratitude to Vladimir Nikolaevich Godin, Doctor of Biology and Professor of the Moscow Pedagogical State University for his expert advice on reproductive biology. This research was funded by the Russian Science Foundation grant number 23-24-00445.

REFERENCES

1. Yang M., Wang C., Wang W., Xu J.P., Wang J., Zhang C.H., Li M. 2020. *Saposhnikovia divaricata* – An ethnopharmacological, phytochemical and pharmacological review. – Chin. J. Integr. Med. 26(11): 873–880. <https://doi.org/10.1007/s11655-020-3091-x>
2. Urbagarova B.M., Shults E.E., Taraskin V.V., Radnaeva L.D., Petrova T.N., Rybalova T.V., Frolova T.S., Pokrovskii A.G., Ganbaatar J. 2020. Chromones and coumarins from *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. growing in Buryatia and Mongolia and their cytotoxicity. – J. Ethnopharmacol. 261: 112517. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112517>
3. Sun J.B., Gao Y.G., Zang P., Yang H., Zhang L.X. 2013. Mineral elements in root of wild *Saposhnikovia divaricata* and its rhizosphere soil. – Biol. Trace Elem. Res. 153: 363–370. <https://doi.org/10.1007/s12011-013-9684-x>
4. Cui Z. 2014. The use of traditional Chinese medicinal plant fang feng and the application of its cultivation and planting technology. – Heilongjiang Med. J. 27(4): 817–821. http://caod.oriprobe.com/articles/42538933/zhong_yao_cai_fang_feng_de_yong_tu_he_qi_zai_pei_z.htm
5. Ahn Y.S., An T.J., Hur M., Yun H.J., Park C.B. 2012. Study for the improvement of seed germination rate on *Angelica dahurica*, *Saposhnikovia divaricata* and *Bupleurum falcatum*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2012.05a: 25–26. <https://koreascience.kr/article/CFKO201232164230219.pdf>
6. Kim Y.G., Han S.H., Lee S.H., Kang Y.G., Ahn Y.S., Park C.B. 2010. The study on vegetative propagation of *Saposhnikovia divaricata*. – Korean Soc. Med. Crop Sci. 2010.10a: 173–174. <https://koreascience.kr/article/CFKO201032164227481.pdf>
7. Heuberger H., Bauer R., Friedl F., Heubl G., Hummelsberger J., Nögel R., Seidenberger P., Torres-Londoño. 2010. Cultivation and breeding of Chinese medicinal plants in Germany. – Planta Med. 76(17): 1956–1962. PMID: 21077027. <https://doi.org/10.1055/s-0030-1250528>
8. Ishizuka Y., Hayashi K., Moriya A. 1998. Studies on the cultivation of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischkin (II) seasonal variation of root growth, methanol extract and constituent contents. – J. Nat. Med. 52(2): 151–155.
9. Morino C., Morita Y., Minami K., Nishidono Y., Nakashima Y., Ozawa R., Takabayashi J., Ono N., Kanaya S., Tamura T., Tezuka Y., Tanaka K. 2018. Oviposition inhibitor in umbelliferous medicinal plants for the common yellow swallowtail (*Papilio machaon*). – J. Nat. Med. 72(1): 161–165. <https://doi.org/10.1007/s11418-017-1124-3>
10. Nishihara M., Nukui K., Osumi Y., Shiota H. 2018. Quality evaluation of *Saposhnikovia* Radix (differences between wild-type and cultivated products). – J. Pharm. Soc. Jpn. 138(4): 571–579. PMID: 29386422. <https://doi.org/10.1248/yakushi.17-00208>
11. Fuchino H., Murase S., Hishida A., Kawahara N. 2021. Simultaneous UHPLC/MS quantitative analysis and comparison of *Saposhnikovia* radix constituents in cultivated, wild and commercial products. – J. Nat. Med. 75(3): 499–519. <https://doi.org/10.1007/s11418-021-01486-1>
12. Nishidono Y., Niwa K., Kitajima A., Watanabe S., Tezuka Y., Arita M., Takabayashi J., Tanaka K. 2021. α -Linolenic acid in *Papilio machaon* larvae regurgitant induces a defensive response in Apiaceae. – Phytochemistry. 188: 112796. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.112796>
13. Xu Y.H., Huang Z.J., Liu S.L., Yang H., Wang C. 2016. A new *Saposhnikovia divaricata* cultivar “Guanfangfeng 1”. – Acta Hort. Sin. 43(6): 1221–1222. <https://www.ahs.ac.cn/EN/Y2016/V43/I6/1221>
14. Li L., Gui Y., Wang J., Zong X., Zhang H., Liu Ch.M. 2012. Identification of chromones in the seeds extract of *Saposhnikovia divaricata* by liquid chromatography-electrospray ionization mass spectrometry. – Lat. Am. J. Pharm. 31(2): 336–339. http://www.latamjpharm.org/resumenes/31/2/LAJOP_31_2_2_7.pdf

15. Li L., Gui Y., Wang J., Zhang H., Zong X., Liu Ch. M. 2012. Preparative separation of hyperoside of seeds extract of *Saposhnikovia divaricata* by high performance counter-current chromatography. — J. Med. Plants Res. 6(5): 884–887. <https://doi.org/10.5897/JMPR11.1528>
16. Korsun O.V. 2018. [Transboundary demand poses a threat to the plants of the Daurian steppes]. — Steppe Bulletin. 51–52: 49–51. (In Russian). <http://savesteppe.org/ru/archives/13568>
17. Banshchikova E.A., Vakhnina I.L., Zhelibo T.V. 2020. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischkin in the steppes of South-Eastern Transbaikalia. — Problems of Botany of South Siberia and Mongolia. 19(1): 87–92. (In Russian) <https://doi.org/10.14258/pbssm.2020018>
18. Makarov V.P., Solodukhina M. A., Malykh O.F., Mikheeva N.Yu., Banshchikova E.A., Larin V.S., Bronnikov V.V., Zhelibo T.V. 2022. Elemental content of roots of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae) in the Trans-Baikal Territory. — Rastitelnye resursy. 58(4): 402–416. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=49937840>
19. Shishmarev V.M., Shishmareva T.M., Aseeva T.A. 2018. [Evolution of medicinal plant growing in Baikal natural area]. Ulan-Ude. 152 p. (In Russian)
20. Polovinkina S.V. 2022. Morphological features and productivity of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. in the conditions of the Irkutsk Region. — In: [Climate, ecology, agriculture of Eurasia: Proc. of the XI Intern. Sci. and Pract. Conf.]. Molodezhny. P. 67–74. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=49181280&selid=49181472>
21. Tsitsilin A.N. 2022. The introduction of the *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. in the VILAR Botanical garden. — In: [Contemporary problems of introduction and conservation of plant biodiversity: Proc. of All-Russian. Sci. Conf.]. Voronezh. P. 118–122. (In Russian) <https://doi.org/10.17308/978-5-907283-86-2-2022-121-127>
22. Zubova K.A. 2020. Cultivation and use of medicinal plants of the South Siberian Botanical Garden. — In: [Young scientists in solving contemporary problems of science: Proc. of the X Int. Sci. and Pract. Conf.]. Vladikavkaz. P. 69–71. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=45689421>
23. Zubova K.A. 2021. [Natural resources of the South Siberian Botanical Garden]. — In: [The real estate cadastre and monitoring of natural resources: Proc. of the 6th Int. Scientific-and Tech. Internet Conf.]. Tula. P. 142–144. (In Russian) <http://kadastr.org/files/kadastr-2021.pdf>
24. Elisafenko T.V., Korolyuk E.A., Yugrina P.N., Urbagarova B.M., Taraskin V.V. 2021. Results of the primary introduction of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. in the Central siberian botanical garden SB RAS. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 14(4): 293–302. (In Russian) <https://doi.org/10.15372/RMAR20210404>
25. Yi S., Lu H., Wang W., Wang G., Xu T., Li M., Gu F., Chen C., Han B., Liu D. 2022. The chloroplast genome of wild *Saposhnikovia divaricata*: Genomic features, comparative analysis, and phylogenetic relationships. — Genes. 13(5): 931. <https://doi.org/10.3390/genes13050931>
26. Chen X. 2007. Study on tissue culture of windbreak and its establishment of root system. Mishan. <https://cdmd.cnki.com.cn/Article/CDMD-10223-2007214515.htm>
27. Yugrina P., Urbagarova B., Elisafenko T. 2021. Morphological features of fruits and seeds of *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae). — In: Northern Asia Plant Diversity: Current Trends in Research and Conservation: BIO Web of Conferences. 38: 00141. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800141>
28. Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.P. 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences. — Plant Divers. Evo. 128(1–2): 111–136. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0005>
29. Malyshev L.I., Peshkova G.A. 1984. [Features and origin of the flora of Siberia (Cisbaikalia and Transbaikalia)]. Novosibirsk. 264 p. (In Russian)
30. Pimenov M.G. 1996. [Family Apiaceae, or Umbelliferae]. — In: [Flora of Siberia.] Vol. 10. Novosibirsk. P. 123–194. (In Russian)
31. Zhukov V.M. 1960. [Climate of the Buryat ASSR]. Ulan-Ude. 188 p. (In Russian)
32. [Handbook of the climate of the USSR. 1968. Iss. 22. Irkutsk Region and the western part of the Buryat ASSR. Part 4. Air humidity, atmospheric precipitation, snow cover]. Moscow. 279 p. (In Russian)
33. [Handbook of the climate of the USSR. 1969. Iss. 20. Tomsk, Novosibirsk, Kemerovo Regions and Altai Krai. Part 4. Air humidity, atmospheric precipitation and snow cover]. Moscow. 332 p. (In Russian)
34. Kiseleva A.P., Dneprovsky Yu.M. 1977. [Characteristics of meteorological conditions of the introduction area (Novosibirsk) in 1971–1975]. — In: [Ornamental plants and their introduction to Western Siberia.] Novosibirsk. P. 192–201. (In Russian)]
35. Pimenov M.G., Ostroumova T.A. 2012. Umbelliferae of Russia. Moscow. 477 p. (In Russian)

36. Godin V.N., Arkhipova T.V. 2019. Seed production of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. — University proceedings. Volga region. Natural sciences. 3: 5–15.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-3-1> (In Russian)
37. Vaynagiy I.V. 1974. On the method of studying seed productivity of plants. — Botanicheskii Zhurnal. 59(6): 826–831. (In Russian)
<http://en.arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3906>
38. Tyurina E.V. 1984. To the method of determining the seed productivity of species of the family Apiaceae. — Rastitelnye resursy. 20(4): 572–577. (In Russian)
39. Godin V.N., Arkhipova T.A. 2022. Seed set of *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) in Moscow region. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 15(1): 59–67.
<https://doi.org/10.15372/RMAR20220104> (In Russian)
40. Levina R.E. 1987 [Morphology and ecology of fruits]. Leningrad. 160 p.
41. Elisafenko T.V. 2012. Investigations of features of the latent period of plant by the example of section *Mirabilis* of the genus *Viola* (Violaceae). I. The seed production and the biology of seed germination. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 10(2): 66–72. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=48198887>
42. Lakin G.F. 1973. [Biometriya]. Moscow. 342 p. (In Russian)
43. Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). — Botanicheskii Zhurnal. 102(1): 35–47. (In Russian)
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
44. Sheng S.H., Chen H.M. 1990. Plant regeneration from protoplasts of suspension cells of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. — Acta Bot. Sin. 32(4): 268–273.
<https://www.jipb.net/EN/abstract/abstract26752.shtml>
45. Oparina S.N. 2011. Comparative morphological and ecological analysis of the generative hederodiasporia have *Falcaria vulgaris* Bernh. (Umbelliferae). — [Samara Luka: problemy regionalnoy i globalnoy ekologii]. 20(3): 129–137. (In Russian)
46. Zhou Y., Zhao M., Zhao Y. 2009. Seed dormancy mechanism of *Saposhnikovia divaricate*. — J. Northeast Forestry University. 37(3): 16–17.
<https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-5382.2009.03.007>
47. Dou T., Wang Y., Zhang L., Zuo Q., Zhang X. 2010. Experimental study on promoting the germination of Fangfeng seeds in the alpine and semi-arid area of Bashang plateau. — Seed. 2: 66–68.
<https://doi.org/10.16590/j.cnki.1001-4705.2010.02.061>
48. Stupina L.A., Chernetsova N.V. 2018. Germination of introduced seeds of medicinal plants in the moderately arid steppe of Altai Krai. — In: [Agrarian Science for Agriculture: Proc. of the XIII Int. Res. and Pract. Conf.], V. 1. Barnaul. P. 424–425. (In Russian)
<https://elibrary.ru/item.asp?id=32702587&pff=1>

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ПОЛИФЕНОЛОВ В ЛИСТЬЯХ *SPIRAEA AQUILEGIFOLIA* (ROSACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ БУРЯТИЯ

© 2023 г. В. А. Костикова¹, *, О. В. Иметхенова², Н. В. Петрова³

¹Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск, Россия

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

³Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: serebryakovava@mail.ru

Поступила в редакцию 19.08.2023 г.

После доработки 25.09.2023 г.

Принята к публикации 02.10.2023 г.

С помощью метода высокоэффективной жидкостной хроматографии изучены состав и содержание полифенолов в листьях *Spiraea aquilegifolia* Pall., собранных из девяти природных ценопопуляций Республики Бурятия (Западное Забайкалье). В водно-этанольных извлечениях из листьев *S. aquilegifolia* содержится не менее 24 соединений. Из них идентифицированы три фенолкарбоновые кислоты (хлорогеновая, *n*-оксibenзойная, *n*-кумаровая) и шесть флавонолов (гиперозид, изокверцитрин, авикулярин, астрагалин, кверцетин и кемпферол). Основными флавонолами в водно-этанольных экстрактах являются гиперозид (2.9–8.2 мг/г), авикулярин (3.0–5.8 мг/г) и изокверцитрин (0.8–2.5 мг/г). Выявлено, что растения из ценопопуляций, расположенных на северной границе распространения в Западном Забайкалье, отличаются более высоким содержанием фенолкарбоновых кислот (окр. с. Кома) и флавонолов (окр. с. Ключи). В листьях *S. aquilegifolia* из ценопопуляций, расположенных на восточной границе (окр. с. Кусоты и с. Заган), отмечено минимальное содержание идентифицированных фенольных соединений. Содержание идентифицированных свободных фенольных кислот и флавонолов в листьях *S. aquilegifolia* характеризовалось средними и высокими показателями, в сравнении с другими изученными представителями рода *Spiraea*, что подтверждает перспективность дальнейшего изучения состава их фенольных соединений.

Ключевые слова: *Spiraea aquilegifolia*, фенольные соединения, ВЭЖХ, Республика Бурятия, Западное Забайкалье

DOI: 10.31857/S0033994623040064, **EDN:** HQCNJX

Род спирея или таволга (*Spiraea* L.) относится к семейству Rosaceae Juss. и включает более 100 видов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария. Центром видовой разнообразия этого рода является Китай (до 70 видов). На территории России встречается до 25 видов, распространенных в Сибири и на Дальнем Востоке. Кроме того, представители рода *Spiraea* встречаются в Средней Азии (до 25 видов), на юге Центральной Европы (до 8 видов), в США и Канаде (до 11 видов) [1–3]. Виды рода *Spiraea* обычно произрастают на открытых пространствах: каменистых склонах гор, осыпях, в трещинах скал, по берегам рек [4]. Это неприхотливые кустарники, с большим разнообразием по форме и размерам куста, окраске и форме соцветий и листьев. Некоторые представители рода *Spiraea* широко применяются в озеленении; их используют как почвоукрепляющие растения; многие виды являются медоносами [5].

В настоящее время, представители рода *Spiraea* являются объектом фитохимических исследований. Так, из стеблей, листьев и соцветий видов этого рода выделен и идентифицирован как ряд уже известных соединений, так и специфические вторичные метаболиты [6]. Фармакологические исследования подтвердили целесообразность использования видов рода *Spiraea* в медицине и выявили их новые полезные свойства [7–9]. Экстракты и индивидуальные вещества, выделенные из надземных частей разных видов этого рода, в эксперименте проявляют сильную антиоксидантную, противовоспалительную, нейропротективную, противоопухолевую и противовирусную активности. Высокий антиоксидантный потенциал экстрактов представителей рода *Spiraea* чаще всего связывают с высоким содержанием в них полифенолов [10–13]. В связи с этим, важно располагать данными о составе и концентрации фенольных соединений у разных видов спирей.

Таволга водосборолистная (*Spiraea aquilegifolia* Pall.) — ксерофитный кустарник до 1 м высотой с коричневыми или сероватыми, тонкими, коротко опушенными, позднее — голыми, побегами. Листья до 17 мм дл., с обеих сторон коротко опушенные или почти голые, с нижней стороны сизоватые; в верхней части побегов листья ширококлиновидные, цельнокрайные, на верхушке с 3—5 лопастями, в нижней части побегов — обратноланцетные. Цветки на голых цветоножках, 2—5 мм дл., собраны по 3—6(7) в щитковидные соцветия. Венчик 6—8 мм в диам. Листовки голые или слабо опушенные, чашелистики при плодах прямостоячие. Вид относится к горно-степной группе и имеет восточно-сибирско-монгольский ареал [14]. На территории Сибири *S. aquilegifolia* встречается только в степных районах Забайкалья (бассейны рек Селенги, Ингоды, Онона, Шилки и Аргуни) [15]; играет важную ценозообразующую роль на щебнистых и каменистых склонах южной экспозиции, выступая эдификатором и содоминантом кустарниковых сообществ.

Компонентой состав и биологическая активность *S. aquilegifolia* мало изучены, данные носят фрагментарный характер. Из литературных источников известно, что *S. aquilegifolia* проявляет антибактериальные свойства [16], настой листьев этого вида в монгольской медицине применяется для промывания открытых ран [17]. Благодаря высокому содержанию протеина и клетчатки растение используется в пищевой промышленности [18]. Впервые состав фенольных соединений листьев *S. aquilegifolia* и *S. hypericifolia* L. был изучен в 2015 г. [19]. В экстракте листьев *S. aquilegifolia* было выявлено более 31 компонента, из которых идентифицированы 4 флавоноида — гиперозид (3.8 мг/г), изокверцитрин (1.5 мг/г), авикулярин (2.3 мг/г) и рутин (0.2 мг/г), а также 3 фенолкарбоновые кислоты — хлорогеновая (1.7 мг/г), оксикоричная (0.8 мг/г) и *n*-кумаровая (1.1 мг/г). Доминирующими компонентами указываются хлорогеновая, *n*-кумаровая кислоты, гиперозид, изокверцитрин и авикулярин.

Цель работы — сравнительное исследование состава и содержания флавоноидов и фенолкарбоновых кислот, содержащихся в листьях *S. aquilegifolia* из природных ценопопуляций Республики Бурятия методом высокоэффективной жидкостной хроматографии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Листья *S. aquilegifolia* собирали в июне—августе 2014, 2018 гг. в фазе плодоношения в 9 природных ценопопуляциях (ЦП) Западного Забайкалья (табл. 1). Ценопопуляции 1, 2, 3 и 4 находятся на северной границе распространения вида в Западном Забайкалье; ценопопуляции 5, 6 и 7 — на восточной границе; ценопопуляции 8 и 9 — на юж-

ной (рис. 1). В каждой ценопопуляции с 5—10 типичных растений *S. aquilegifolia* собирали по одной ветви из средней или верхней части куста. Листья отделяли и сушили на воздухе в тени.

Для хроматографического исследования фенольных соединений использовали 40%-ные водно-этанольные извлечения, полученные экстракцией на водяной бане. Точную навеску (0.500 г) измельченного воздушно-сухого материала экстрагировали дважды: сначала 30 мл в течение 30 мин, затем 20 мл — в течение 20 мин. После фильтрации остаток в колбе и на фильтре промывали 5 мл 40%-ного этилового спирта. После этого объединенный экстракт концентрировали в фарфоровых чашечках до 10—15 мл (точный объем). Анализ проводили в двух повторностях [20, 21].

1 мл водно-этанольного экстракта разбавляли бидистиллированной водой до 5 мл и пропускали через патрон Диапак С16 (ЗАО “БиоХимМак”). Вещества смывали с патрона небольшим количеством (3 мл) 40%-ного водно-этанольного раствора, а затем 2 мл 96%-ного этанола. Объединенный элюат пропускали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.45 мкм.

Анализ фенольных соединений, содержащихся в элюате, проводили на аналитической ВЭЖХ-системе, состоящей из жидкостного хроматографа “Agilent 1200” (США) с диодно-матричным детектором, автосамплером и системой для сбора и обработки хроматографических данных ChemStation. Колонка Zorbax SB-C18, 4.6 × 150 мм, 5 мкм. Хроматографический анализ проводили в режиме градиентного элюирования: в подвижной фазе содержание метанола в водном растворе ортофосфорной кислоты (0.1%) изменялось от 31 до 33% в течение 27 мин, далее от 33 до 46% за 11 мин, затем от 46 до 56% за следующие 12 мин и от 56 до 100% за 4 мин. Скорость потока элюента 1 мл/мин. Температура колонки 26 °С. Объем вводимой пробы 10 мкл. Детектирование осуществляли при длинах волн λ = 254, 270, 290, 340, 360 и 370 нм [22].

Количественное определение индивидуальных компонентов в образцах растений проводили по методу внешнего стандарта при λ = 360 нм. Для приготовления стандартных образцов применяли препараты фирмы “Fluka” и “Sigma”. Стандартные растворы готовили в концентрации 10 мкг/мл. Расчет содержания фенолкарбоновых кислот проведен по хлорогеновой кислоте, флавоноидов — по рутину.

Относительное стандартное отклонение повторяемости при определении фенольных компонентов составило σ_r , отн = 0.011, относительное стандартное отклонение по времени удерживания у метода ВЭЖХ — 0.0018.

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

№ ЦП СР	Место сбора, дата сбора Location of the collection point, collection date
1	Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. с. Кома. Степное кустарниковое (<i>Spiraea aquilegifolia</i>) сообщество. Republic of Buryatia, Pribaikalsky district, vicinity of the village Coma. Steppe. 12.06.2018 г.
2	Республика Бурятия, окр. г. Улан-Удэ. Степное сообщество на крутом каменистом склоне. Republic of Buryatia, outskirts of Ulan-Ude. Steppe community on a steep rocky slope. 27.07.2014 г.
3	Республика Бурятия, Иволгинский р-н, окр. с. Ключи. Сосновое остепененное сообщество на пологом склоне. Republic of Buryatia, Ivolginsky district, vicinity of the village Klyuchi. Pine steppe community on a smooth hillside. 27.07.2014 г.
4	Республика Бурятия, Иволгинский р-н, окр. с. Хурумша. Дигрессионное степное кустарниковое (<i>Artemisia frigida</i> , <i>Spiraea aquilegifolia</i>) сообщество в средней части склона восточной экспозиции. Republic of Buryatia, Ivolginsky district, vicinity of the village Khurumsha. Steppe community (<i>Artemisia frigida</i> , <i>Spiraea aquilegifolia</i>) on the middle part of a slope with eastern exposure. 14.07.2018 г.
5	Республика Бурятия, Мухоршибирский р-н, окр. с. Кусоты. Степное кустарниковое (<i>Spiraea aquilegifolia</i>) сообщество в средней части склона западной экспозиции. Republic of Buryatia, Mukhorshibirsky district, vicinity of the village Kusoti. Steppe shrub (<i>Spiraea aquilegifolia</i>) community on the middle part of a slope of western exposure. 24.07.2018 г.
6	Республика Бурятия, Мухоршибирский р-н, окр. с. Заган. Степное кустарниковое (<i>Carex pediformis</i> , <i>Spiraea aquilegifolia</i>) сообщество. Republic of Buryatia, Mukhorshibirsky district, vicinity of the village Zagan. Steppe shrub community (<i>Carex pediformis</i> , <i>Spiraea aquilegifolia</i>). 03.08.2018 г.
7	Республика Бурятия, Бичуринский р-н, окр. с. Шибертуй. Степное кустарниковое (<i>Spiraea aquilegifolia</i>) сообщество Republic of Buryatia, Bichurinsky district, vicinity of the village Shibertui. Steppe shrub community (<i>Spiraea aquilegifolia</i>). 03.08.2018 г.
8	Республика Бурятия, Кяхтинский р-н, окр. д. Усть-Кяхта, гора Битухай. Степное сообщество на каменистом склоне. Republic of Buryatia, Kyakhtinsky district, vicinity of the village Ust-Kyakhta, Mount Bitukhay. Steppe community on a rocky slope. 28.07.2014 г.
9	Республика Бурятия, Кяхтинский р-н, окр. д. Усть-Кяхта, гора Черная. Злаково-разнотравное остепененное луговое сообщество на щебнисто-каменистом склоне. Republic of Buryatia, Kyakhtinsky district, vicinity of the village Ust-Kyakhta, Mount Chernaya. Steppe rocky slope. Mixed-grass meadow steppe community on a rubble-stony slope. 29.07.2014 г.

Примечание: ЦП — номер ценопопуляции.
 Note: СР — coenopopulation number.

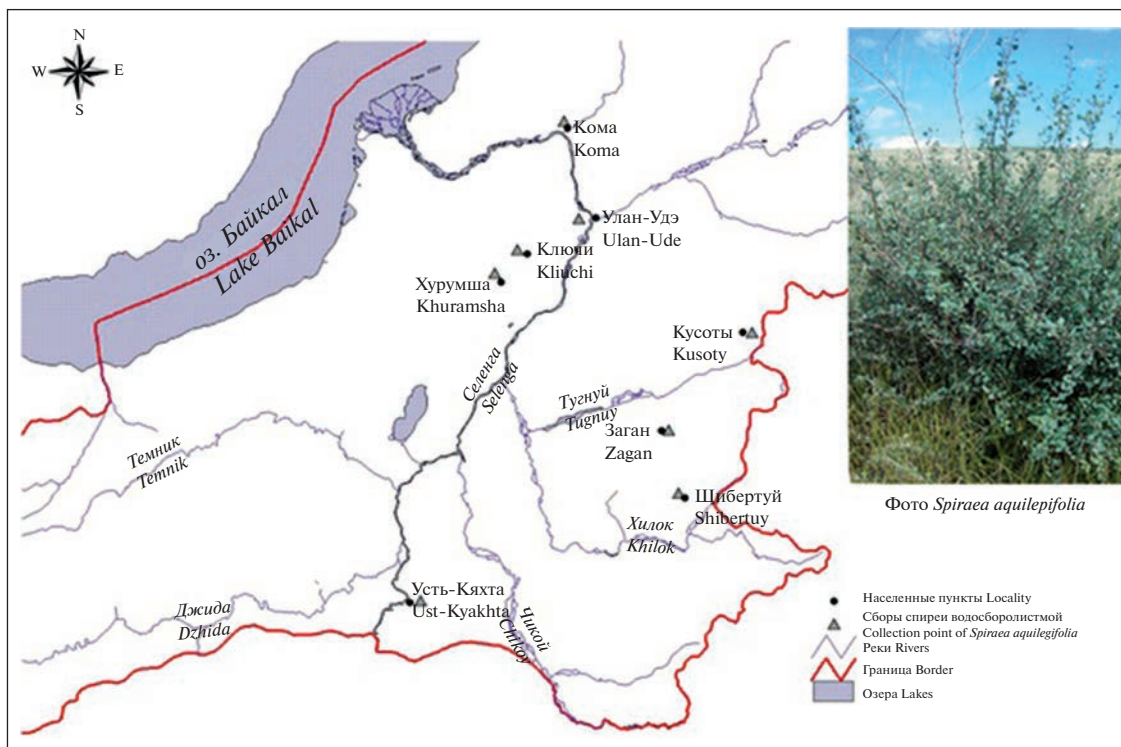


Рис. 1. Места сбора исследованных образцов.
Fig. 1. Location of the sampling sites.

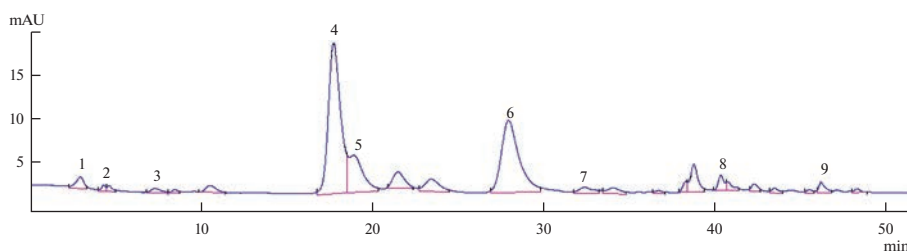


Рис. 2. Хроматограмма водно-этанольного извлечения из листьев *Spiraea aquilegifolia* (ЦП 3) при 360 нм.
По горизонтали: время удерживания, мин; по вертикали — сигнал детектора, единица оптической плотности. Номера пиков на хроматограмме соответствуют номерам пиков в табл. 2.
Fig. 2. Chromatogram of aqueous ethanol extract of the leaves of *Spiraea aquilegifolia* (Cenopopulation 3) at 360 nm.
X-axis: retention time, min; y-axis — the detector signal, the unit of optical density. The peak numbers in the chromatogram correspond to the peak numbers in Table 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЯ

На основании УФ-спектров и сопоставления времени удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временем удерживания пиков стандартных образцов в составе фенольных соединений в листьях *S. aquilegifolia* идентифицировано не менее 24 соединений, из которых основными являются хлорогеновая, *n*-оксибензойная, *n*-кумаровая кислоты и флавонолы — гиперозид, изокверцитрин, авикулярин, астрагалин, кверцетин и кемпферол (табл. 2; рис. 2). Гликозид кемпферола астрагалин и агликоны флавонолов кверцетин и кемпферол, а также *n*-оксибензойная кислота в экстрактах *S. aquilegifolia* обнаружены впервые. Рутин, идентифицированный

ранее в листьях *S. aquilegifolia* Е.А. Карповой и О.В. Иметхеновой [19], в изученных нами образцах не выявлен.

Проведенные межпопуляционные исследования состава и содержания фенольных соединений в листьях *S. aquilegifolia* показали, что содержание изучаемых групп фенольных соединений варьирует в широких пределах (табл. 2). Концентрации фенолокислот у *S. aquilegifolia* в среднем из девяти популяций составили 0.2 ± 0.1 мг/г (*n*-оксибензойная кислота), 0.2 ± 0.1 мг/г (*n*-кумаровая кислота), и 0.5 ± 0.3 мг/г (хлорогеновая кислота). Содержание флавонолов оказалось несколько выше по сравнению с кислотами: 5.4 ± 1.7 мг/г (гиперозид), 4.2 ± 1.1 мг/г (авикулярин).

Таблица 2. Состав и содержание фенольных соединений в листьях *Spiraea aquilegifolia* (мг/г воздушно-сухого сырья) из природных популяций Западного Забайкалья**Table 2.** Composition and content of phenolic compounds in *Spiraea aquilegifolia* leaves (mg/g, air-dried raw materials) from natural populations of Western Transbaikalia

№ пика Peak №	Соединение Compound	Время удерживания (<i>t</i> _R), мин Retention time (<i>t</i> _R), min	Образец Sample								
			ЦП 1 CP 1	ЦП 2 CP 2	ЦП 3 CP 3	ЦП 4 CP 4	ЦП 5 CP 5	ЦП 6 CP 6	ЦП 7 CP 7	ЦП 8 CP 8	ЦП 9 CP 9
1	Хлорогеновая кислота Chlorogenic acid	3.2	0.9 ± 0.0	0.4 ± 0.0	0.5 ± 0.0	0.4 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.8 ± 0.0
2	<i>p</i> -оксибензойная кислота <i>p</i> -hydroxybenzoic acid	4.3	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.3 ± 0.00	0.2 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.0
3	<i>p</i> -кумаровая кислота <i>p</i> -coumaric acid	7.9	0.2 ± 0.0	н.о. n.d.	0.2 ± 0.0	0.23 ± 0.01	н.о. n.d.	н.о. n.d.	0.2 ± 0.0	0.10 ± 0	0.12 ± 0
4	Гиперозид Hyperoside	18.0	6.8 ± 0.2	4.8 ± 0.2	8.2 ± 0.3	5.7 ± 0.2	2.9 ± 0.1	3.5 ± 0.1	6.6 ± 0.2	4.5 ± 0.2	5.3 ± 0.2
5	Изокверцитрин Isoquercitrin	19.3	2.3 ± 0.1	0.9 ± 0.0	2.5 ± 0.1	2.3 ± 0.1	0.8 ± 0.0	1.3 ± 0.0	1.1 ± 0.0	1.5 ± 0.1	1.8 ± 0.1
6	Авикулярин Avicularin	28.4	5.1 ± 0.2	2.9 ± 0.1	5.8 ± 0.2	4.7 ± 0.2	3.2 ± 0.1	3.1 ± 0.1	5.2 ± 0.2	4.5 ± 0.2	3.2 ± 0.1
7	Астрагалин Astragalin	32.5	н.о. n.d.	0.6 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.4 ± 0.0
8	Кверцетин Quercetin	40.6	1.4 ± 0.0	1.0 ± 0.0	0.4 ± 0.0	0.8 ± 0.0	0.4 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.9 ± 0.0	0.6 ± 0.0
9	Кемпферол Kaempferol	46.4	0.2 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.4 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.2 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0
Суммарное содержание идентифицированных фенолкарбоновых кислот Content of total identified phenolic acids			1.3 ± 0.0	0.6 ± 0.0	1.0 ± 0.0	0.9 ± 0.0	0.3 ± 0.00	0.3 ± 0.0	0.9 ± 0.0	0.5 ± 0.0	1.1 ± 0.0
Суммарное содержание идентифицированных флавонолов Content of total identified flavonols			15.8 ± 0.6	10.4 ± 0.4	18.0 ± 0.7	14.4 ± 0.5	7.9 ± 0.3	8.3 ± 0.3	14.0 ± 0.5	11.8 ± 0.4	11.3 ± 0.4

Примечание: н.о. – соединение не обнаружено.
Note: n.d. – substance is not detected.

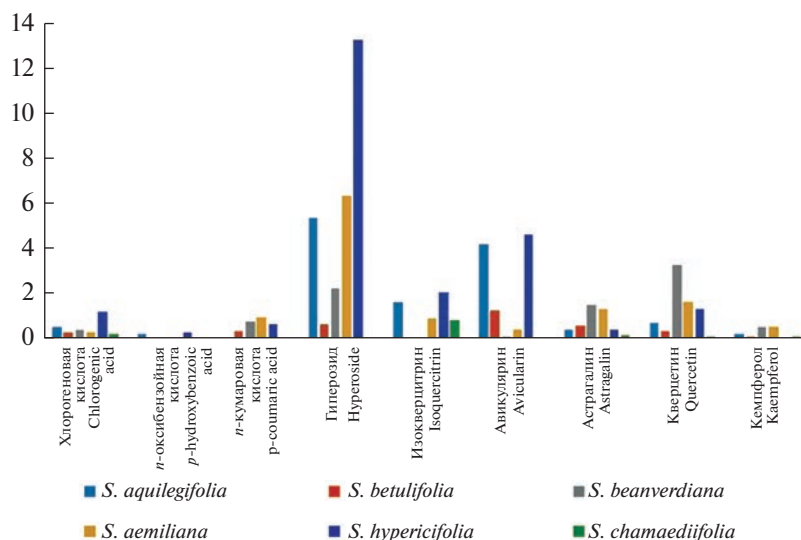


Рис. 3. Содержание идентифицированных веществ в водно-этанольных экстрактах из листьев растений рода *Spiraea*. По горизонтали: фенольные соединения; по вертикали — содержание веществ, мг/г. Значения биохимических показателей по *S. betulifolia*, *S. beauverdiana*, *S. aemiliana* [23], *S. hypericifolia* [24] и *S. chamaedryfolia* [25] взяты из литературных источников.

Fig. 3. Content of identified substances in aqueous ethanol extract from the leaves of *Spiraea* species.

X-axis: phenolic compounds; y-axis — substance content, mg/g. The values of biochemical parameters for *S. betulifolia*, *S. beauverdiana* and *S. aemiliana* [23], *S. hypericifolia* [24] and *S. chamaedryfolia* [25] were taken from literature data.

рин), 1.6 ± 0.7 мг/г (изокверцитрин), 0.7 ± 0.4 мг/г (кверцетин), 0.4 ± 0.1 мг/г (астрагалин) и 0.2 ± 0.1 мг/г (кемпферол).

Сравнение полученных нами данных с результатами, ранее опубликованными для других видов растений рода *Spiraea* (*S. betulifolia* Pall., *S. beauverdiana* Schneid. и *S. aemiliana* Schneid. [23], *S. hypericifolia* [24] и *S. chamaedryfolia* [25]), показаны на диаграмме (рис. 3). Качественный состав представленных фенольных соединений у *S. betulifolia*, *S. beauverdiana*, *S. aemiliana*, *S. aquilegifolia* и *S. hypericifolia* существенно не различается. Отметим, что *n*-оксибензойная кислота идентифицирована только в листьях *S. aquilegifolia* и *S. hypericifolia*. Фенольный профиль *S. chamaedryfolia* несколько отличается от профилей других видов. В экстрактах листьев *S. chamaedryfolia* не обнаружены *n*-оксибензойная, *n*-кумаровая кислоты, гиперозид и авикулярин. Следует отметить, что *S. hypericifolia* отличается от других исследованных видов высоким содержанием гиперозида и авикулярина (рис. 3).

Данные, полученные другими исследователями для водно-этанольных экстрактов листьев представителей рода *Spiraea* методом ВЭЖХ, показали примерно такое же или более низкое содержание обнаруженных соединений, чем у исследуемого вида. Так, у *S. media* содержание гиперозида составляет от 1.2 до 6.6 мг/г. У *S. chamaedryfolia* содержание гиперозида составляет от 1.3 до 3.3 мг/г, а изокверцитрина — от 0 до 3.4 мг/г [26]. Подтверждается также высокое содержание фенольных

соединений в экстрактах *S. hypericifolia*: от 8.7 до 13.7 мг/г гиперозида, от 5.5 до 7.9 мг/г изокверцитрина и от 3 до 4.5 мг/г авикулярина [26].

Концентрация идентифицированных свободных фенольных кислот и флавонолов у *S. aquilegifolia* характеризовалась средними и высокими показателями, что подтверждает перспективность дальнейшего изучения состава фенольных соединений этого вида.

Анализ экстрактов *S. aquilegifolia* каждой из 9 исследованных ценопопуляций Западного Забайкалья (табл. 1) по отдельности показал, что в листьях всех образцов содержатся хлорогеновая и *n*-оксибензойная кислоты, а также все идентифицированные флавонолы, кроме астрагалина. В водно-этанольных экстрактах листьев образцов, собранных в окр. г. Улан-Удэ (ЦП 2), с. Кусоты (ЦП 5) и с. Заган (ЦП 6), не выявлена *n*-кумаровая кислота, а в листьях образцов, собранных в окрестностях с. Кома (ЦП 1), не обнаружен астрагалин. Основными веществами в водно-этанольных экстрактах из листьев являются флавонолы: гиперозид (2.9–8.2 мг/г), авикулярин (3.0–5.8 мг/г) и изокверцитрин (0.8–2.5 мг/г).

Максимальное суммарное содержание идентифицированных фенолкарбоновых кислот (1.3 мг/г) выявлено в листьях *S. aquilegifolia* из самой северной ценопопуляции в окр. с. Кома (ЦП 1), минимальное (0.3 мг/г) — в восточных ценопопуляциях: в окр. с. Кусоты (ЦП 5) и с. Заган (ЦП 6). Концентрация хлорогеновой кислоты оказалась выше

(0.9 мг/г) в растениях, собранных в окр. с. Кома (ЦП 1), а *n*-оксибензойной и *n*-кумаровой кислот (0.3 и 0.2 мг/г соответственно) – в растениях из окр. с. Ключи (ЦП 3).

Максимальное суммарное содержание идентифицированных флавонолов (18.0, 15.8 и 14.4 мг/г соответственно) обнаружено в растениях из северных ценопопуляций в окр. с. Ключи (ЦП 3), с. Кома (ЦП 1) и с. Хурумша (ЦП 4); минимальное (7.9 и 8.3 мг/г соответственно) – в восточных популяциях в окр. с. Кусоты (ЦП 5) и с. Заган (ЦП 6). Максимальная концентрация гиперозидов (8.2 мг/г), изокверцитрина (2.5 мг/г), авикулярина (5.8 мг/г) и кемпферола (0.4 мг/г) отмечается в образце из окр. с. Ключи, астрагалина (0.6 мг/г) – в растениях, собранных в окр. с. Хурумша (ЦП 4), а кверцетина (1.4 мг/г) – в образце из окр. с. Кома (ЦП 1).

Таким образом, концентрация идентифицированных фенольных соединений в листьях растений *S. aquilegifolia* из северных ценопопуляций оказалась выше, чем в листьях растений из ценопопуляций, расположенных на юге, востоке и западе района исследований.

Выявление зависимости содержания вторичных метаболитов от места произрастания растений является одной из актуальных задач, поскольку без оценки состава и содержания биологически активных веществ невозможна качественная заготовка растительного сырья. Содержание индивидуальных фармакологически активных фенольных соединений, в особенности флавоноидов и фенолкарбоновых кислот, часто подвергается анализу у растений, собранных из различных ценопопуляций. Исследователи не пришли к единому мнению: одни показывают четкую зависимость содержания фенольных соединений от места произрастания, другие ее не фиксируют [27, 28]. Так, в листьях и цветках *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (Rosaceae) максимальное содержание гликозидов кверцетина и эллаговых соединений, а также наиболее высокие показатели антиоксидантной активности отмечены в растениях из северных районов Амурской обл. и Забайкальского края [28]. Наши исследования показали аналогичную зависимость: у образцов *S. aquilegifolia* из северных ценопопуляций Западного Забайкалья концентрация идентифицированных фенольных соединений выше. Вероятно, это связано с защитной функцией фенольных соединений и адаптивной реакцией растений на пониженные температуры. Помимо защитной функции, фенольные соединения выполняют в растениях сигнальные функции, а также участвуют в процессах дыхания и фотосинтеза [29].

Для оценки изменчивости содержания обнаруженных соединений методом ВЭЖХ, использовали эмпирическую шкалу уровней изменчивости, предложенную С.А. Мамаевым [30]. Согласно

этой шкале, уровень изменчивости считается очень низким при $C_v \leq 7\%$, низким при $C_v = 8–12\%$, средним при $C_v = 13–20\%$, высоким при $C_v = 21–40\%$ и очень высоким $C_v > 40\%$.

В нашем исследовании варьирование суммарного содержания идентифицированных фенолкарбоновых кислот в листьях *S. aquilegifolia* составило 46%, а суммарного содержания флавонолов – 27%, что соответствует очень высокому и высокому уровням изменчивости. Для содержания отдельных соединений в листьях *S. aquilegifolia* также установлен высокий и очень высокий уровень коэффициента вариации. Так, для *n*-кумаровой кислоты $C_v = 33\%$, для астрагалина – 33%, для гиперозидов – 31%, для авикулярина – 26%, для изокверцитрина – 41%, для *n*-оксибензойной кислоты – 42%, для кемпферола – 44%, для хлорогеновой кислоты – 56%, для кверцетина – 56%. Высокий уровень изменчивости биохимических показателей исследованного вида, вероятно, объясняется функциональным значением индивидуальных соединений и их активным участием в общих метаболических процессах [29, 31, 32].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование состава и содержания флавоноидов и фенолкарбоновых кислот с помощью метода ВЭЖХ в листьях *Spiraea aquilegifolia* Pall. (Rosaceae) из девяти природных ценопопуляций позволило выявить 9 фенольных соединений (хлорогеновая, *n*-оксибензойная, *n*-кумаровая кислоты, гиперозид, изокверцитрин, авикулярин, астрагалин, кверцетин и кемпферол). Основными веществами в водно-этанольных экстрактах листьев являются флавонолы: гиперозид (2.9–8.2 мг/г), авикулярин (3.0–5.8 мг/г) и изокверцитрин (0.8–2.5 мг/г). Установлен высокий и очень высокий уровень межпопуляционной изменчивости исследованных биохимических показателей.

Обнаружена зависимость содержания фенольных соединений от места произрастания исследуемых растений. Более высоким содержанием фенолкарбоновых кислот и флавонолов отличаются образцы листьев *S. aquilegifolia*, собранные в ценопопуляциях, расположенных на севере района исследований. Образцы растений из ценопопуляций, расположенных на восточной границе, содержат минимальное количество идентифицированных фенольных соединений.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kartesz J.T. 1994. A synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada, and Greenland. Second Edition. V. 2. Portland, Oregon. 622 p.
2. Lu L.T., Crinan A. 2003. *Spiraea* Linnaeus. — In: Flora of China; USA. V. 9. P. 47–73.
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=131015
3. Lis R.A. 2014. *Spiraea*. — In: Flora of North America; New York. V. 9. P. 398–411.
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=131015
4. Связева О.А. 1967. Распространение древесных розоцветных в СССР (в особенности на примере рода Спирея): Автореф. дис... канд. биол. наук. Л. 24 с.
5. Короначинский И.Ю., Встовская Т.Н. 2002. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск. 707 с.
6. Kostikova V.A., Petrova N.V. 2021. Phytoconstituents and bioactivity of plants of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae): a review. — Int. J. Mol. Sci. 22 (20): 11163.
<https://doi.org/10.3390/ijms222011163>
7. So H.S., Park R., Oh H.M., Pae H.O., Lee J.H., Chai K.Y., Chung S.Y., Chung H.T. 1999. The methanol extract of *Spiraea prunifolia* var. *simpliciflora* root inhibits the generation of nitric oxide and superoxide in RAW 264.7 cells. — J. Ethnopharmacol. 68(1–3): 209–217.
[https://doi.org/10.1016/S0378-8741\(99\)00101-4](https://doi.org/10.1016/S0378-8741(99)00101-4)
8. Минович В.М., Цыренжапов А.В., Кривошеев И.М. 2018. Исследование противовоспалительной активности листьев спиреи средней (*Spiraea media* Franz Schmidt). — В сб.: Инновационные технологии в фармации: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной памяти доцента Пешковой В.А. Иркутск. Выпуск 5. С. 286–290.
9. Lee B.W., Ha J.H., Shin H.G., Jeong S.H., Jeon D.B., Kim J.H., Park J.Y., Kwon H.J., Jung K., Lee W.S., Kim H.Y., Kim S.H., Jang H.J., Ryu Y.B., Lee I.C. 2020. *Spiraea prunifolia* var. *simpliciflora* attenuates oxidative stress and inflammatory responses in a murine model of lipopolysaccharide-induced acute lung injury and TNF- α -stimulated NCI-H292 cells. — Antioxidants. 9(3): 198.
<https://doi.org/10.3390/antiox9030198>
10. Park S.H., Park K.H., Oh M.H., Kim H.H., Choe K.I., Kim S.R., Park K.J., Lee M.W. 2013. Anti-oxidative and anti-inflammatory activities of caffeoyl hemiterpene glycosides from *Spiraea prunifolia*. — Phytochemistry. 96: 430–436.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2013.09.017>
11. Choi E.Y., Heo S.I., Kwon Y.S., Kim M.J. 2016. Anti-oxidant activity and anti-inflammatory effects of *Spiraea fritschiana* Schneid. extract. — Korean J. Med. Crop. Sci. 24 (1): 31–37. (In Korean)
<https://doi.org/10.7783/KJMCS.2016.24.1.31>
12. Костикова В.А., Шалдаева Т.М. 2016. Биологически активные вещества и антиоксидантная активность растений рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) Дальнего Востока России. — Химия растит. сырья. 2: 73–78.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.201602784>
13. Shirshova T.I., Bezmaternykh K.V., Beshlei I.V., Smirnova A.N., Oktyabr'skii O.N. 2020. Antioxidant properties of extracts of leaves and inflorescences of *Spiraea media* Franz Schmidt from the flora of Komi republic. — Pharm. Chem. J. 54(6): 622–625.
<https://doi.org/10.1007/s11094-020-02246-3>
14. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. 1984. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск. 265 с.
15. Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. 1980. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 2. Гречишные—Розоцветные. Л. 142 с.
16. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. 2009. Т. 2. Семейства Actinidaceae — Malvaceae, Euphorbiaceae — Haloragaceae. СПб., М. 513 с.
17. Ганболд Э. 2000. Флора Северной Монголии (систематика, экология, география, история развития и хозяйственное значение): Дис. ... доктора биол. наук. СПб. 608 с.
18. Галактионов И.И. 1955. Кормовые растения пастбищ БМАССР. В кн: Материалы по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР. Улан-Удэ. С. 341–394.
19. Карпова Е.А., Иметхенова О.В. 2015. Фенольные соединения представителей секции *Glomerati* рода *Spiraea* флоры Сибири. — Turczaninowia. 18(4): 108–115.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.4.14>
20. Высочина Г.И. 2004. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск. 240 с.
21. Костикова В.А. 2017. Определение оптимальных условий экстракции для исследования состава фенольных соединений *Spiraea betulifolia* Pall. методом ВЭЖХ. — Хим. растит. сырья. 1: 159–162.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2017011417>
22. Храмова Е.П., Комаревцева Е.К. 2008. Изменчивость флавоноидного состава листьев *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) разных возрастных состояний в условиях Горного Алтая. — Раст. ресурсы. 44(3): 96–102.

23. Костикова В.А., Кузнецов А.А., Тищенко Э.Д., Файзылхакова А.Н. 2019. Хемотаксономическое изучение *Spiraea aemiliana* в сравнении с близкородственными видами *S. betulifolia* и *S. beauverdiana*. — Acta Biol. Sib. 5(3): 15–21. <https://doi.org/10.14258/abs.v5.i3.6352>
24. Kostikova V.A., Yu S.X., Sharples M.T. 2021. Morphological and biochemical diversity of *Spiraea hypericifolia* (Rosaceae) growing under natural conditions in Novosibirsk oblast. — In: BIO Web of Conferences. 38: 00062. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800062>
25. Боярских И.Г., Костикова В.А. 2023. Изменение индивидуально-группового состава полифенолов в листьях *Lonicera caerulea* и *Spiraea chamaedryfolia* в связи с элементарным составом почв и растений на ультраосновных породах. — Раст. ресурсы. 59(2): 164–179. <https://doi.org/10.31857/S0033994623020048>
26. Карнова Е.А., Храмова Е.П. 2014. Состав и содержание фенольных соединений представителей рода *Spiraea* L. в условиях техногенного загрязнения г. Новосибирска. — Сиб. экол. журн. 2(2): 283–293. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21948995>
27. Петрук А.А., Высочина Г.И. 2019. Фенольные соединения *Polygonum aviculare* L. (Polygonaceae) из географически отдаленных популяций. — Известия вузов. Прикл. хим. и биотехн. 9 (1): 95–101. <https://vuzbiochemi.el-pub.ru/jour/article/view/178>
28. Андышева Е.В., Шалдаева Т.М. 2017. Содержание фенольных соединений и антиоксидантная активность *Dasiphora fruticosa* из природных популяций верхнего Приамурья. — Бюл. Ботанич. сада-инст. ДВО РАН. 18: 1–7. <https://doi.org/10.17581/bbgi1801>
29. Запрометов М.Н. 1993. Фенольные соединения. М. 272 с.
30. Мамаев С.А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. 284 с.
31. Минаева В.Г. 1978. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск. 255 с.
32. Храмова Е.П., Тарасов О.В., Крылова Е.И. 2009. Влияние радиационного фактора на изменчивость биохимических показателей на примере растений *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. — Растит. мир Азиатской России. 2: 72–78. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13757337>

Interpopulation Variability of Polyphenol Concentration in the Leaves of *Spiraea aquilegifolia* (Rosaceae) from the Republic of Buryatia

V. A. Kostikova^{a,*}, O. V. Imetkhenova^b, N. V. Petrova^c

^aCentral Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia

^bEast-Siberian State University of Technology and Management, Ulan-Ude, Russia

^cKomarov Botanical Institute of RAS, St. Petersburg, Russia

*e-mail: serebryakova-va@yandex.ru

Abstract—Composition and content of flavonoids and phenol carboxylic acids in the leaves of *Spiraea aquilegifolia* Pall. from natural populations of the Republic of Buryatia (Western Transbaikalia) are given in the article. Aqueous ethanol (40%) extracts from raw materials were used for chromatographic study of phenolic compounds. The analysis of phenolic compounds was carried out on an analytical High-Performance Liquid Chromatography (HPLC) system consisting of an Agilent 1200 liquid chromatograph (USA) with a diode array detector, an autosampler, and a system for collecting and processing chromatographic data ChemStation. At least 24 phenolic compounds were identified in aqueous ethanol extracts from *Spiraea aquilegifolia* Pall. leaves by HPLC. Three acids (chlorogenic, *p*-coumaric and *p*-hydroxybenzoic) and six flavonols (hyperoside, isoquercitrin, avicularin, astragalol, quercitrin and kaempferol) were identified among them. Flavonols hyperoside (2.9–8.2 mg/g), avicularin (3.0–5.8 mg/g) and isoquercitrin (0.8–2.5 mg/g) are the main substances in aqueous ethanol extracts from leaves. Plants from populations located at the northern distribution limit in the Western Transbaikalia have a higher content of phenol carboxylic acids (near the village Koma) and flavonols (near the village Klyuchi). Plants from populations located to the eastern limit (near villages Kusoty and Zagan) have the lowest concentration of identified phenolic compounds. A high and very high level of interpopulation variability of the studied biochemical parameters has been established. This can be explained by the functional significance of the identified compounds and their active participation in general metabolic processes in the plant. The content of identified free phenolic acids and flavonols in *S. aquilegifolia* was characterized by medium and high levels, compared to other studied *Spiraea* species. This confirms the prospects for further study of the composition of phenolic compounds of *S. aquilegifolia*.

Keywords: *Spiraea aquilegifolia*, phenolic compounds, HPLC, Buryatia, Western Transbaikalia

ACKNOWLEDGMENTS

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

REFERENCES

1. Kartesz J.T. 1994. A synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada, and Greenland. Second Edition. V. 2. Portland, Oregon. 622 p.
2. Lu L.T., Crinan A. 2003. *Spiraea* Linnaeus. — In: Flora of China; USA. V. 9. P. 47–73.
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=131015
3. Lis R.A. 2014. *Spiraea*. — In: Flora of North America; New York. V. 9. P. 398–411.
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=131015
4. Syazeva O.A. 1967. [Distribution of woody Rosaceae in the USSR (specifically by the example of the genus *Spiraea*)]. — Absrt. ... Diss. Cand. (Biology) Sci. Leningrad. 24 p. (In Russian)
5. Koropachinskij I.Yu., Vstovskaya T.N. 2002. [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk 707 p. (In Russian)
6. Kostikova V.A., Petrova N.V. 2021. Phytoconstituents and bioactivity of plants of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae): a review. — Int. J. Mol. Sci. 22(20): 11163.
<https://doi.org/10.3390/ijms222011163>
7. So H.S., Park R., Oh H.M., Pae H.O., Lee J.H., Chai K.Y., Chung S.Y., Chung H.T. 1999. The methanol extract of *Spiraea prunifolia* var. *simpliciflora* root inhibits the generation of nitric oxide and superoxide in RAW 264.7 cells. — J. Ethnopharmacol. 68(1–3): 209–217.
[https://doi.org/10.1016/S0378-8741\(99\)00101-4](https://doi.org/10.1016/S0378-8741(99)00101-4)
8. Mirovich V.M., TSyrenzhapov A.V., Krivosheev I.M. 2018. [Investigation of anti-inflammatory activity of *Spiraea media* Franz Schmidt.]. — In: [Innovative technologies in pharmacy: Materials of the All-Russian scientific and practical conference with international participation, dedicated to the memory of Associate Professor V.A. Peshkova.]. Irkutsk. 5. P. 286–290 (In Russian)
9. Lee B.W., Ha J.H., Shin H.G., Jeong S.H., Jeon D.B., Kim J.H., Park J.Y., Kwon H.J., Jung K., Lee W.S., Kim H.Y., Kim S.H., Jang H.J., Ryu Y.B., Lee I.C. 2020. *Spiraea prunifolia* var. *simpliciflora* attenuates oxidative stress and inflammatory responses in a murine model of lipopolysaccharide-induced acute lung injury and TNF- α -stimulated NCI-H292 cells. — Antioxidants. 9(3): 198.
<https://doi.org/10.3390/antiox9030198>
10. Park S.H., Park K.H., Oh M.H., Kim H.H., Choe K.I., Kim S.R., Park K.J., Lee M.W. 2013. Anti-oxidative and anti-inflammatory activities of caffeoyl hemiterpene glycosides from *Spiraea prunifolia*. — Phytochemistry. 96: 430–436.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2013.09.017>
11. Choi E.Y., Heo S.I., Kwon Y.S., Kim M.J. 2016. Anti-oxidant activity and anti-inflammatory effects of *Spiraea fritschiana* Schneid. extract. — Korean J. Med. Crop. Sci. 24(1): 31–37.
<https://doi.org/10.7783/KJMCS.2016.24.1.31> (In Korean)
12. Kostikova V.A., Shaldaeva T.M. 2017. The antioxidant activity of the Russian Far East representatives of the *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) genus. — Russ. J. Bioorg. Chem. 43(7): 790–794.
<https://doi.org/10.1134/S1068162017070081>
13. Shirshova T.I., Bezmaternykh K.V., Beshlei I.V., Smirnova A.N., Oktyabr'skii O.N. 2020. Antioxidant properties of extracts of leaves and inflorescences of *Spiraea media* Franz Schmidt from the flora of Komi republic. — Pharm. Chem. J. 54(6): 622–625.
<https://doi.org/10.1007/s11094-020-02246-3>
14. Malyshev L.I., Peshkova G.A. 1984. [Features and genesis of the flora of Siberia (Pre-Baikalia and Transbaikalia)]. Novosibirsk. 265 p. (In Russian)
15. Sokolov S.Ya., Syazeva O.A., Kubli V.A. 1980. [Distribution ranges of trees and shrubs of the USSR. T. 2. Polygonaceae–Rosaceae]. Leningrad. 142 p.
16. [Plant Resources of Russia: Wild flowering plants and their component composition and biological activity. T. 2: Family Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae] 2009. St. Petersburg; Moscow. 513 p. (In Russian)
17. Ganbold E. 2000. [Flora of Northern Mongolia (taxonomy, ecology, geography, history of development and economic significance): Dis. Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 608 p. (In Russian)
18. Galaktionov I.I. 1955. [Forage plants of BMASSR pastures]. — In: [Materials on the study of the productive forces of the Buryat-Mongolian Autonomous Soviet Socialist Republic]. Ulan-Ude. P. 341–394. (In Russian)
19. Karpova E.A., Imetkhenova O.V. 2015. Phenolic compounds of representatives of sect. *Glomerati* of genus *Spiraea* L. of the flora of Siberia. — Turczaninowia. 18(4): 108–115.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.4.14> (In Russian)
20. Vysochina G.I. 2004. [Phenolic compounds in systematics and phylogeny of the family Polygonaceae Juss.]. Novosibirsk. 240 p. (In Russian)
21. Kostikova V.A. 2017. Determination of optimum conditions of extraction for investigation of composition of phenolic compounds *Spiraea betulifolia* Pall. by HPLC method. — Khimiya rastitel'nogo syr'ya. 1: 159–162.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2017011417> (In Russian)
22. Khramova E.P., Komarevtseva E.K. 2008. Variability of flavonoids composition in *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) leaves at different age states in the conditions of the Mountain Altai. — Rastitelnye resursy. 44(3): 96–102. (In Russian)

23. Kostikova V.A., Kuznetsov A.A., Tishchenko E.D., Fayzylkhakova A.N. 2019. Chemotaxonomic study of *Spiraea aemiliana* compared to the closely species *S. betulifolia* and *S. beauverdiana*. — Acta Biol. Sib. 5(3): 15–21. <https://doi.org/10.14258/abs.v5.i3.6352> (In Russian)
24. Kostikova V.A., Yu S.X., Sharples M.T. 2021. Morphological and biochemical diversity of *Spiraea hypericifolia* (Rosaceae) growing under natural conditions in Novosibirsk oblast. — In: BIO Web of Conferences. 38: 00062. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800062>
25. Boyarskikh I.G., Kostikova V.A. 2023. Changes in the individual and group composition of polyphenols in leaves of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* and *Spiraea chamaedryfolia* as related to the chemical elements content in soil and plants on the ultra-alkaline parent rock material. — Rastitelnye resursy. 59(2): 164–179. <https://doi.org/10.31857/S0033994623020048> (In Russian)
26. Karpova E.A., Khramova E.P. 2014. Phenolic composition and content of representatives of genus *Spiraea* L. under industrial pollution in Novosibirsk. — Cont. Probl. Ecol. 7(2): 228–236. <https://doi.org/10.1134/S1995425514020073>
27. Petruk A.A., Vysochina G.I. 2019. *Polygonum aviculare* L. (Polygonaceae) phenol compounds in geographically distant populations. — Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 9(1): 95–101. <https://vuzbiochemi.elpub.ru/jour/article/view/178> (In Russian)
28. Andysheva E.V., Shaldaeva T.M. 2017. Phenolic compounds profile and antioxidant activity of *Dasiphora fruticosa* from upper Amur region. — Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN. 18: 1–7. <https://doi.org/10.17581/bbgi1801> (In Russian)
29. Zaprometov M.N. 1993. [Phenolic compounds]. Moscow. 272 p. (In Russian)
30. Mamaev S.A. 1972. [Forms of intraspecific variability of woody plants]. Moscow. 284 p. (In Russian)
31. Minaeva V.G. 1978. [Flavonoids in plant ontogenesis and their practical use]. Novosibirsk. 255 p. (In Russian)
32. Khramova E.P., Tarasov O.V., Krylova E.I. 2009. Influence of the radiation factor on variability of biochemical characters of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 2: 72–78. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13757337>

ПЕРВАЯ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ “ЭТНОСЫ И ФЛОРА: РЕГИОНАЛЬНЫЕ ТРАДИЦИИ И ЗНАНИЯ КАК ОСНОВА ГАРМОНИЧНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ”

DOI: 10.31857/S0033994623040040, EDN: ZYLYVQ

Первая научно-практическая конференция “Этносы и флора: региональные традиции и знания как основа гармоничного природопользования” проходила с 23 по 28 июня 2023 г. в Якутске, Республика Саха (Якутия), на базе Ботанического сада Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова (СВФУ). Участники Конференции работали в пространстве коллективной работы “Точка кипения”, расположенном в СВФУ. Одним из основных соорганизаторов Конференции выступила Ассоциация ботанических садов Евразии (АБСЕА), председателем которой в 2023 г. стал Ботанический сад СВФУ. Это первая Всероссийская конференция с международным участием исследователей разных специальностей: ботаников, историков, фольклористов, этнографов, в той или иной степени работающих в области взаимодействия людей с растениями.

Открытие конференции началось с приветственных слов. Традиционно первое слово было от ректора СВФУ А.Н. Николаева, участники также заслушали слова приветствия С.И. Бояковой — директора Института гуманитарных исследований и проблем малочисленных народов Севера СО РАН ФГБНУ ФИЦ “Якутский научный центр СО РАН”, А.П. Исаева — заместителя директора Института биологических проблем криолитозоны СО РАН ФГБНУ ФИЦ “Якутский научный центр СО РАН”, В.Е. Колодезникова — директора Института естественных наук СВФУ и Н.С. Ивановой — директора Ботанического сада СВФУ.

Как пример погружения в культуру Якутии, перед началом пленарной сессии было организовано оригинальное выступление студентки якутского музыкального колледжа с виртуозной игрой на национальном музыкальном инструменте варгане (хомусе) и горловым пением (вариантами хабаргаырыа и сахалыырыа — с подражаниями звукам природы и пению птиц).

Основная цель конференции — сохранение и культивирование региональных знаний и этнических традиций, связанных с растениями.

Тематические направления конференции:

— этноботаника/этноэкология;

— этнография и история в сфере традиционного природопользования;

— экологическое просвещение и образование;

— сохранение регионального биоразнообразия;

— выполнение целевых задач Глобальной стратегии сохранения растений (GSPC).

Первый пленарный доклад был сделан С.И. Бояковой (д. и. н., Якутск) — “Растения в традиционной культуре народа Саха”, в котором участникам конференции было показано и рассказано об особенностях быта якутов, специфики заготовки льда для запасов питьевой воды, изготовлении посуды и различных емкостей для хранения продуктов из коры березы.

Следующий доклад был сделан К.Г. Ткаченко (д. б. н., Санкт-Петербург), в котором было показано, что малочисленные народы Северо-Запада (водь, ижора, вепсы, карелы, сето), живущие близко на одной территории, применяют в разных сферах жизни не одинаково одни и те же виды растений. Из достаточно богатого флористического разнообразия флоры Северо-Запада России (примерно 2700 видов) используют незначительное число (меньше 200) видов. Ряд видов растений, которые малочисленные народы Северо-Запада широко применяли во всех областях жизни — это береза, сосна, осина, крапива, мох сфагнум и некоторые другие виды.

А.Н. Цицилин (к. б. н., Москва), представил доклад на тему: “Лекарственные и пищевые растения коренных народов Камчатки в Ботаническом саду ВИЛАР (использование в образовательных и научных целях)” в котором обратил внимание на то, что в ВИЛАРе на основе анализа использования видов флоры Камчатки местным населением были разработаны новые эффективные фитопрепараты.

Захватывающий доклад был представлен В.И. Шадриним (сотрудник Института гуманитарных исследований и проблем малочисленных народов Севера СО РАН — обособленное подразделение ФИЦ ЯНЦ СО РАН, председатель совета старейшин юкагирского народа, Якутск) о традиционной экологической этике юкагиров. В своем докладе он показал, что до 90% сохраненного био-

разнообразия находится на территории проживания коренных народов; помимо рассказа об особенностях жизни (табу неприкосновенности нижнего мира, о поверьях и тотемических представлениях связи людей и животного мира, и особенностей быта этого малочисленного народа в непростых климатических условиях Якутии), докладчик дал исчерпывающую информацию об особенностях оформления мужской и женской традиционной повседневной и праздничной одежды, в которой раскрываются связи с природой.

А.А. Ачимова (к. б. н., Камлак, Горноалтайск) в своем докладе “Растения Горного Алтая в обычаях и традициях алтайцев” представила информацию об отличительных особенностях в использовании растений в разных отраслях повседневного быта этой группы малочисленных народов Алтая, в том числе — как использовали различные луковичные растения в качестве пищевых; основные культовые древесные растения. Докладчик продемонстрировала свои опубликованные книги по этноботаническим исследованиям в жизни алтайцев. Первыми книгами были алтайско-русский словарь названий растений и о растениях в обычаях и традициях алтайцев. Каждый год в ботаническом саду организуют этноботанические встречи и проводят лекции для населения.

Об особенностях традиций природопользования народов Байкальского региона представила доклад С.В. Сизых (к. б. н., Иркутск). Ею показано, что ботанический сад в настоящее время становится важной культурной частью города, и на территории сада, помимо традиционных мероприятий, организуют тематические экскурсии и мероприятия по сохранению культурного разнообразия. Из малочисленных народов для Иркутской области основные это буряты, эвенки и тофалары (в настоящее время их численность меньше, чем 660 человек). Именно тофаларам (или тофам) было посвящено основное содержание сообщения, в котором отражены особенности сбора и заготовки растений для питания и лечения. В Ботаническом саду воссоздана юрта бурятов, в которой собирают артефакты жизни аборигенов, предметы их быта, фольклор (в том числе — рассказы о растениях и их роли в жизни); в сборе и демонстрации экспонатов помогают этнографы из институтов Иркутска.

Необычный взгляд на функции и семантику растений в якутской волшебной сказке представила Н.В. Павлова (к. фил. н., Якутск). В частности, ее рассказ был о лилии пенсильванской, одном из символов прекрасной девушки в Якутии, лиственнице (символе мужчины) и других видах растений, связанных с образами человека. Проведен анализ якутской волшебной сказки “Биэс ынахтаах Бэйбэрикээн эммэхсин” (“Старушка Бэйбэрикээн с пятью коровами”). Основной мо-

тив сказки — о превращении растения в прекрасную девушку. Многие фрагменты сказок были зачитаны на якутском языке с последующим переводом, чтобы участники конференции могли оценить звучание якутского языка.

Ю.В. Наумцев (к. б. н., Тверь), в своем докладе “Ботанические сады — национальные культуры — этноботанические знания: содействие созданию устойчивых моделей потребления ресурсов через понимание людьми ценности биоразнообразия и ответственного выбора жизненных стратегий”, рассказал о возрастающей роли ботанических садов в сохранении и демонстрации этноботанических знаний малыми народами, независимо от страны проживания. В ряде стран ботанический сад демонстрирует преимущественно местную флору, основные флористические сообщества региона. На территории этих ботанических садов строятся жилые дома в национальном стиле, внутри которых представлен быт и предметы, инвентарий. Некоторые ботанические сады (на примере Новой Зеландии, Южной Африки) стремятся внедрять в городское озеленение преимущественно виды местной флоры, чтобы не демонстрировать привезенные европейцами новые виды для региона (предотвращение опыты появления инвазивных видов). Часть доклада была направлена на активизацию ботанических садов нашей страны по участию и работе в Глобальной Стратегии Сохранения Растений (Global Strategy for Plant Conservation — GSPC) на территории России. Упомянуто о работе Евразийской ассоциации ботанических садов.

На первой секции “Теоретические вопросы науки, образования и просвещения в сфере взаимодействия этносов и флоры” были представлены устные доклады Е.В. Голосовой (Москва) — “Утилитарно-культурологическое значение растений классического китайского сада”; Е.Н. Моргун (Салехард) — “Экологическая оценка священных мест КМНС ЯНАО” о значении, нахождении и охране значимых мест для народов, проживающих в Ямало-Ненецком округе; А.А. Кузьминой (Якутск) — “Растительный мир в якутском героическом эпосе Олонхо”. О.И. Чарина (Якутск) представила доклад на тему “Традиционные лирические песни русских старожилов Якутии: релевантность применения растительных образов”. С.С. Протопопов (Якутск) представил доклад на тему: “Окуривание в традиционной культуре саха: обрядовые и целительские практики”; О.В. Шелепова (Москва) — “История интродукции и ботанических исследований представителей рода *Mentha* L. в царской России”; А.А. Войцеховская (Томск) — “Экотур с элементами этноботаники по оранжерейному комплексу Сибирского ботанического сада НИ ТГУ”.

Несколько докладов были сделаны в дистанционном формате. Т.Г. Басхаева (Улан-Удэ) рассказывала о некоторых этноботанических традициях бурятского народа; К.И. Шарафадина (Санкт-Петербург) повествовала о преломлении этноботанических знаний в русской и татарской литературной классике; А.С. Ларионова (Якутск) сделала сообщение о флоре и фауне в якутских народных песнях; Е.В. Прусс (Москва) рассказала о направлениях эколого-ботанического просвещения в Главном ботаническом саду в современных условиях; М.Г. Насыров (Самарканд, Узбекистан) обратил внимание на этноботанические аспекты охраны растительного покрова засушливых регионов Узбекистана.

На рабочем заседании второй секции: “Практические и прикладные аспекты использования научных и народных знаний и традиций, связанных с растениями, в целях устойчивого природопользования” были заслушаны следующие доклады: Н.Н. Егорова (Якутск) — “Перспективы использования дикорастущих пищевых растений местной флоры”; И.С. Астахова (Якутск) “Собирательство у садынских эвенков: традиции и современность (по материалам этнологических экспертиз)”; Е.С. Прокопьева (Томск) “Популяризация знаний о редких и полезных растениях Сибири, представленных в Заповедном парке СибБС ТГУ, как способ формирования экологической культуры человека”; С.В. Горохова (Горно-Тажное) — “Дендрарий Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова: прошлое, настоящее, будущее”.

Несколько докладов были сделаны в дистанционном формате: О.Н. Дуброва (Минск, Беларусь) — “Использование коллекций декоративных растений ЦБС НАН Беларуси в научно-образовательных и прикладных целях”; Н.В. Марко (Ялта) — “Ацибра (*Satureja*) — традиционная пряность в культуре абхазов”; О.А. Земскова (Самара) — “Популяризация знаний об этнофлоре эпосов коренных малочисленных народов Севера, проживающих на территории Республики Саха (Якутия)”.

Продолжение конференции было организовано в виде конференц-туров “Погружение в традицию”. Это выразилось в том, что первый тур был однодневный — весь длинный световой день был полностью посвящен посещению и участию в национальном якутском празднике Ысыах (по-русски читается как Ысэх) — якутский традиционный праздник лета, который проходил на территории Архитектурно-этнографического комплекса “Ысыах Туймаады”. Участники конференции принимали участие в торжественном открытии Национального праздника “Ысыах Туймаады — 2023”, знакомились с национальными обрядами очищения, коллективными молениями, различными традициями быта, ремеслами, одеждой, тематикой и значением женских и мужских

украшений, культурой разных народов, населяющих Якутию.

Второй тур из цикла “Погружение в традицию” был двухдневный, участники конференции ездили в Ленский историко-архитектурный музей-заповедник “Дружба”, Усть-Алданский район, с. Соттинцы. Там состоялось знакомство с некоторыми особенностями и традициями празднования “Праздника лета — Ысыах”, с обрядами молений, приношений даров огню, очищений, угощениями и кумысопитием. На территории этого комплекса прошли круглые столы и живое общение по двум темам. Первое заседание: “САДЫ И ЛЮДИ: менеджмент и социальный маркетинг”, и второе — “САДЫ И ДЕНЬГИ: устойчивое и достаточное финансирование”. В завершение рабочего дня был показан художественный фильм “Не хороните меня без Ивана”, основанный на биографии Ивана Попова, историка и этнографа якутов. На следующий день для участников были организованы экскурсии в природу для знакомства с флорой региона, с рассказами об особенностях народной медицины и видах флоры Якутии. Работниками музея-заповедника были организованы и проведены мастер-классы по национальным особенностям вырезания птиц (стерхов) из бумаги, тканей и кожи; изготовлению женских головных уборов из конского волоса; национальным настольным играм (“хаамыска” или камешки, “хабылык” или лучинки, тырынка — аналог бирюлек и в тыксаан (фишки, которые изготавливают из тальника)).

В период конференции специально был выделен один полный день для Научно-практического семинара-тренинга — “Сад Знаний”, который проходил на территории Ботанического сада СВФУ. Были заслушаны доклады иностранных студентов из Узбекистана и Таджикистана по этноботанике (У.Ж. Усмоновой и М.М. Олкосимова “Лекарственные и дикорастущие пищевые растения Узбекистана”; Ф.Ф. Бобомуродзоды и И.А. Асадова “Целебные травы Таджикистана” и “Использование дикорастущих растений в национальных блюдах Таджикистана”).

После знакомства с Ботаническим садом, его территорией, коллекциями и экспозициями, сотрудниками сада была организована дегустация национальных блюд и напитков. Основной упор был сделан на перспективы применения широко распространенных дикоросов в рационе питания. Как сообщила Н.Н. Егорова, которая была автором разработанного меню, всего было представлено 9 холодных напитков из различных ягод и трав Якутии, 3 вида чая (из цветков клевера, бада-на и шиповника), кофе, салат из свежей зелени дикоросов (крапивы, подорожника, звездчатки, одуванчика), пирожки (с начинкой из листьев шавеля), пироги с ревенем, закуски на основе

взбитого масла. Участники конференции высоко оценили все предложенные блюда. Особо оригинальными отметили саламат с листьями полыни обыкновенной, освежающий напиток сурицу (на хвое ели) и тархун, бодрящий кофе из корневищ тростника, салат из зелени, хлеб с добавлением измельченных лишайников. Все блюда и напитки были изготовлены из свежих трав, корней и плодов местных видов растений, основанные на этноботанических знаниях своих родственников, еще хранящих рецепты таких блюд и напитков. Такое проникновение к корням якутской кухни произвело яркое впечатление на всех участников конференции.

Значительную часть дня участники конференции были заняты Командной работой на тему: “Формирование “культурного кода” Сада”. Участники активно обсуждали возможные и реализуемые направления развития Ботанического сада СВФУ.

В работу Конференции внесли свой вклад 64 участника из 15 ботанических садов, дендрариев, национальных парков, станций, 15 университетов, научно-исследовательских институтов, природоохранных, культурных, общественных организаций, представляющих 18 регионов Российской Федерации (Москва, Санкт-Петербург, Благовещенск, Горноалтайск, Горнотаежное, Иркутск, Кузбасс, Тверь, Томск, Салехард, Самара, Улан-Удэ, Ялта), а также Беларусь, Узбекистан, Таджикистан. Конференция прошла в формате устных докладов и презентаций, круглых столов и этноботанических мастер-классов, образовательно-просветительских конференц-туров, научно-практических семинаров-тренингов, в том числе с возможностью участия в дистанционном режиме.

В заключение работы конференции была принята Резолюция, основные положения которой были следующие:

Ввиду угрозы утраты общенациональных и региональных этноботанических знаний и традиций, признать необходимость их накопления, анализа, переработки, представления и сохранения для будущих поколений.

Организациям, причастным к изучению и сохранению этноботанических знаний и традиций, в том числе ботаническим садам и дендрариям России и сопредельных государств, определить необходимость разработки и реализации научно-исследовательских, образовательно-просветительских и социокультурных миссий, программ и проектов в области этноботаники.

Ботаническим садам и дендрариям России рекомендовать, а членам АБСЕА признать одной из приоритетных задач необходимость проектирования, создания, поддержания и развития этноботанических коллекций и экспозиций с учетом региональной и национальной специфики.

Предложить ботаническим садам и дендрариям учредить в своей структуре подразделения этноботанической направленности или назначить ответственного за этот раздел, воспитывать специалистов в области этноботаники и рационального природопользования на основе региональных традиций.

Оказывать помощь вузам и другим учебным заведениям в разработке и включению в учебные планы образовательные спецкурсы по этноботанике.

Участникам Конференции обратиться к редакционным коллегиям научных, образовательных и просветительских периодических изданий с предложением комплектовать специальные выпуски этноботанической направленности.

Ассоциации ботанических садов Евразии (АБСЕА):

Признать успешной работу Ботанического сада Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова в качестве Председателя АБСЕА 2023 г., в том числе и по организации и проведению Первой научно-практической конференции “Этносы и флора: региональные традиции и знания, как основа гармоничного природопользования”;

Выразить коллективу Ботанического сада Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова и лично директору Ивановой Наталье Сергеевне благодарность от Секретариата и членов АБСЕА;

Утвердить до конца 2023 г. Устав АБСЕА и Положение о “Национальных коллекциях ботанических садов в рамках АБСЕА”;

Определить возможность, степень и параметры участия членов АБСЕА в рамочной программе по развитию Глобальной стратегии сохранения растений (ГССР – GSPC) и в разработке и реализации ее целевых задач до 2030 г. Сентябрь 2023 г. установить сроком передачи в Секретариат АБСЕА предложений Садов – участников Ассоциации;

Принять в качестве новых действительных членов АБСЕА Сибирский ботанический сад Национального исследовательского Томского государственного университета и Ассоциацию содействия развития культуры и искусства “Творческий союз” на основании их официального обращения в Секретариат и общего решения Конференции;

Передать функции Председателя АБСЕА на 2024 г. Амурскому филиалу ФГБУН Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Благовещенск) в лице директора Жилина Олега Викторовича; провести следующую Конференцию АБСЕА в 2024 г. на его базе с сохранением общей направленности и тематики в области этноботаники, сохранения регионального биоразнообразия и рационального природопользования;

Утвердить Секретариат АБСЕА в качестве координирующего и ведущего документооборот органа Ассоциации. Для исполнения функций Секретариата АБСЕА сроком на 5 лет избирается один из Ботанических садов — участников Ассоциации, с возможностью продления или передачи этих функций другому Саду по коллегиальному решению членов Ассоциации. Функции Секретариата переданы Ботаническому саду Тверского государственного университета (БС ТвГУ) до 2028 г. включительно, а Генеральным секретарем АБСЕА назначен Наумцев Юрий Викторович, директор БС ТвГУ.

Участники конференции выразили слова глубокой благодарности оргкомитету конференции и персонально Наталии Сергеевне Ивановой, директору Ботанического сада СВФУ, Александру

Васильевичу Кононову, заместителю директора Ботанического сада СВФУ и Юрию Викторовичу Наумцеву, директору Ботанического сада ФГБОУ ВО “Тверской государственный университет” за прекрасную организацию и проведение конференции на высоком научном уровне, с глубоким погружением в тематику разных этнических сторон жизни якутов.

Запись докладов в первый день конференции можно посмотреть по ссылке: <https://www.youtube.com/watch?v=aVaB7apneO0>.

Подготовлено К.Г. Ткаченко

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