

ОСОБЕННОСТИ БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ДРЕВЕСИНЫ ЕЛИ В НАСАЖДЕНИЯХ, ПОДВЕРЖЕННЫХ УСЫХАНИЮ, В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин, И.Л. Бухарина

ФГБОУ ВО Удмуртский государственный университет, 426034, Удмуртская Республика, г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1
wke-les@rambler.ru

Представлены результаты исследования по изучению особенностей биохимического состава ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях их массового усыхания на территории Удмуртской Республики. Состояние насаждений определено по способности особей вырабатывать экстрактивные вещества в зависимости от их жизненного состояния. По данным биохимического анализа установлено наиболее высокое содержание экстрактивных веществ у особей хорошего и удовлетворительного жизненного состояния, у деревьев неудовлетворительного состояния биохимические показатели на низком уровне, что связано с отсутствием саморегуляции. Сделан вывод о том, что экстрактивные вещества в древесине имеют существенное значение для адаптивных реакций ели сибирской, а усиление их выработки — ответная реакция на негативные факторы среды.

Ключевые слова: устойчивость, гибель еловых, жизненное состояние, *Picea obovata*, экстрактивные вещества

Ссылка для цитирования: Ведерников К.Е., Загребин Е.А., Бухарина И.Л. Особенности биохимического состава древесины ели в насаждениях, подверженных усыханию, в хвойно-широколиственной зоне европейской части России // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2020. Т. 24. № 4. С. 33–42.

DOI: 10.18698/2542-1468-2020-4-33-42

Важность темнохвойных насаждений Северного полушария обусловлена их глобальным значением в распределении органического углерода [1]. Существенное ухудшение состояния темнохвойных лесов, которое в ряде случаев сопровождается усыханием древесных пород, проявилось во всем Северном полушарии. Этот процесс весьма динамичен и охватывает всю бореальную зону — от Европы до Северо-Американского континента со всеми лесообразующими породами [2–4]. Массовое усыхание ели на значительной площади европейской части России после аномально высоких температур 2010 г. вызвало значительный интерес исследователей к проблеме изучения устойчивости еловых насаждений к неблагоприятным погодным условиям, антропогенной нагрузке, вредителям и болезням [3, 5, 6].

В сложившихся обстоятельствах проводятся широкие исследования устойчивости еловых насаждений на базе изучения экологической биохимии древесины. Древесина хвойных пород, в том числе ели, состоит из полимерных структурных (целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина) и неструктурных компонентов (экстрактивных веществ, золы и др.). *Важную защитную функцию в древесине хвойных пород при действии внешних экологических стрессов выполняют экстрактивные вещества, обладающие высокой биологической активностью.* Изучение экстрактивных веществ древесины наиболее активно ведется в зарубежных странах, где их рассматривают как естественных ингибиторов активности древесной

микробиоты [7], в целях познания природы этих веществ. Литературный обзор работ, посвященных экстрактивным веществам, представлен в трудах зарубежных ученых [8–10]. Изучение экстрактивных веществ древесины хвойных пород в контексте фармакологических аспектов активно проводят и специалисты в Российской Федерации [11, 12].

Структура древесины и ее биохимическая составляющая могут изменяться под влиянием различных воздействий. Для выявления закономерностей таких изменений важное значение имеет четкое представление о влиянии на древесину отдельных экологических факторов. Содержание экстрактивных веществ сильно варьирует не только на различных участках лесных массивов, но и от особи к особи, в зависимости от их жизненного состояния [13].

Цель работы

Цель работы — изучение содержания экстрактивных веществ в древесине у особей ели различного жизненного состояния.

Материалы и методы исследования

Исследования проведены на территории Удмуртской Республики (площадь 42,06 тыс. км²), которая расположена в европейской части России — в бассейнах рек Камы и Вятки к западу от Уральских гор между 56°00' и 58°30' с. ш., 51°15' и 54°30' в. д. Изучаемая территория вытянута с севера на юг примерно на 320 км, с запада на восток — на 200 км, размещаясь в пределах двух

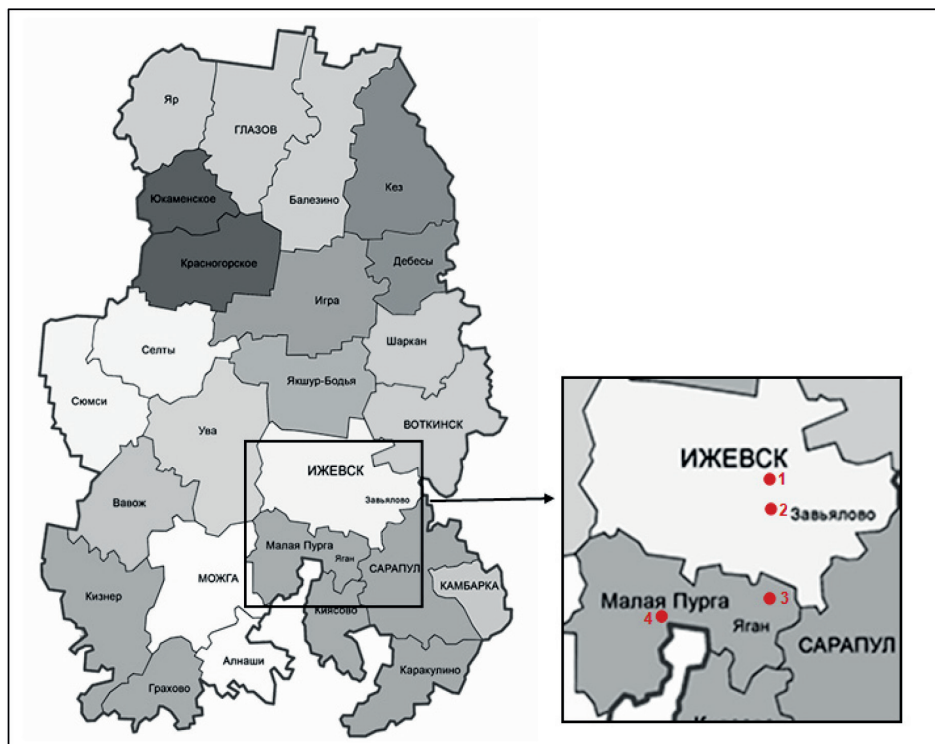


Рис. 1. Картограмма расположения пробных площадей на территории Удмуртской Республики: 1 — ПП1 (Завьяловское — 1); 2 — ПП2 (Завьяловское — 2); 3 — ПП3 (Яганское — 1); 4 — ПП4 (Яганское — 2)

Fig. 1. Map of the trial plots on the territory of the Udmurt Republic: 1 — PP1 (Zavyalovskoe — 1); 2 — PP2 (Zavyalovskoe — 2); 3 — PP3 (Yaganskoeye — 1); 4 — PP4 (Yaganskoeye — 2)

ландшафтных зон: 1) таежной (бореальной зоне/южно-таежной подзоне); 2) подтаежной (бореальной-суббореальной зоне хвойно-широколиственных лесов). Зональная граница совпадает с северной границей ареала *Quercus* и *Corylus*, условно ее проводят между населенными пунктами Вавож — Нылга — Ижевск — Воткинск [14] (рис. 1). Значительная вытянутость территории с севера на юг и холмисто-увалистый рельеф обусловили существенные отличия в температуре воздуха, его влажности, ветровом режиме, количестве осадков между северной и южной частями.

Для оценки таксационных параметров и состояния еловых насаждений заложены пробные площади (ПП) размером 100×100 м в двух лесничествах — Завьяловском и Яганском в подтаежной (бореальной-суббореальной/зона хвойно-широколиственных лесов) зоне. В каждом лесничестве — по две ПП в насаждениях с преобладанием ели, в местах их активного усыхания, в кисличных типах леса.

На ПП отобраны пробы почв для агрохимических анализов методом «конверта» и формирования смешанной пробы. Агрохимический анализ проводился путем определения следующих показателей: pH_{KCL} ; содержание органического вещества (гумуса), аммонийного азота, нитратов, подвижных форм калия и фосфора (в миллиграм-

мах на 1 кг почвы); влажность почв. Исследования проводились в аккредитованной лаборатории АО «Агрохимцентр Удмуртский» (номер в реестре аккредитованных лиц ФСА Росаккредитация — № RA.RU.21 ПА 13 от 16.08.2016 г.).

На ПП применялся перечислительный метод таксации насаждений. Диаметр деревьев определяли мерной вилкой, возраст — возрастным буровом Haglof-350 мм, высота — высотомером Forestry Pro Nikon. Таксационные параметры насаждения (средний диаметр, средняя высота, средний возраст, полнота, состав) определялись пересчетными методами по общепринятой методике [15], продуктивность насаждения — по методике Б.Д. Жилкина, основанной распределением деревьев на классы относительно среднего диаметра насаждения: I класс — 1,46 и выше; II — 1,45...1,16; III — 1,15...0,86; IV — 0,85...0,76; V класс — 0,75 и меньше [16].

По жизненному состоянию древесные растения были подразделены на три группы:

1) хорошее (крона густая или слегка изрежена, хвоя зеленая/светло-зеленая; отдельные ветви засохли);

2) удовлетворительное (крона ажурная; хвоя светло-зеленая, матовая; прирост ослабленный, менее половины обычного; усыхание ветвей до 50 %; наличие на стволе механических повреждений,

имеются признаки первичного повреждения ксилофагами и/или дереворазрушающими грибами);

3) неудовлетворительное (хвоя желтоватая, усыхание ветвей до 2/3 кроны; плодовые тела трутовых грибов, наличие дупел, погибшие особи).

Для изучения биохимических особенностей древесины в пределах каждой группы по жизненному состоянию отобраны по три учетные особи.

Образцы древесины отбирали только у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) возрастным буром на высоте 0,3 м от корневой шейки дерева. Экстрактивные вещества из древесины фракционировали в соответствии с их химической природой путем последовательной экстракции растворителями возрастающей полярности. Содержание экстрактивных веществ определяли путем горячей отгонки в аппарате Сокслета: водорастворимые вещества — горячей водой, смолоподобные — спиртотолуольной смесью. Содержание танинов определяли перманганатометрическим методом. Определение экстрактивных веществ проводили в пересчете на абсолютно сухую массу (а.с.с.) [17].

Оценку достоверности различий между выборками проводили на основе дисперсионного анализа в среде статистического анализа R, метод описательной статистики — с помощью пакета статистических программ Statistica 5.5.

Результаты исследования

Насаждения на ПП характеризуются значительным количеством погибших особей деревьев основного яруса, полнота варьирует от 2,95 до 11,1 м²/га (абсолютная полнота с учетом сухостоя 5,9...17,9 м²/га). Насаждения с подобной полнотой характеризуются как редины.

По данным перечислительной таксации, на всех исследуемых участках отмечен довольно большой запас сухостойной древесины. В зависимости от ПП ее запас составляет 31,1...93,8 м³/га. На ПП в Яганском лесничестве запас отмершей древесины превышает запас древесины живых деревьев, а в Завьяловском лесничестве на сухостойную древесину приходится более 50 % запаса древесины живых деревьев (табл. 1).

Подрост хвойных пород отсутствует (на ПП в Яганском лесничестве) или присутствует (на ПП в Завьяловском лесничестве), но в недостаточном количестве (менее 500 шт./га) и низкого качества (неблагонадежный). Из древесной растительности в подлеске распространены малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.) и береза повислая (*Betula pendula* Roth.), последняя начинает формировать основной ярус (табл. 2).

По продуктивности насаждения на исследуемых ПП относятся к III классу. На данный класс

Т а б л и ц а 1

Средние таксационные характеристики насаждений на пробных площадях Завьяловского, Пригородного и Яганского лесничеств

Average taxation characteristics of stands on trial plots of Zavyalovsky, Prigorodny and Yagan forestries

Показатель	Завьяловское и Пригородное лесничества		Яганское лесничество	
	ПП1, 78 кв., 3 выд.	ПП2, 158 кв., 3 выд.	ПП3, 115 кв., 8 выд.	ПП4, 214 кв., 8 выд.
Возраст насаждений, $A_{\text{ср}} \pm \sigma$, лет	70 ± 7,3	67 ± 3,8	60 ± 3,7	65 ± 3,7
Высота насаждений, $H_{\text{ср}} \pm \sigma$, м	21 ± 2,0	23 ± 1,9	18 ± 1,5	22 ± 1,1
Средний диаметр дерева на высоте 1,3 м, $D_{\text{ср.1,3}} \pm \sigma$, см	27,9 ± 7,1	26,0 ± 5,7	25,9 ± 12,9	21,4 ± 4,4
Абсолютная, м ² /га	10,7	11,1	6,0	2,95
Относительная, м ² /га	0,3	0,3	0,2	0,1
Бонитет	II	I	II	I
Запас насаждений, М, м ³	107,0	119,9	52,8	30,7
Запас сухостойной-древесины, м ³	67,2	87,5	93,8	31,1
Продуктивность насаждений	III,2	III,2	III,9	III,8
Продуктивность насаждений с учетом сухостойных деревьев (по Б.Д. Жилкину)	III,1	III,0	III,5	III,9
Состав	9Е1П+Б	9Е1П	10Е	10Е

Примечание. Е — ель, П — пихта, Б — береза.

приходится 57 и 45 % учетных деревьев. Следует отметить, что в Яганском и Завьяловском лесничествах погибшие деревья были высокопродуктивными, 97 и 86 % соответственно относились к I–III классам.

Анализ распределения деревьев по диаметрам относительно среднего, позволил выявить закономерность распределения растений основного полога. При сопоставлении диаметров живых и погибших особей ели выявлено, что большинство погибших деревьев имеют диаметр ствола выше среднего.

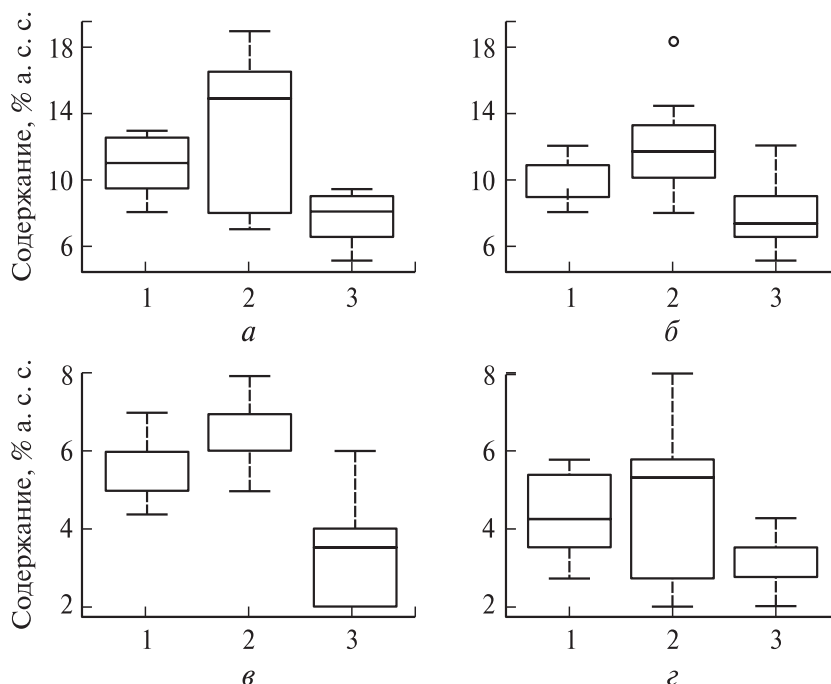


Рис. 2. Общее содержание экстрактивных веществ (а), водорастворимых экстрактивных веществ (б), танинов (в) и смолоподобных экстрактивных веществ (г) у особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) разного жизненного состояния: 1 — особи хорошего жизненного состояния; 2 — удовлетворительного; 3 — неудовлетворительного жизненного состояния

Fig. 2. The total content of extractive substances (а), water-soluble extractive substances (б), tannins (в) and tar-like extractive substances (г) in individuals of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) of different living state: 1 — individuals of good living state; 2 — satisfactory; 3 — poor living state

В местах усыхания эффект гибели в первую очередь наиболее крупных особей отмечен в работах В.А. Резенберга [18] и Л.В. Любарского [19]. В условиях нарушения гидрологического режима прежде всего начинают гибнуть высокопроизводительные растения, так как у них увеличен расход влаги на транспирацию.

Помимо гидрологических условий в состоянии еловых насаждений немаловажное значение, имеют эдафические условия произрастания. Как отмечено в работах В.П. Трегубова [20], на устойчивость еловых древостоев к засухе влияют степень гумусированности и оподзоленности почвы: чем более оподзолены и менее гумусированы почвы, тем менее устойчивы древостои. По данным наших исследований, на ПП с более кислыми почвами (Яганское лесничество) больше сухостойных деревьев (табл. 3).

Реакция почвенного раствора изменяется от сильно кислой (рН = 3,8) до кислой (рН = 4,7). Высокое содержание органического вещества выявлено на ПП Завьяловского (ПП2 — 4,01 %) и Яганского лесничеств (ПП1 — 5,38 %). Содержание подвижного фосфора в почвах всех ПП очень низкое, а по наличию подвижных форм калия почвы значительно отличаются. Так, очень низкое

содержание калия отмечено в почвах Яганского лесничества, а на ПП Завьяловского лесничества содержание калия варьирует от повышенного (ПП1) до высокого (ПП2).

Изреживание древесного полога привело к смене растительного сообщества. В живом напочвенном покрове неморальное широколиственное — копытень европейский (*Asarum europaeum* L.) и кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) — начинают вытесняться полевым разнотравьем — осотом полевым (*Sonchus arvensis* L.), ежой сборной (*Dactylis glomerata* L.), мятликом луговым (*Poa pratensis* L.), клевер гибридный (*Trifolium hybridum* L.) и др.

Сравнительное исследование общего содержания экстрактивных веществ в древесине у особей различного жизненного состояния выявило существенные различия ($p < 0,001$). По компонентному составу экстрактивных веществ определены достоверные отличия по содержанию смолы и танинов у растений удовлетворительного и неудовлетворительного состояния ($p < 0,000$). Наиболее высокое содержание всех групп веществ обнаружено у растений с удовлетворительным состоянием, наименьшее — у особей неудовлетворительного жизненного состояния (рис. 2).

Т а б л и ц а 2

**Характеристика насаждений на пробных площадях Завьяловского,
Пригородного и Яганского лесничеств**

Description of plantings in the trial plots of Zavyalovsky, Prigorodny and Yagan forestries

Показатель	Завьяловское и Пригородное лесничества		Яганское лесничество	
	ПП1, 78 кв., 3 выд.	ПП2, 158 кв., 3 выд.	ПП3, 115 кв., 8 выд.	ПП4, 214 кв., 8 выд.
Подрост	Редкий, неблагонадежный	Редкий, неблагонадежный	–	Редкий, благонадежный
Состав подроста	Ель (10 %), береза (51 %), осина (39 %)	Ель (22 %), береза (78 %)	–	Ель (100 %)
Всего, шт./га	381	472	–	321
Подлесок	Бересклет, шиповник, черемуха	–	Редкий, высота 1,5–2 м: рябина обыкновенная, малина лесная, ива козья	Густой, высота 2 м: осина, рябина, крушина, черемуха, бузина
Живой напочвенный покров	Редкий: хвощ, орляк, кислица, осока, клевер гибридный, осот, пушица; опушка заболочена	Редкий: хвощ, орляк, кислица, копытень, мятлик луговой, клевер гибридный	Осот полевой, ежа сборная, мятлик луговой, клевер гибридный, хвощ лесной, папоротник орляк	Густой: звездчатка, сныть, орляк, пушица, кислица, осока

Т а б л и ц а 3

**Агрохимические показатели почв на пробных площадях Завьяловского,
Пригородного и Яганского лесничеств**

Agrochemical indicators of soils in the trial plots of Zavyalovsky, Suburban and Yagan forestries

Показатель	Завьяловское и Пригородное лесничества		Яганское лесничество	
	ПП1, 78 кв., 3 выд.	ПП2, 158 кв., 3 выд.	ПП3, 115 кв., 8 выд.	ПП4, 214 кв., 8 выд.
Влажность, %	16,0 ± 2,0	33,0 ± 1,0	11,3 ± 1,1	17,0 ± 1,6
pH _{KCl}	4,6 ± 0,1	3,8 ± 0,1	3,9 ± 0,1	4,7 ± 0,1
Гумус, %	2,12 ± 0,31	4,01 ± 0,92	5,38 ± 0,05	4,13 ± 3,19
P ₂ O ₅ , мг/кг	4,00 ± 0,5	3,75 ± 0,25	3,81 ± 0,77	2,75 ± 0,25
K ₂ O, мг/кг	170,0 ± 26,0	225,0 ± 34,0	40,54 ± 3,33	306,0 ± 46,0
NO ₃ ⁻ , мг/кг	36,3 ± 7,3	41,7 ± 8,3	0,95 ± 0,10	30,2 ± 6,0
NH ₄ ⁺ , мг/кг	5,2 ± 0,8	7,5 ± 1,1	423,33 ± 10,47	23,4 ± 2,3

По результатам статистического анализа выявлено, что достоверные отличия общего содержания экстрактивных веществ и отдельных их групп характерны для ПП3 и ПП4 ($p < 0,005$), расположенных в пределах Яганского лесничества. Для ПП Завьяловского лесничества достоверных отличий в содержании экстрактивных веществ не выявлено ($p > 0,05$).

При анализе взаимодействия факторов (жизненного состояния и условий произрастания) установлено, что наибольшая разница по содержанию всех групп экстрактивных веществ связана с жизненным состоянием деревьев ($p < 0,001$), в то время как их местообитание имеет меньшее значение ($p < 0,01$); исключение составляет содержание смол ($p < 0,000$). Результаты дисперсионного анализа свидетельствуют о том, что взаимодействие между двумя факторами несущественное, каждый из них оказывает влияние по отдельности (рис. 3, табл. 4).

Результаты и обсуждение

Изреживание основного древесного полога является основным фактором, который приводит к смене растительного сообщества. На основании полученных данных можно утверждать, что в результате массового усыхания древесных пород исследуемые ПП потеряли основные признаки еловых лесных экосистем и основной ярус начинают формировать мягколиственные породы. На фоне этого происходит развитие луговой растительности, которая образует плотную дернину, не позволяющую укореняться сеянцам ели.

Все перечисленные выше факторы формируют благоприятный фон для развития ксилофагов. Несмотря на то, что в последнее десятилетие (после засухи 2010 г.) агенты климатических факторов (температурный режим, влажность, осадки) были благоприятнее для развития темнохвойных лесов,

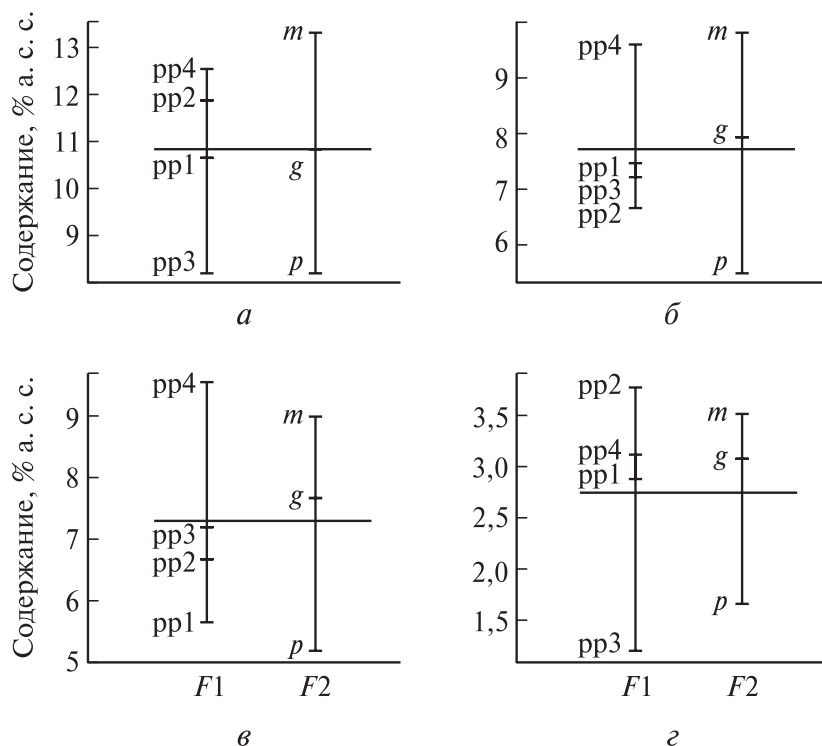


Рис. 3. Общее содержание экстрактивных веществ (а), водорастворимых экстрактивных веществ (б), танинов (в), смолоподобных экстрактивных веществ (г) ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) согласно различным факторам: F1 — пробная площадка: pp1 — ПП1; pp2 — ПП2; pp3 — ПП3; pp4 — ПП4; F2 — жизненное состояние особей: g — хорошее; m —удовлетворительное, p — неудовлетворительное

Fig. 3. The total content of extractive substances (a), water-soluble extractive substances (б), tannins (в), tar-like extractives (г) Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) according to various factors: F1 — trial site: pp1 — PP1; pp2 — PP2; pp3 — PP3; pp4 — PP4; F2 — living condition of individuals: g — good; m — satisfactory, p — unsatisfactory

усыхание их не прекратилось, причем продолжилось на фоне увеличения плотности популяции короедов. Распространение короеда-типографа (*Ips typographus*) является основной причиной гибели ели на территории Удмуртской Республики [21].

В пределах исследуемых территорий нами были выявлены значительные запасы отмершей биомассы хвойных растений с характерными маточными следами ксилофага. Однако у растений, как у любых живых организмов, существуют адаптивные механизмы, обеспечивающие выживание вида в различных стрессовых условиях. Одной из ответных реакций на внешние неблагоприятные факторы (в том числе поражение фитофагами) является синтез ряда вторичных метаболитов с высоким уровнем биологической активности, обеспечивающих биохимическую защиту растений [22, 23].

По полученным результатам изучения содержания экстрактивных веществ в древесине выявлено, что оно тесно связано с жизненным состоянием особей; наибольшее содержание всех групп метаболитов отмечено у особей удовлет-

ворительного жизненного состояния. Деревья данной группы имеют признаки усыхания, однако повышенное содержание экстрактивных веществ в древесине способствует функционированию механизмов защиты. В то же время, значительное варьирование изучаемых биохимических показателей у деревьев удовлетворительного жизненного состояния может свидетельствовать о возможном нарушении гомеостаза. Очевидно, отмеченное нами усиление процессов образования экстрактивных веществ, является одной из стратегий метаболической адаптации растений к действию стрессовых факторов. В частности, экстрактивные вещества повышают устойчивость к фитофагам. Растительные клетки реагируют на механические повреждения или проникновение патогенов повышением образования вторичных метаболитов, в частности танинов и смол, что приводит к снижению выживаемости и плодовитости насекомых, питающихся тканями поврежденных растений [24, 25]. В свою очередь, у особей хорошего жизненного состояния, количественное содержание экстрактивных

Т а б л и ц а 4

Содержание экстрактивных веществ в древесине особей *Picea obovata* Ledeb. различного жизненного состояния Завьяловского, Пригородного и Яганского лесничеств

The content of extractives in the wood of *Picea obovata* Ledeb species of different living states in Zavyalovsky, Suburban and Yagan forestries

Содержание экстрактивных веществ, % а.с.с.	Завьяловское и Пригородное лесничества						Яганское лесничество					
	ПП1, 78 кв. 3 выд.			ПП2, 158 кв., 3 выд.			ПП3, 115 кв., 8 выд.			ПП4, 214 кв., 8 выд.		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Общее содержание: среднее ± ошибка среднего	8,41 ± 0,40	6,78 ± 0,10	9,91 ± 1,74	12,98 ± 0,18	17,04 ± 1,02	7,83 ± 1,28	11,06 ± 0,12	14,90 ± 0,21	5,82 ± 0,65	11,57 ± 0,16	14,48 ± 2,64	9,90 ± 1,74
доверительный интервал для среднего значения при $p < 0,05$	8,23... 8,58	6,37... 7,19	2,43... 17,38	12,20... 13,77	12,65... 21,42	2,32... 13,33	10,53... 11,58	13,99... 15,81	3,02... 8,62	10,87... 12,27	3,10... 25,87	2,43... 17,38
Водорастворимые экстрактивные вещества: среднее ± ошибка среднего	77,20 ± 0,20	66,62 ± 0,09	77,57 ± 1,58	110,25 ± 0,14	111,93 ± 0,57	66,63 ± 1,26	77,98 ± 0,57	99,98 ± 0,14	44,97 ± 0,44	66,41 ± 0,09	110,60 ± 2,33	33,34 ± 0,65
доверительный интервал для среднего значения при $p < 0,05$	6,33... 8,06	6,22... 7,02	0,79... 14,36	9,63... 10,87	9,45... 11,37	1,22... 12,03	5,52... 10,44	9,38... 10,59	3,08... 6,85	6,02... 6,80	0,58... 20,62	0,57... 6,11
Танины: среднее ± ошибка среднего	6,63 ± 0,33	5,83 ± 0,08	4,06 ± 1,35	6,06 ± 0,85	5,83 ± 0,08	4,05 ± 1,34	6,47 ± 0,22	6,72 ± 0,09	3,30 ± 0,45	5,161 ± 0,73	7,78 ± 1,85	2,45 ± 0,31
доверительный интервал для среднего значения при $p < 0,05$	5,99... 7,26	5,67... 5,99	1,42... 6,69	5,23... 8,03	5,48... 6,18	1,74... 9,84	5,50... 7,45	6,31... 7,13	1,35... 5,25	4,84... 5,47	0,19... 5,74	1,13... 3,78
Содержание смолоподобных экстрактивных веществ: среднее ± ошибка среднего	1,21 ± 0,24	0,16 ± 0,01	2,33 ± 0,20	2,74 ± 0,04	5,11 ± 1,59	1,20 ± 0,28	3,07 ± 0,48	4,92 ± 0,07	0,85 ± 0,22	5,16 ± 0,07	3,89 ± 0,44	2,28 ± 0,41
доверительный интервал для среднего значения при $p < 0,05$	0,17... 2,25	0,15... 0,16	1,47... 3,19	2,57... 2,90	1,72... 11,94	0,01... 2,38	1,00... 5,14	4,62... 5,22	0,08... 1,77	4,85... 5,47	2,01... 5,76	0,52... 4,05

Примечание. Жизненное состояние особей: 1 — хорошее, 2 — удовлетворительное, 3 — неудовлетворительное; а.с.с. — абсолютное сухое состояние.

веществ находится в более стабильном состоянии (наблюдается меньший диапазон варьирования) при относительно высоких средних значениях. Для особей неудовлетворительного жизненного состояния отмечены наименьшие значения исследуемых биохимических показателей, что свидетельствует о нарушении и отсутствии процессов биохимической регуляции.

Выводы

В результате проведенных исследований можно констатировать, что в темнохвойных насаждениях идет активная смена растительного сообщ-

ества в результате деградации доминантного яруса под воздействием короеда-типографа, что служит одной из основных причин гибели ели на территории Удмуртской Республики. Насаждения ели характеризуются низкой полнотой деревьев основного полога, в результате чего происходит сукцессионная стадия смены темнохвойного леса на мягколиственный. Одним из внутренних механизмов, как ответной реакции на внешние неблагоприятные факторы (в том числе и на повреждение органов фитофагами) является усиление процессов образования вторичных метаболитов, в частности танинов и смол. Полученные нами

результаты биохимического анализа древесины показали, что содержание экстрактивных веществ тесно связано с жизненным состоянием деревьев. Вероятно, что высокое содержание танинов и смол у ослабленных деревьев свидетельствует о мобилизации внутренних ресурсов растения. Таким образом, содержание экстрактивных веществ может быть индикатором состояния еловых пород и использовано при отборе отдельных особей деревьев для создания устойчивых лесонасаждений в процессе лесокультурных работ. Однако для более полного понимания процессов образования и динамики содержания экстрактивных веществ в древесине растений и связи с устойчивостью древесных пород требуется серия дополнительных исследований и калибровка данных с учетом климатических факторов и степени поражения патогенными агентами.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-00353 А.

Список литературы

- [1] Magney T., Bowling D., Logan B., Grossmann K., Stutz J., Blanken P., Burns S., Cheng R., Garcia M., Köhler P., Lopez S., Parazoo N., Raczka B., Schimel D., Frankenberg C. Mechanistic evidence for tracking the seasonality of photosynthesis with solar-induced fluorescence // PNAS, 2019, v. 116(24), pp. 11640–11645. URL: <https://doi.org/10.1073/pnas.1900278116>
- [2] Jose F. Negrón Biological Aspects of Mountain Pine Beetle in Lodgepole Pine Stands of Different Densities in Colorado // USA Forests, 2019, v, 10(1), p. 18. URL: <https://doi.org/10.3390/f10010018>
- [3] Маслов А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.
- [4] Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. Picea abies in Europe: distribution, habitat, usage and threats European Atlas of Forest Tree Species. Luxembourg: Publication Office of the European Union, 2016, pp. 114–116.
- [5] Алябьев А.Ф. Усыхание ельников Подмосковья // Вестник МГУЛ – Лесной вестник, 2013. № 6 (98). С. 159–166.
- [6] Иванчина Л.А., Залесов С.В. Влияние типа леса на устойчивость еловых древостоев Прикамья // Пермский аграрный вестник, 2017. № 1 (17). С. 38–43.
- [7] Kirker G.T., Blodgett A.B., Arango R.A., Lebow P.K., Clausen C. A. The role of extractives in naturally durable wood species // International Biodeterioration & Biodegradation, 2013, v. 82, pp. 53–58.
- [8] Scheffer T.C., Morrell J.J. Natural Durability of Wood: A Worldwide // Checklist of Species Research Contribution. 22 Forest Research Laboratory. Oregon State University, 1998, p. 58.
- [9] Yang D.Q. Potential utilization of plant and fungal extracts for wood protection // Forest Product Journal, 2009, pp. 37–39.
- [10] Singh T., Singh A.P. A review of natural products as wood protectant // Wood Science Technology, 2012, pp. 851–870.
- [11] Fedorova T.E., Fedorov S.V., Babkin V.A. Oligolignans in the wood of *Picea obovata* Ledeb // Russian Journal of Bioorganic Chemistry, 2016, v. 42, no. 7, pp. 712–715. DOI: 10.1134/S1068162016070062.
- [12] Бабкин В.А. Экстрактивные вещества древесины лиственницы: химический состав, биологическая активность, перспективы практического использования // Инноватика и экспертиза, 2017. Выпуск 2(20). С. 210–223.
- [13] Scheffer T.C., Cowling E.B. Natural resistance of wood to microbial deterioration // Annual Review of Phytopathology, 1966, pp. 147–168.
- [14] География Удмуртии: природные условия и ресурсы / Под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. 256 с.
- [15] Ушаков А.И. Лесная таксация и лесоустройство. М.: МГУЛ, 1997. 176 с.
- [16] Григорьев В.П., Рихтер И.Э., Лахтанова Л.И., Меркуль Г.В. Практикум по лесоводству. Минск: Выш. шк., 1989. С. 10–13.
- [17] Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Экология, 1991. 320 с.
- [18] Розенберг В.А. О выходе деловой древесины из усыхающих и сухих стволов аянской ели // Сообщения Дальневосточного филиала АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 3–7.
- [19] Любарский Л.В. Санитарное состояние лесов Дальнего Востока и пути их оздоровления // Вопр. развития лесного хозяйства и лесной промышленности Дальнего Востока. М., Л.: Изд. АН СССР, 1955. 175 с.
- [20] Трегубов В.П. Растительные ресурсы Комсомольского района // Амурский сборник. Хабаровск: Дальневосточное отделение АН СССР, 1960. С. 310–329.
- [21] Краткий обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Удмуртской Республики за 2013 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2014 год, Ижевск, 2014. 44 с.
- [22] Прусакова Л.Д., Кефели В.И., Белоухов С.Л., Вакуленко В.В., Кузнецова С.А. Роль фенольных соединений в растениях // Агрохимия, 2008. № 7. С. 58–98.
- [23] Бахтенко Е.Ю., Курапов П.Б. Многообразие вторичных метаболитов высших растений: учебное пособие для студентов высших учебных заведений. Вологда: Вологодский гос. пед. ун-т, 2008. 264 с.
- [24] Мартмянов В.В. Значение фенольных соединений при индукции ответа березы повислой на ее повреждение гусеницами непарного шелкопряда // Материалы докл. VII Междунар. симп. по фенольным соединениям: Фундаментальные и прикладные аспекты, Москва, 19–23 октября 2009 г. М.: Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, 2009. С. 165–166.
- [25] Зиновьева С.В., Васюкова Н.И., Удалова Ж.В., Герасимова Н.Г., Озерцовская О.Л. Участие салициловой кислоты в устойчивости растений к паразитическим нематодам / Материалы докл. VII Междунар. симп. по фенольным соединениям: Фундаментальные и прикладные аспекты, Москва, 19–23 октября 2009 г. М.: Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, 2009. С. 99–100.

Сведения об авторах

Ведерников Константин Евгеньевич — канд. биол. наук, доцент кафедры инженерной защиты окружающей среды, ФГБОУ ВО Удмуртский государственный университет, wke-les@rambler.ru

Загребин Егор Александрович — ассистент кафедры инженерной защиты окружающей среды, ФГБОУ ВО Удмуртский государственный университет, i.am.yeti@yandex.ru

Бухарина Ирина Леонидовна — д-р биол. наук, зав. кафедрой инженерной защиты окружающей среды, ФГБОУ ВО Удмуртский государственный университет, buharin@udmlink.ru

Поступила в редакцию 06.02.2020.

Принята к публикации 10.04.2020.

ASSESSMENT OF SPRUCE STANDS IN CONIFEROUS-BROAD-LEAVED ZONE IN EUROPEAN PART OF RUSSIA

K.E. Vedernikov, E.A. Zagrebin, I.L. Buharina

Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Udmurt State University», 1, Universitetskaya st., 426034, Izhevsk, Republic of ANS, Russia

wke-les@rambler.ru

The paper presents the results of research on the features of the biochemical composition of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the conditions of their mass shrinkage on the territory of the Udmurt Republic (Russia). The taxational description of plantings is carried out by the enumerative method. The study of the biochemical composition of wood is presented by the content of extractive substances in individuals of different life States. It was found that the plantings on trial areas are characterized by low density of trees of the main tier. According to the biochemical analysis, the highest content of extractive substances was observed in individuals of good and satisfactory life condition. In trees of unsatisfactory condition, biochemical parameters were low, which is due to the lack of self-regulation in dead wood. It is obvious that the studied substances play an important role in the adaptive reactions of Siberian spruce, and the increase in their production is a response to negative environmental factors.

Keywords: stability, death of spruce trees, vital state, *Picea obovata*, extractive substances

Suggested citation: Vedernikov K.E., Zagrebin E.A., Buharina I.L. *Osobennosti biokhimicheskogo sostava drevesiny eli v nasazhdeniyakh, podverzhennykh usykhaniyu, v khvoyno-shirokolistvennoy zone evropeyskoy chasti Rossii* [Assessment of spruce stands in coniferous-broad-leaved zone in european part of Russia]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2020, vol. 24, no. 4, pp. 33–42. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-4-33-42

References

- [1] Magney T., Bowling D., Logan B., Grossmann K., Stutz J., Blanken P., Burns S., Cheng R., Garcia M., Köhler P., Lopez S., Parazoo N., Raczka B., Schimel D., Frankenberg C. Mechanistic evidence for tracking the seasonality of photosynthesis with solar-induced fluorescence. *PNAS*, 2019, v. 116(24), pp. 11640–11645. URL: <https://doi.org/10.1073/pnas.1900278116>
- [2] Jose F. Negrón Biological Aspects of Mountain Pine Beetle in Lodgepole Pine Stands of Different Densities in Colorado. *USA Forests*, 2019, v. 10(1), p. 18. URL: <https://doi.org/10.3390/f10010018>
- [3] Maslov A.D. *Koroed-tipograf i usyhanie elovykh lesov* [Bark beetle-typographer and shrinking of spruce forests]. Moscow: All-Russian Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry (ARRISMF), 2010, 138 p.
- [4] Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats European Atlas of Forest Tree Species. Luxembourg: Publication Office of the European Union, 2016, pp. 114–116.
- [5] Alyabyev A.F. Drying of spruce forests near Moscow. *Moscow state forest university bulletin – Lesnoy vestnik*, 2013, no. 6 (98), pp. 159–166.
- [6] Ivanchina L.A., Zalesov S.V. *Vliyaniye tipa lesa na ustoychivost' elovykh drevostoev Prikam'ya* [Influence of the type of forest on the stability of spruce stands of Prikamye] *Permskiy agrarnyy vestnik* [Perm Agrarian Bulletin], 2017, no. 1 (17), pp. 38–43.
- [7] Kirker G.T., Blodgett A.B., Arango R.A., Lebow P.K., Clausen C.A. The role of extractives in naturally durable wood species. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2013, v. 82, pp. 53–58.
- [8] Scheffer T.C., Morrell J.J. *Natural Durability of Wood: A Worldwide Checklist of Species Research Contribution*. 22 Forest Research Laboratory. Oregon State University, 1998, p. 58.
- [9] Yang D.Q. Potential utilization of plant and fungal extracts for wood protection. *Forest Product Journal*, 2009, pp. 37–39.
- [10] Singh T., Singh A.P. A review of natural products as wood protectant. *Wood Science Technology*, 2012, pp. 851–870.
- [11] Fedorova T.E., Fedorov S.V., Babkin V.A. Oligolignans in the wood of *Picea obovata* Ledeb. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*, 2016, v. 42, no. 7, pp. 712–715. DOI: 10.1134/S1068162016070062

- [12] Babkin V.A. *Ekstraktivnye veshchestva drevesiny listvennitsy: khimicheskiy sostav, biologicheskaya aktivnost', perspektivy prakticheskogo ispol'zovaniya* [Extractives of larch wood: chemical composition, biological activity, prospects for practical use] *Innovatika i ekspertiza* [Innovation and Expertise], 2017, iss. 2 (20), pp. 210–223.
- [13] Scheffer T.C., Cowling E.B. Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Annual Review of Phytopathology*, 1966, pp. 147–168.
- [14] *Geografiya Udmurtii: prirodnye usloviya i resursy* [Geography of Udmurtia: natural conditions and resources]. Ed. I.I. Rysin. Izhevsk: Publ. House «Udmurt University», 2009, part 1, 256 p.
- [15] Ushakov A.I. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo* [Forest taxation and forest inventory]. Moscow: MGUL, 1997, 176 p.
- [16] Grigor'ev V.P., Rikhter I.E., Lakhtanova L.I., Merkul' G.V. *Praktikum po lesovodstvu* [Workshop on forestry]. Minsk: Vysh. school, 1989, pp. 10–13.
- [17] Obolenskaya A.V., El'nitskaya Z.P., Leonovich A.A. *Laboratornye raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy* [Laboratory work on the chemistry of wood and cellulose]. Moscow: Ecology, 1991, 320 p.
- [18] Rozenberg V.A. *O vykhode delovoy drevesiny iz usykhayushchikh i sukhikh stvolov ayanskoy eli* [On the yield of commercial wood from drying and dry trunks of Ayan spruce]. *Soobshcheniya Dal'nevostochnogo filiala AN SSSR* [Messages of the Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences], 1950, iss. 1, pp. 3–7.
- [19] Lyubarskiy L.V. *Sanitarnoe sostoyanie lesov Dal'nego Vostoka i puti ikh ozdorovleniya* [Sanitary condition of the forests of the Far East and ways of their recovery] *Voprosy razvitiya lesnogo khozyaystva i lesnoy promyshlennosti Dal'nego Vostoka* [Issues of the development of forestry and forest industry of the Far East]. Moscow, Leningrad: Ed. USSR Academy of Sciences, 1955, 175 p.
- [20] Tregubov V.P. *Rastitel'nye resursy Komsomol'skogo rayona* [Plant resources of the Komsomolsky district]. *Amurskiy sbornik* [Amur collection]. Khabarovsk: FEB Academy of Sciences of the USSR, 1960, pp. 310–329.
- [21] *Kratkiy obzor sanitarnogo i lesopatologicheskogo sostoyaniya lesov Udmurtskoy Respubliki za 2013 god i prognoz lesopatologicheskoy situatsii na 2014 god* [A brief review of the sanitary and forest-pathological condition of the forests of the Udmurt Republic for 2013 and the forecast of the forest-pathological situation for 2014]. Izhevsk, 2014, 44 p.
- [22] Prusakova L.D., Kefeli V.I., Belopukhov S.L., Vakulenko V.V., Kuznetsova S.A. *Rol' fenol'nykh soedineniy v rasteniyakh* [The role of phenolic compounds in plants]. *Agrokimiya* [Agrochemistry], 2008, no. 7, pp. 58–98.
- [23] Bakhtenko E.Yu., Kurapov P.B. *Mnogoobrazie vtorichnykh metabolitov vysshikh rasteniy* [Variety of secondary metabolites of higher plants]. Vologda: Vologda State. Ped Univ., 2008, 264 p.
- [24] Martem'yanov V.V. *Znachenie fenol'nykh soedineniy pri induksii otveta berezy povisloy na ee povrezhdenie gusenitsami neparnogo shelkopryada* [The significance of phenolic compounds in the induction of a response of birch hanging on its damage by unpaired silkworm caterpillars]. *Materialy dokladov VII Mezhdunarodnogo simpoziuma po fenol'nykh soedineniyam: Fundamental'nye i prikladnye aspekty* [Proceedings of the VII International Symposium on Phenolic Compounds: Fundamental and Applied Aspects], Moscow, October 19–23, 2009. Moscow: K.A. Timiryazev RAN, 2009, pp. 165–166.
- [25] Zinov'eva S.V., Vasyukova N.I., Udalova Zh.V., Gerasimova N.G., Ozeretskoyanskaya O.L. *Uchastie salitsilovoy kisloty v ustoychivosti rasteniy k paraziticheskim nematodam* [The participation of salicylic acid in plant resistance to parasitic nematodes] *Materialy dokladov VII Mezhdunarodnogo Simpoziuma po fenol'nykh soedineniyam: Fundamental'nye i prikladnye aspekty* [Materials of reports of the VII International Symposium on Phenolic Compounds: Fundamental and Applied Aspects], Moscow, October 19–23, 2009. Moscow: K.A. Timiryazev RAN, 2009, pp. 99–100.

Authors' information

Vedernikov Konstantin Evgenievich — Cand. Sci. (Biology), Associate Professor of the Department of Environmental Engineering, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Udmurt State University», wke-les@rambler.ru

Zagrebin Egor Aleksandrovich — Assistant of the Department of environmental engineering, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Udmurt State University», i.am.yeti@yandex.ru

Bukharina Irina Leonidovna, — Dr. Sci. (Biology), Head of the Department of environmental engineering, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Udmurt State University», buharin@udmlink.ru

Received 06.02.2020.

Accepted for publication 10.04.2020.