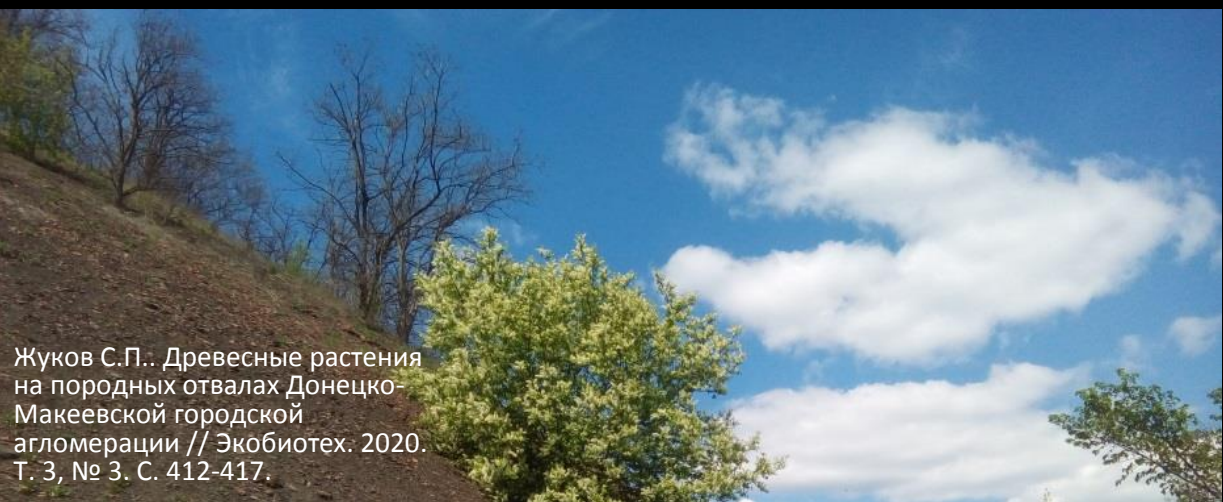
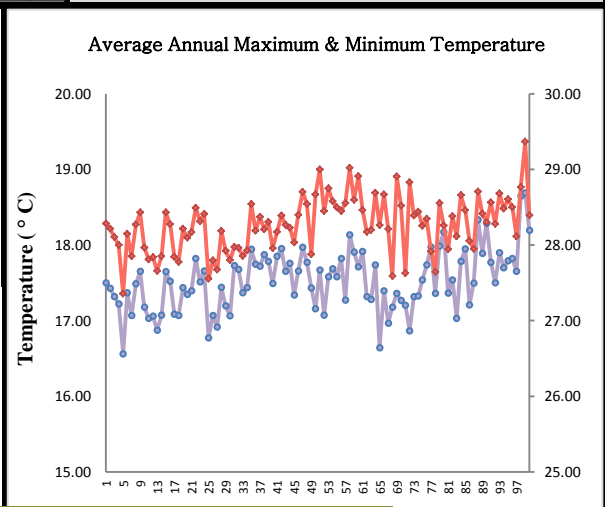
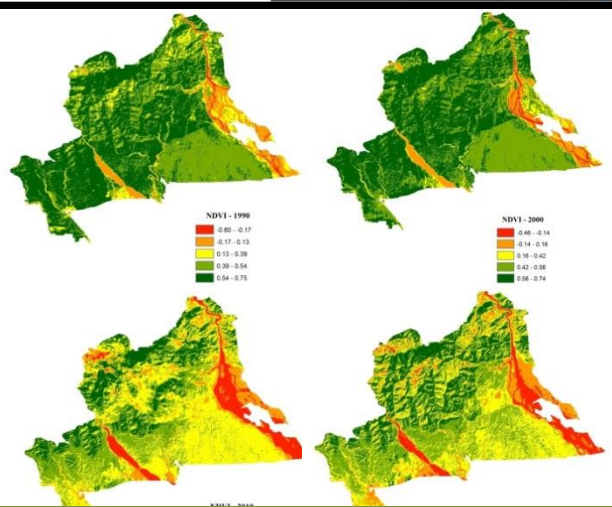
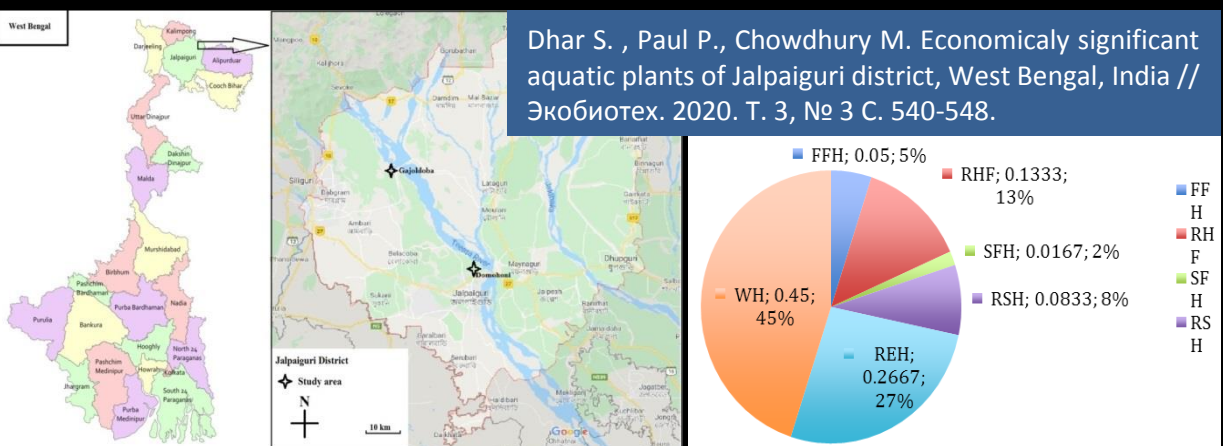


Электронный рецензируемый журнал Уфимского Института биологии
Уфимского Федерального Исследовательского Центра РАН

Published by Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, RAS
prospekt Oktyabrya 69, Ufa, 450054 Russia



Жуков С.П.. Древесные растения на породных отвалах Донецко-Макеевской городской агломерации // Экобиотех. 2020. Т. 3, № 3. С. 412-417.



Choudhury T., Roy P.P.. Habitat destruction and its probable impact on wildlife in Mahananda wildlife sanctuary // Экобиотех. 2020. Т. 3, № 3 С. . 549-562



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



СОДЕРЖАНИЕ ЭКСТРАКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ В ДРЕВСИНЕ *PICEA OBOVATA* LEDEB. В МЕСТАХ ИХ АКТИВНОГО УСЫХАНИЯ

Ведерников К.Е.*, Бухарина И.Л.,
Загребин Е.А., Григорьев Р.А.

Удмуртский государственный университет, Ижевск (Россия)

*E-mail: wke-les@rambler.ru

В работе представлены результаты исследований по изучению особенностей биохимического состава древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях их массового усыхания на территории Удмуртской Республики. Одним из внутренних механизмов, который является ответной реакцией на внешние неблагоприятные факторы является усиление процессов образования вторичных метаболитов, в частности танинов. Полученные нами результаты биохимического анализа древесины показали, что содержание экстрактивных веществ тесно связано с жизненным состоянием деревьев. Наиболее высокое содержание экстрактивных веществ отмечено у особей хорошего и удовлетворительного жизненного состояния. Очевидно, что экстрактивные вещества в древесине играют большую роль в адаптивных реакциях ели сибирской, и усиление их выработки является ответной реакцией на негативные факторы среды. Исследование финансируется при поддержке гранта РФФИ № 19-04-00353 А.

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

EXTRACTIVE SUBSTANCES CONTENT IN WOOD OF *PICEA OBOVATA* LEDEB. IN PLACES WHERE THEY ARE ACTIVELY DRYING OUT

Vedernikov K.E.*, Bukharina I.L.,
Zagrebina E.A., Grigoriev R.A.

Udmurt State University, Izhevsk (Russia)

*E-mail: wke-les@rambler.ru

The paper presents the results of research on the study of the peculiarities of the biochemical composition of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the conditions of their mass drying on the territory of the Udmurt Republic. One of the internal mechanisms that are a response to external adverse factors is the strengthening of the formation of secondary metabolites, in particular, tannins. Our results of biochemical analysis of wood showed that the content of extractive substances is closely related to the vital state of trees. The highest content of extractive substances was observed in individuals of good and satisfactory life condition. It is evident that extractive substances in wood play a large role in the adaptive reactions of Siberian spruce, and increasing their production is a response to adverse environmental factors. The study is funded with the support of RFBR grant No. 19-04-00353 A.

Keywords: spruce death, vital condition, stability, *Picea obovata*, extractive substances, tannins

Поступила в редакцию: 08.04.2020

DOI: [10.31163/2618-964X-2020-3-3-360-369](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-3-360-369)

ВВЕДЕНИЕ

Гибель хвойных насаждений в России известны с XIX столетия. Эти явления были связаны, в большинстве случаев, с неблагоприятными климатическими условиями [Чертовской, 1978; Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992]. Однако, уже к концу XX столетия массовые усыхания лесов России приняли каскадный характер, охватывая все больше регионов и стран, приобретая масштаб экологической катастрофы [Федоров, Сарнацкий, 2005; Grodzki, Oszako, 2006; Tuffen, Grogan, 2019]. Наиболее значительно явление гибели лесов было отмечено после аномально высоких температур 2010 г., когда в РФ начали усыхать еловые насаждения на значительных площадях [Маслов, 2010; Иванчина, Залесов, 2017].

В этих обстоятельствах широкие возможности по изучению устойчивости еловых насаждений открывают исследования в области экологической биохимии древесины. Древесина хвойных пород – это сложное структурное формирование, состоящее из полимерных структурных компонентов (целлюлоза, гемицеллюлозы и лигнин) и неструктурных компонентов (экстрактивных веществ, золы и других). Важную защитную функцию древесины хвойных выполняют экстрактивные вещества, которые используются в качестве защитных соединений в процессе жизнедеятельности растений при действии внешних экологических стрессов. Изучение экстрактивных веществ в древесине наиболее активно ведутся в зарубежных странах, где эти вещества рассматриваются как естественные ингибиторы активности древесной микробиоты [Kirker et al., 2013], а также с целью познания природы этих веществ [Scheffer, Morrell, 1998; Yang, 2009; Singh, Singh, 2012].

Структура древесины и ее биохимическая составляющая могут меняться под влиянием различного рода факторов. На биохимические особенности древесины в т.ч. и содержание экстрактивных веществ оказывает влияние не только индивидуальные особенности особи, но и ее состояние [Scheffer, Cowling, 1966]. Для выявления этих закономерностей необходимо иметь более или менее отчетливое представление о влиянии, оказываемом отдельными экологическими факторами. Целью наших исследований являлось изучение содержания компонентного состава экстрактивных веществ в древесине ели у особей различного жизненного состояния в местах их массового усыхания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Удмуртской Республики (Далее – УР, площадь – 42,06 тыс. км²). Удмуртия расположена в Европейской части РФ, в бассейнах таких крупных рек как Кама и Вятка, между параллелями 56°00' и 58°30' северной широты, меридианами 51°15' и 54°30' восточной долготы. Территория УР вытянута с севера на юг примерно на 320 км, с запада на восток – на 200 км. Значительная вытянутость территории с севера на юг и холмисто-увалистый рельеф Республики обуславливает значительные отличия по температуре, влажности, ветрового режима, количеству осадков между северной и южной ее частью. В связи с этим, территория УР расположена в пределах двух ландшафтных зон: таежной (бореальной/южно-таежная зона) и подтаежной (бореальной-суббореальной/зона хвойно-широколиственных лесов). Зональная граница совпадает с северной границей ареала *Quercus* и *Corylus*, условно ее проводят между населенными пунктами республики Вавож – Нылга – Ижевск-Воткинск (География Удмуртии ..., 2009).

Для оценки таксационных параметров и состояния еловых насаждений закладывались пробные площади размером 100×100 м. Пробные площади (Далее – ПП) были заложены в трех лесничествах (Завьяловское, Яганское, Можгинское), располагающихся в подтаежной (бореальной-суббореальной/зона хвойно-широколиственных лесов) зоне. В каждом лесничестве были заложены по три пробные площади. Пробные площади закладывались в насаждениях с преобладанием ели, в местах массового усыхания, в кисличных типах леса (Екс).

На пробных площадях отбирались пробы почв для агрохимических анализов методом конверта, в результате чего формировалась смешанная проба. Агрохимический анализ проводился путем определения следующих показателей: рН_{КСL}; содержание органического вещества (гумуса); содержание аммонийного азота; нитратов; подвижных форм калия и фосфора (мг/кг почвы); плотность сложения и влажность почв. Исследования проводились в

аккредитованной лаборатории АО «Агрохимцентр Удмуртский» (номер в реестре аккредитованных лиц ФСА Росаккредитация - №РА.RU.21 ПА 13 от 16.08.2016 г.).

С целью характеристики насаждений применялся перечислительный метод таксации. Диаметр деревьев определялся при помощи мерной вилки, возраст – при помощи возрастного бурава Haglof-350 мм, высота – при помощи высотомера Forestry Pro Nikon. Таксационные параметры насаждения (средний диаметр, средняя высота, средний возраст, полнота, состав) определялись пересчетными методами по общепринятой методике [Ушаков, 1997].

По жизненному состоянию деревья делились на три группы: 1) хорошего (крона густая или слегка изрежена, хвоя зеленая/светло-зеленая; отдельные ветви засохли); 2) удовлетворительного (крона ажурная; хвоя светло-зеленая); 3) неудовлетворительное жизненное состояние (усыхание ветвей до 2/3 кроны; крона сильно ажурная; хвоя от желто-зеленой до красно-бурой или отсутствует; рост очень слабый или отсутствует; кора частично опала, погибшие особи). Для изучения биохимических особенностей древесины ели в пределах каждой группы отбирались по три особи.

Для анализов древесины керны у особей различного жизненного состояния отбирали при помощи возрастного бура на высоте 0,3 м от корневой шейки дерева. Экстрактивные вещества 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 вещества - спирто-толуольной смесью. Содержание танинов в растворе определяли при помощи спектрофотометра ПЭ-5400УФ при длине волны 277 нм. Количественное содержание экстрактивных веществ определяли % на абсолютно сухое состояние (Далее – а.с.с.) [Оболенская, Ельницкая, Леонович, 1991].

Статистическую обработку результатов исследования проводили с использованием пакета статистических программ Statistica 5.5. Использовались методы дисперсионного анализа (метод множественного сравнения LCD-test) и метод описательной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Насаждения на исследуемых пробных площадях характеризуется низкой полнотой деревьев основного яруса, со значительным количеством сухостойных деревьев (абсолютная полнота от 2,95 до 11,1 м²/га). Все исследуемые насаждения относятся к средневозрастным. Таксационное описание насаждений на пробных площадях приведено в таблице 1.

По данным перечислительной таксации на всех участках отмечен довольно большой запас сухостойной древесины. В зависимости от ПП ее запас составляет 31,1-93,8 м³/га, т.о. возрастает риск возникновения и распространения лесных пожаров. На пробных площадях в Яганском лесничестве запас отмершей древесины превышает запас древесины живых деревьев, а в Завьяловском лесничестве на сухостойную древесину приходится более 50% от запаса древесины живых деревьев. В Можгинском лесничестве на ПП-х состоянии еловых насаждений оказалось лучше в сравнении с насаждениями в других лесничествах, особенно на третьей ПП. Основной причиной гибели ели на территории УР является распространение короеда-типографа (*Ips typographus* L.) (Лесной план УР, 2019). Это подтверждается и

нашими исследованиями. На погибших деревьях выявлены характерные маточные следы ксилофага, кроме первой и третьей ПП Можгинского лесничества.

Таблица 1. Средние таксационные характеристики насаждений на пробных площадях

№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (квартал, выдел)	A _{ср} ±m, лет	H _{ср.} ±m, м	D _{ср.1,3} ±m, см	$\frac{\Sigma G,}{M, m^3}$ м ² /га	$\Sigma G,$ м ² /га*	M, м ³ **	Состав
								Кол-во дер. на ПП (% усыхающих и погибших)
1	Завьяловское, Пригородное (78,3)	70±2,3	21±0,6	27,9±0,4	$\frac{10,7}{107,0}$	14,9	67,2	<u>9Е1П+Б</u> 260 (47,7)
2	Завьяловское, Пригородное (158,3)	67±3,8	23±0,6	26,0±0,3	$\frac{11,1}{119,9}$	17,9	87,5	<u>9Е1П</u> 324 (38,3)
3	Завьяловское, Заречное (66,18)	60±1,8	20±0,8	26,9±0,3	$\frac{22,0}{198,0}$	27,4	48,6	<u>9Е1П+Ос</u> 464(25,6)
1	Яганское (115, 8)	60±1,7	18±0,5	25,9±0,8	$\frac{6,0}{52,8}$	16,6	93,8	<u>10Е+П</u> 252 (50,8)
2	Яганское (214, 8)	65±1,6	22±0,3	21,4±0,4	$\frac{2,95}{30,7}$	5,9	31,1	<u>10Е</u> 155 (56,1)
3	Яганское (363,13)	60±1,1	18±0,7	20,3±0,2	$\frac{7,0}{61,6}$	15,1	71,5	<u>10Е</u> 155 (57,4)
1	Можгинское, Пычасское (70, 24)	60±1,6	23±0,6	25,7±0,5	$\frac{16,6}{178,8}$	33,0	178,1	<u>9Е1П+Лп</u> 383 (56,7)
2	Можгинское, Пычасское (68, 30)	50±1,1	20±0,9	22,6±0,3	$\frac{15,2}{145,7}$	25,5	99,5	<u>9Е1П</u> 408 (50,2)
3	Можгинское, Нышинское (35, 12)	60±1,5	19±0,5	19,1±0,2	$\frac{28,8}{264,9}$	35,0	57,5	<u>9Е1С+Б</u> 456 (20,1)

Приложение: * - абсолютная полнота с учетом сухостойных деревьев

** - запас сухостойной древесины на пробной площади

Почвы на ПП площадях отражают общую характеристику региональных лесных почв с довольно кислой средой. Реакция почвенного раствора колеблется от сильно кислой (3,9 ед. рН) до средней (5,2 ед. рН). Высокое содержание органического вещества выявлено на пробных площадях Завьяловского (ПП 3 – 13,8%) и Можгинского лесничеств (ПП 1 – 12,6%). В исследованных почвах содержание подвижного фосфора очень низкое и только на ПП 1 в Можгинском лесничестве низкое (43 мг/кг) и на ПП 3 в Завьяловском лесничестве среднее (54 мг/кг) содержание. По содержанию подвижного калия почвы на исследованных ПП отличаются значительно. Очень низкое содержание калия отмечено на ПП 1 и ПП 2 в Яганском лесничестве, низкое на ПП 3 Яганского и ПП 3 Можгинского лесничествах. Среднее содержание отмечено на ПП 1 и 2 Можгинского лесничества. На пробных площадях Завьяловского лесничества содержание калия варьирует от повышенного (ПП 1 и 3) до высокого (ПП 2). Особенности агрохимического состава почвы на ПП 1 в Можгинском лесничестве и ПП 3 в Завьяловском лесничестве отражает наличие довольно плодородных серых лесных почв.

Сравнительное исследование общего содержания экстрактивных веществ в древесине ели у особей различного жизненного состояния методом дисперсионного анализа выявило, что на общее содержание экстрактивных веществ в древесине оказывают условия произрастания (лесничество и ПП) и взаимодействие факторов (лесничества, ПП и состояние растений). Результаты взаимодействия факторов представлены в таблице 2 и на рисунке 1.

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа по общему содержанию экстрактивных веществ в древесине *Picea obovata* Ledeb.

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	2	307,51	54	13,66	22,51	<0,05
2	2	438,50	54	13,66	32,10	<0,05
3	2	8,70	54	13,66	0,64	>0,05
12	4	184,41	54	13,66	13,50	<0,05
13	4	23,52	54	13,66	1,72	>0,05
23	4	41,82	54	13,66	3,06	<0,05
123	8	33,19	54	13,66	2,43	<0,05

Примечание: * 1 – лесничества, 2 – пробные площади, 3 – жизненное состояние растений

Результаты дисперсионного анализа выявили, что на общее содержание экстрактивных веществ в древесине оказывают условия произрастания (лесничество и ПП $p < 0,05$) и взаимодействие факторов (лесничества, ПП и состояние растений $p < 0,05$). Результаты взаимодействия факторов представлены на рисунке 1.

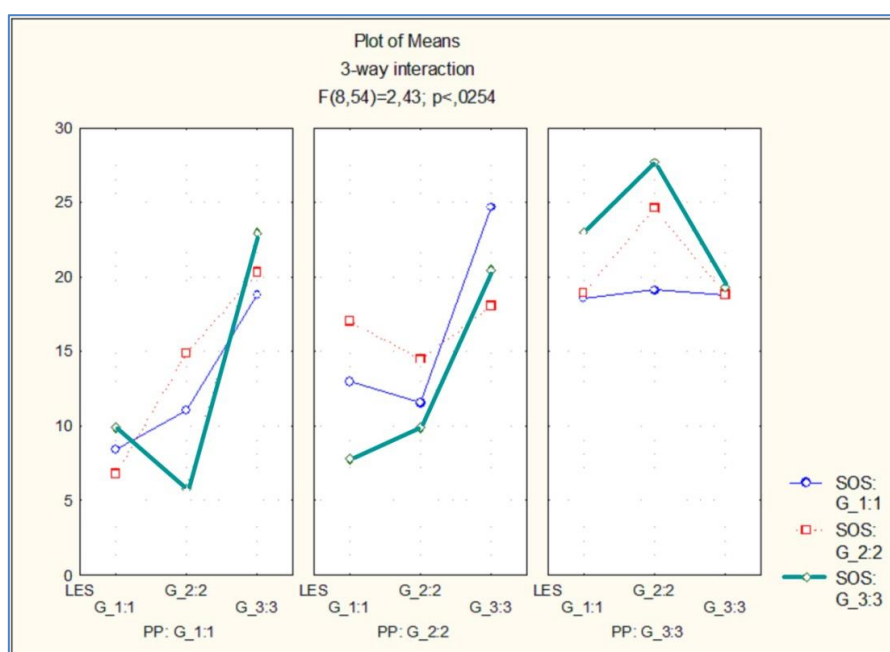


Рис. 1. Общее содержание экстрактивных веществ в древесине при взаимодействии факторов.

(PP G_1:1 – пробная площадь №1, G_2:2 – пробная площадь №2, G_3:3 – пробная площадь №3;
 LES G_1:1 – Завьяловское лесничество, LES G_2:2 – Яганское лесничество, LES G_3:3 – Можгинское лесничество;
 SOS G_1:1 – хорошее состояние, SOS G_2:2 – удовлетворительное состояние, SOS G_3:3 – неудовлетворительное состояние)

По результатам наших исследований вариация экстрактивных веществ наблюдается в широком диапазоне. В зависимости от лесничества, пробной площади и состояния особей экстрактивные вещества изменяются от 5,82 до 27,67% от а.с.с.

Особая картина отмечается в Можгинском лесничестве. Вне зависимости от условий произрастания (ПП) и жизненного состояния достоверных отличий между растениями не выявлено. Более стабильные показатели экстрактивных веществ в данном лесничестве обусловлены отсутствием реакции особей на раздражители. По результатам натурных обследований на ПП-х (1 и 3) нами не были зафиксированы следы жизнедеятельности короеда-типографа. На ПП 2 нами выявлены очаги усыхания ели. Очаг погибающих (погибших) растений представлял собой локально расположенные растения от 2 до 8 шт. У погибших растений на стволе наблюдались вылетные отверстия насекомых. На данной

пробной площади отмечено статистически достоверное отличие по содержанию экстрактивных веществ у растений различного жизненного состояния (рис. 2).

Определение компонентного состава экстрактивных веществ на фоне неблагоприятных факторов, позволяет достичь понимания работы иммунного механизма растительного организма.

Исследования по содержанию смолоподобных веществ в древесине при взаимодействии факторов выявило, что значимым фактором являются условия произрастания ($p < 0,05$), при этом жизненное состояние растений не влияет на содержание этих веществ в древесине ($p > 0,05$).

Результаты дисперсионного анализа выявили, что на содержание водорастворимых экстрактивных веществ значимое влияние оказывают условия произрастания (лесничество и ПП) и взаимодействие факторов (состояние и условия произрастания) (табл. 3).

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа по содержанию водорастворимых экстрактивных веществ в древесине *Picea obovata* Ledeb.

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	2	201,74	54	7,27	27,73	<0,05
2	2	502,29	54	7,27	69,05	<0,05
3	2	9,15	54	7,27	1,26	>0,05
12	4	146,03	54	7,27	20,07	<0,05
13	4	12,153	54	7,27	1,67	>0,05
23	4	32,65	54	7,27	4,49	<0,05
123	8	16,11	54	7,27	2,21	<0,05

Примечание: * 1 – лесничества, 2 – пробные площади, 3 – жизненное состояние растений

Однако, анализируя графические данные взаимодействия факторов, оказывающих влияние на содержание водорастворимых веществ в древесине, можно утверждать, что количественные изменения общего содержания экстрактивных веществ происходит за счет группы водорастворимых веществ (рис.2).

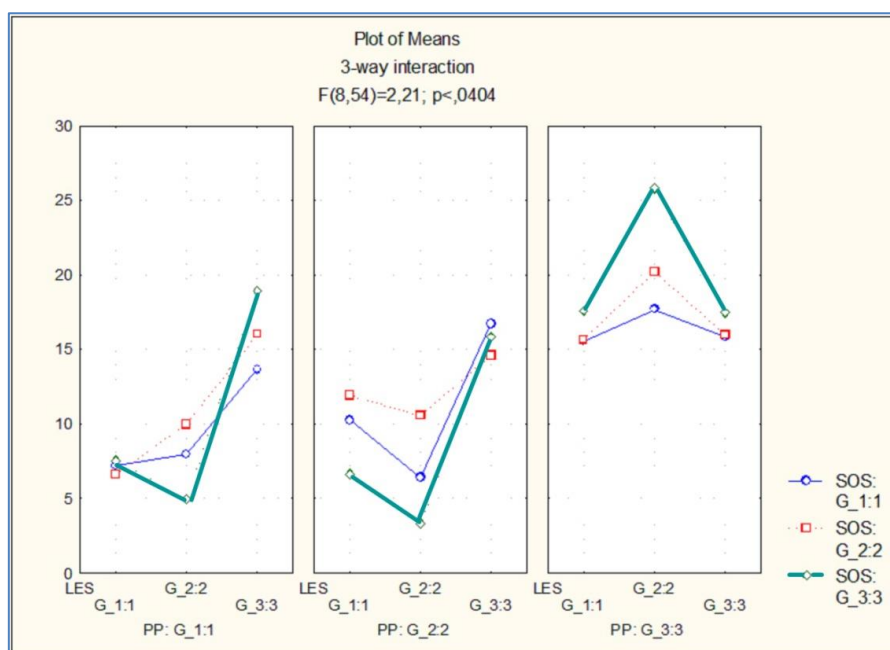


Рис. 2. Содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине при взаимодействии факторов. (PP G_1:1 – пробная площадь №1, G_2:2 – пробная площадь №2, G_3:3 – пробная площадь №3; LES G_1:1 – Завьяловское лесничество, LES G_2:2 – Яганское лесничество, LES G_3:3 – Можгинское лесничество; SOS G_1:1 – хорошее состояние, SOS G_2:2 – удовлетворительное состояние, SOS G_3:3 – неудовлетворительное состояние)

Вещества, извлекаемые водой из древесины это, как правило, поли- и моносахариды, пектиновые вещества, красители и танины. В научных публикациях отмечается, что полифенольные соединения играют важную защитную роль у древесных растений при стрессах различной природы [Фуксман, Новицкая, Исидоров, 2005; Schofield, Hagerman, Harold, 1998].

Результаты наших исследований подтверждают ранее опубликованные данные. У деревьев *P. obivata* наблюдается достоверное отличие по содержанию танинов в древесине в зависимости от жизненного состояния (рис.3).

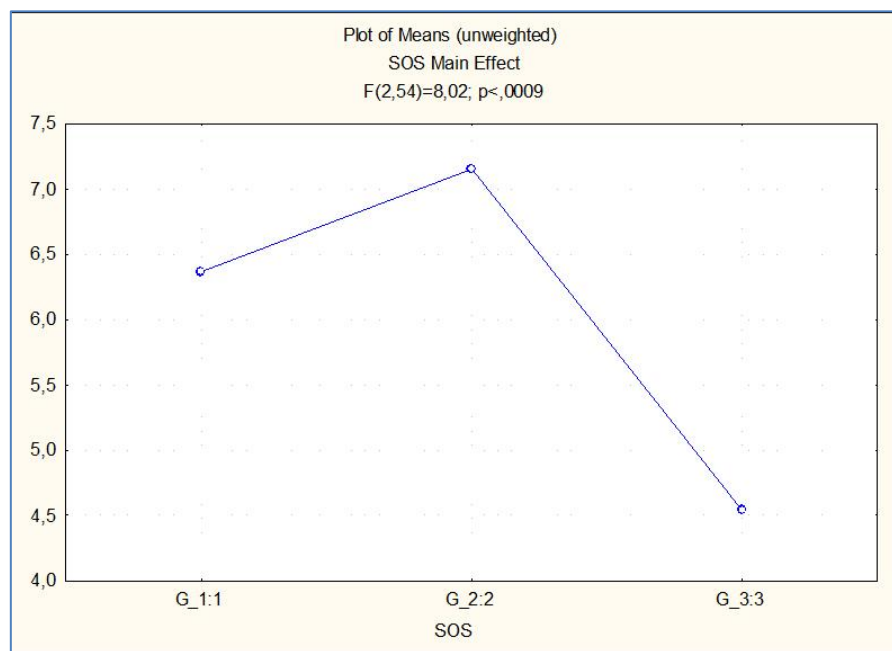


Рис. 3. Содержание танинов в древесине *P. obivata* Ledeb.

в зависимости от жизненного состояния

(SOS G_1:1 – хорошее состояние, SOS G_2:2 – удовлетворительное состояние, SOS G_3:3 – неудовлетворительное состояние).

Полученные результаты изучения содержания экстрактивных веществ древесины выявили, что их содержание тесно связано как с жизненным состоянием особей, так и с условиями произрастания. Наибольшее содержание всех групп метаболитов отмечено у особей удовлетворительного жизненного состояния. Деревья данной группы имеют признаки усыхания и иные патологии ствола и кроны, однако повышенное содержание экстрактивных веществ в древесине способствует функционированию механизмов защиты. В тоже время, значительное варьирование изучаемых биохимических показателей у деревьев удовлетворительного жизненного состояния, может свидетельствовать о возможном нарушении гомеостаза (табл.4). Очевидно, выявленное нами усиление процессов образования экстрактивных веществ (особенно группы водорастворимых), является одной из стратегий метаболической адаптации ели к действию стрессовых факторов. В частности, экстрактивные вещества в древесине повышают устойчивость особей к ксилофагам. Клетки растения проявляют реакцию на механические повреждения и/или проникновение патогенов повышением образования вторичных метаболитов, в частности танинов, что приводит к снижению выживаемости и плодовитости насекомых, питающихся тканями поврежденных растений [Мартемьянов, 2009; Зиновьева и др., 2009]. В свою очередь, у особей хорошего жизненного состояния, количественное содержание экстрактивных веществ находится в более стабильном состоянии (наблюдается меньший диапазон варьирования), при их относительно высоких средних значениях. Для особей неудовлетворительного жизненного состояния отмечены наименьшие значения исследуемых биохимических показателей, что свидетельствует о нарушении или отсутствии процессов биохимической регуляции.

Таблица 4. Содержание экстрактивных веществ в древесине особей *P. obovata* Ledeb. различного жизненного состояния, (Удмуртская Республика, 2019 г.)

Таблица 4. Содержание экстрактивных веществ в древесине особей *P. obovata* Ledeb. различного жизненного состояния, (Удмуртская Республика, 2019 г.)

№ п/п	Общее содержание экстрактивных в-в, % от а.с.с.			Содержание водорастворимых в-в, % от а.с.с.			Содержание таннинов, % от а.с.с.			Смолосодержание вещества, % от а.с.с.		
	хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.
1	8,41±0,04* 8,24...8,58	6,78±0,10 6,37...7,19	9,91±1,74 2,43...17,38	7,20±0,20 6,33...8,07	6,62±0,09 6,22...7,02	7,57±1,58 0,79...14,36	6,63±0,33 5,23...8,03	5,83±0,08 5,48...6,18	4,05±1,35 -1,73...9,84	1,21±0,24 0,17...2,25	0,16±0,00 0,14...0,17	2,10±0,20 1,1...3,19
2	12,99±0,18 12,20...13,77	17,04±1,02 12,65...21,42	7,83±1,28 2,32...13,33	10,25±0,14 9,63...10,87	11,93±0,57 9,48...14,37	6,63±1,26 1,22...12,04	6,06±0,09 5,69...6,43	5,39±0,10 4,96...5,82	4,09±0,57 1,63...6,55	2,74±0,04 2,58...2,90	5,11±1,59 1,72...11,94	1,10±0,27 0,1...2,38
3	18,57±1,25 13,21...23,93	18,91±0,96 14,79...23,03	23,02±3,09 9,74...36,30	15,57±0,95 11,49...19,65	15,67±1,02 11,29...20,04	17,59±2,25 7,93...27,25	3,91±0,54 1,57...6,25	3,09±0,27 1,92...4,26	1,91±0,29 0,65...3,17	3,00±0,50 0,57...5,14	3,25±0,81 -0,24...6,74	1,11±1,62 0,1...12,41
4	11,06±0,12 10,53...11,58	14,90±0,21 14,00...15,81	5,82±0,65 3,02...8,62	7,98±0,57 5,53...10,44	9,98±0,14 9,38...10,59	4,97±0,44 3,09...6,85	6,48±0,23 5,50...7,45	6,72±0,09 6,31...7,13	3,30±0,45 1,35...5,25	3,07±0,48 1,00...5,14	4,92±0,07 4,62...5,22	0,10±0,22 0,1...1,78
5	11,57±0,16 10,87...12,27	14,49±2,65 3,10...25,87	9,91±1,74 2,43...17,38	6,41±0,09 6,03...6,80	10,60±2,33 0,58...20,62	3,34±0,64 0,57...6,11	5,16±0,07 4,85...5,47	7,78±1,85 0,19...15,74	2,45±0,31 1,13...3,77	5,16±0,07 4,85...5,47	3,89±0,44 2,01...5,76	2,28±0,41 0,1...4,05
6	19,12±0,73 15,99...22,25	24,62±1,36 18,76...30,48	27,69±5,62 3,50...51,87	17,72±0,33 16,29...19,15 16,29...19,1516,	20,22±2,05 11,42...29,02	25,78±5,62 1,60...49,96	5,48±0,67 2,62...8,34	12,53±2,06 3,66...21,39	6,09±3,64 -9,55...21,74	1,39±0,41 -0,39...3,17	4,40±0,80 0,98...7,82	1,11±0,02 0,1...1,98
7	18,78±1,88 10,70...26,86	20,30±1,55 13,63...26,96	22,97±1,01 18,62...27,32	13,65±2,16 4,37...22,93	16,04±1,31 10,39...21,69	18,92±1,18 13,86...23,98	7,28±1,58 0,50...14,06	5,12±1,29 0,42...10,66	5,48±0,62 2,83...8,13	5,13±3,93 11,77...22,03	4,26±0,85 0,60...7,91	4,10±0,19 3,1...4,84
8	24,68±5,73 0,02...49,34	18,07±1,42 11,94...24,20	20,45±2,85 8,19...32,71	16,72±0,33 15,29...18,15	14,61±0,09 14,21...15,01	15,85±0,93 11,86...19,84	8,01±1,35 2,21...13,82	9,04±2,82 3,09...21,17	6,11±0,92 2,16...10,06	7,96±5,72 16,66...32,58	3,45±1,51 -3,06...9,96	4,60±2,44 -5,9...15,10
9	18,78±0,66 15,93...21,64	18,80±0,43 16,94...20,65	19,30±3,18 5,60...33,00	15,83±0,06 15,59...16,08	15,98±0,83 12,42...19,55	17,45±1,53 10,87...24,03	8,30±1,19 3,17...13,43	8,89±2,29 0,94...18,73	7,44±2,82 -4,71...19,59	2,95±0,66 0,13...5,77	2,81±1,11 -1,96...7,59	1,11±1,66 -5,1...9,00

Примечание: * среднее ± ошибка среднего, ** доверительный интервал для среднего значения при $p < 0,05$

хор. – хорошее жизненное состояние особей, удовл. – удовлетворительное жизненное состояние особей, неудов. – неудовлетворительное жизненное состояние особей, а.с.с. – абсолютное сухое состояние, Лесничество, участково лесничество (квартал, выдел) №1 – Завьяловское, Пригородное (78,3), №2 – Завьяловское, Пригородное (158,3), №3 – Завьяловское, Заречное (66,18), №4 – Яганское (115, 8), №5 – Яганское (214, 8), №6 – Яганское (363,13), №7 – Можгинское, Пычасское (68, 30), №8 – Можгинское, Пычасское (68, 30), №9 – Можгинское, Нышинское (35, 12)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований можно констатировать, что в еловых насаждениях, в местах их гибели, идут активные сукцессионные процессы в направлении смены хвойных насаждений на мягколиственные. Основной причиной гибели еловых насаждений на территории Удмуртии является распространение короеда-типографа. Одним из внутренних механизмов, который является ответной реакцией на внешние неблагоприятные факторы (в том числе и на повреждение органов фитофагами) является усиление процессов образования вторичных метаболитов, в частности танинов. Полученные нами результаты биохимического анализа древесины показали, что содержание экстрактивных веществ тесно связано с жизненным состоянием деревьев. Вероятно, что высокое содержание биологически активных веществ у ослабленных деревьев свидетельствует о мобилизации внутренних ресурсов растения. Таким образом, показатели содержания экстрактивных веществ в древесине может быть индикатором состояния особей и использовано при отборе таких растений для создания устойчивых лесонасаждений в процессе лесокультурных работ.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 19-04-00353 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / под ред. И.И. Рысина. – Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч.1. 256 с.
2. Зиновьева С.В., Васюкова Н.И., Удалова Ж.В., Герасимова Н.Г., Озерецковская О.Л. Участие салициловой кислоты в устойчивости растений к паразитическим нематодам / Материалы докладов VII Международного Симпозиума по фенольным соединениям: Фундаментальные и прикладные аспекты. М.: 2009. С. 99–100.
3. Иванчина Л.А., Залесов С.В. Влияние типа леса на устойчивость еловых древостоев Прикамья. // Пермский аграрный вестник. 2017. №1 (17). С. 38–43.
4. Мартемьянов В.В. Значение фенольных соединений при индукции ответа березы повислой на ее повреждение гусеницами непарного шелкопряда // Материалы докладов VII Международного симпозиума по фенольным соединениям: фундаментальные и прикладные аспекты. – М. 2009. С. 165–166.
5. Маслов А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М. : ВНИИЛМ, 2010. 138 с.
6. Оболенская А. В. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы: Учебное пособие для вузов. / А. В.Оболенская, З. П. Ельницкая, А. А. Леонович; М.: Экология, 1991. – 320 с.
7. Об утверждении Лесного плана Удмуртской Республики. Указ Главы Удмуртской Республики от 18 февраля 2019 г. №17.
8. Писаренко А.И., Редько Г.И., Мерзленко М.Д. Искусственные леса. В 2-х частях. Ч.1. – М.: ВНИИЦ-лесресурс, 1992. С. 222–224.
9. Ушаков А.И. Лесная таксация и лесоустройство: Учебное пособие / А.И. Ушаков; М.: Издательство МГУЛ, 1997. – 176 с.
10. Федоров Н.И. Причинно-следственные связи массового усыхания ельников Беларуси в 1993-1998 годы / Н.И. Федоров, В.В. Сарнацкий // Лес XXI века: Тез. докл. межд.практ. конф. Брянск 20-24 окт. 2005 г., Брянск: БГТУ, 2005. С. 58.

11. Фуксман И.Л., Новицкая Л.Л., Исидоров В.А. и др. Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса // Лесоведение. 2005. № 3. С. 4–10.
12. Чертовской В.Г. Еловые леса европейской части СССР. М., «Лесная промышленность». 1978. 176 с.
13. Grodzki W. Preface / W. Grodzki, T. Oszako // Current problems of forest protection in spruce stands under conversion. Warsaw, Forest Research Institute, 2006. P. 4–6.
14. 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 Volume 82, August 2013, P. 53–58.
15. Tuffen M.G., Grogan H.M. The island of Ireland is free of many of the most damaging pests and diseases of spruce present in Europe, and consequently forest stands of Sitka spruce are generally healthy and productive *Forestry: An International Journal of Forest Research*, Volume 92, Issue 1, 2019, P. 26–41 DOI: [10.1093/forestry/cpy036](https://doi.org/10.1093/forestry/cpy036)
16. Scheffer T.C., Cowling E.B. Natural resistance of wood to microbial deterioration // Annual Review of Phytopathology. 1966. P. 147–168.
17. Scheffer T.C., Morrell J.J. Natural Durability of Wood: A Worldwide Checklist of Species Research Contribution // 22 Forest Research Laboratory. 1998. Oregon State University. P. 58.
18. Singh T., Singh A.P. A review of natural products as wood protectant // Wood Science Technology. 2012. P. 851–870.
19. Schofield J.A., Hagerman A.E., Harold A. Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter // J. Chem. Ecol. 1998. V. 24. P. 1409–1421.
20. Yang D.Q. Potential utilization of plant and fungal extracts for wood protection // Forest Product Journal. 2009. P. 37–39.