

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ

РЕСУРСНО-ФИТОХИМИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
И БИОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
VACCINIUM VITIS-IDAEA (ERICACEAE) В СОСНЯКЕ МШИСТОМ
НА ОРОГРАФИЧЕСКОМ ГРАДИЕНТЕ
(РЕСПУБЛИКА БЕЛАРУСЬ)

© О. В. Созинов,^{1, *} ** Н. А. Кузьмичева***

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

** Гродненский государственный университет им. Янки Купалы,
Республика Беларусь

*** Витебский государственный ордена Дружбы народов медицинский университет,
Республика Беларусь

¹ E-mail: ledum@list.ru

Изучена ценотическая популяция *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в 120-летнем сосняке мшистом на береговом склоне озера (Ушачский р-н Витебской обл. Беларуси). Выявлена связь разногодичной изменчивости суммарного содержания флавоноидов от метеорологических условий зимне-весеннего периода. Виды растений живого напочвенного покрова оказывают существенное воздействие на обилие *V. vitis-idaea*, при определяющей роли *Vaccinium myrtillus*. Основная форма взаимодействия *V. vitis-idaea* с доминирующими видами живого напочвенного покрова — это адаптация, с остальными видами взаимоотношения в большей степени определяются орографическим градиентом.

Ключевые слова: *Vaccinium vitis-idaea*, проективное покрытие, содержание флавоноидов, орографический градиент, сосняк мшистый.

Одним из основных направлений развития ботанического ресурсоведения является изучение популяционной структуры дикорастущих хозяйственно-полезных растений [1, 2]. В этом направлении нами были выявлены особенности формирования урожайности и накопления биологически-активных веществ в растительном сырье ряда модельных видов на эколого-ценотических, временных и географических градиентах [3—10 и др.]. В то же время представляет интерес оценка факторов внутриценотической изменчивости ресурсных характеристик видов с учетом влияния как абиотических факторов, так и взаимодействия растений [11, 12].

Цель нашей работы — выявление закономерностей фитохимической изменчивости и формирования урожайности фармакопейного вида — брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L., а также особенностей взаимоотношений *V. vitis-idaea* с видами растений живого напочвенного покрова в пределах одного фитоценоза на береговом склоне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в конце апреля в сосняке бруснично-чернично-мшистом (тип леса: сосняк мшистый), расположенном в Полоцком лесорастительном районе (подзона дубово-темнохвойных лесов) севернее д. Вашково Ушачского р-на Витебской обл. Беларуси на восточном склоне коренного берега оз. Должино.

Площадь фитоценоза составила 5 га. Согласно таксационной характеристике, данное сообщество относится к лесам I группы (запретные полосы), II классу бонитета, второму типу лесорастительных условий (отсутствие сухостоя и захламленности). Возраст древостоя 120 лет, высота 26 м, средний диаметр деревьев 34 см, относительная полнота 0.8, запас древесины 380 м³/га. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 50 %, мохового покрова — 71.5 %, подроста и подлеска — 2 %.

В изученном сосняке бруснично-чернично-мшистом на трансекте шириной 5 м и протяженностью 120 м нами заложено 12 учетных площадок (УП) площадью 50 м². Площадки располагались от прибрежной части (УП 1) до вершины склона с выходом на коренной берег (УП 11 и 12). Перепад высот составил 20 м. Географические координаты середины трансекты (УП 6): 55°07.0162' с. ш., 28°36.4559' в. д. (WGS 84).

На каждой учетной площадке определяли проективное покрытие всех видов живого напочвенного покрова, обилие подроста и подлеска [13], а также отбор проб побегов брусники для фитохимического анализа. Фитоиндикацию экологических режимов в каждой УП проводили по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова [14]. Для оценки урожайности (удельной сырой фитомассы побегов) по проективному покрытию использовали уравнение Г. Н. Бузука [15] для склоновых популяций *V. vitis-idaea*:

$$Y = \frac{1}{\frac{\left(\frac{1}{x}\right) - a}{b}},$$

где Y — урожайность, г/дм²; $a = 0.006827$; $b = 0.043735$; x — проективное покрытие, % при коэффициенте детерминации $R^2 = 0.79$.

Поскольку лекарственным сырьем брусники являются листья, определение массы листьев проводили по отношению массы побега к массе листьев на нем — 1.31 ± 0.02 [16, 17].

В анализ взаимодействия ценопопуляции *V. vitis-idaea* с компонентами живого напочвенного покрова изученного фитоценоза, выполненный по методике, предложенной В. С. Ипатовым с сотрудниками [12], включены виды (или группы видов схожих биоморф) со встречаемостью выше 0.3 (табл. 1).

Для определения силы влияния видов друг на друга использован квадрат корреляционного отношения η^2 [18]. Влияние одного вида (2) на другой (1) с учетом влияния остальных видов растений (n) на вид 2 выражается величиной факториального варьирования $V_{1,2 \text{ истинное}} = V_{1,2} \times (1 - \eta_{2,3}^2) \dots (1 - \eta_{2,n}^2)$ и определялось по методике В. С. Ипатова с соавторами [12]. Доля факториального варьирования вида 1 в сумме факториальных варьирований всех видов $S = V / \sum V_n$, где V — факториальное варьирование вида 1, $\sum V_n$ — сумма факториальных варьирований всех видов [11]. Реактивность (величина, отражающая изменение признака на единицу изменения фактора) и порог чувствительности (раз-

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость и проективное покрытие видов и групп видов
живого напочвенного покрова в сосняке бруснично-чернично-мшистом
на береговом склоне озера (Ушачский р-н Витебской обл. Беларуси)

Table 1. Occurrence and projective cover of living ground vegetation species and groups of species

| Вид (группа видов) Species (groups of species) | Встречаемость Occurrence | Проективное покрытие, %* Projective cover, %* |
|---|-----------------------------|--|
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | 1 | 10.2 ± 2 3—25 |
| Bryidae** | 1 | 71.5 ± 8.2 26—100 |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>C. epigeios</i> | 0.9 | 7.1 ± 1.8 0—20 |
| <i>Calluna vulgaris</i> | 0.8 | 3.8 ± 1.5 0—20 |
| <i>Carex digitata</i> , <i>C. ericetorum</i> + <i>Luzula pilosa</i> | 0.9 | 1.9 ± 0.3 0—4 |
| Pyrolaceae*** | 0.3 | 1.0 ± 0.5 0—6 |
| <i>Festuca ovina</i> | 0.6 | 2.7 ± 1.2 0—15 |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 1 | 22.2 ± 6 1—60 |

Примечание (Note). * — над чертой — среднее и его ошибка, под чертой — min—max. Above the line — mean \pm SE, below the line — min—max. ** — *Brachytecium rutabulum*, *Brachytecium salibrosum*, *Dicranum polysetum*, *Funaria hydrometrica*, *Fysideus adiantoides*, *Hylocomnium splendens*, *Leucobrium glaucum*, *Plagiomnium affine*, *Pleurozium shreberii*, *Ptilium crista-castrensis*; *** — *Chimaphila umbellata*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*.

ница в значениях фактора, которую вид способен «различить») *V. vitis-idaea* относительно *V. myrtillus* определяли по методике В. С. Ипатова и Л. А. Кириковой [19]. Анализ регрессий (трендов) между *V. vitis-idaea* и видами живого напочвенного покрова, а также регрессии, прогнозируемой как влияние орографического фактора, проведен по методике Е. Н. Журавлевой и В. С. Ипатова [11]. Суть данной методики: корреляционные отношения между видами имеют двухсторонний характер и «существенной оценкой влияния видов друг на друга является характер регрессии, т. е. изменение проективного покрытия вида при увеличении значений фактора или проективного покрытия другого вида. Характер регрессии выражается в тренде. Тренд регрессии может быть положительным (+), отрицательным (–); сначала увеличиваться, потом уменьшаться (+–) или сначала уменьшаться, потом увеличиваться (–+); он также может быть неопределенным (~)» [11, с. 1693]. Алгоритм определения характера взаимоотношений (связи) между растениями состоит из двух этапов: 1) оценка реального тренда регрессии вида 1 под влиянием вида 2; 2) определение возможного тренда регрессии связи между видами под влиянием определенного фактора и далее сравнение знаков реального и прогнозируемого тренда. Интерпретация тренда регрессии значений проективного покрытия вида под воздействием другого вида проведена по В. С. Ипатову, Л. А. Кириковой [20]:

знак тренда «-» — изживание, «+» — благоприятствование, «+-» — адаптация.

Облиственные побеги *V. vitis-idaea* отбирали на трансекте в каждой УП в конце апреля в 2007 и 2012 гг. и сушили воздушно-теневым способом. Суммарное содержание флавоноидов в листьях определяли спектрофотометрическим методом с использованием реакции комплексообразования производных флавонола и флавонола с хлоридом алюминия в среде ацетатного буферного раствора с рН 3 в пересчете на гликозиды кверцетина [8]. Суммарное содержание проантоцианидинов в листьях определяли спектрофотометрически с использованием реакции превращения их в антоцианидины при нагревании в подкисленном бутаноле [21]; количественное содержание арбутина определяли на спектрофотометре СФ-46 при длине волны 285 нм в кювете с толщиной рабочего слоя 1 см [22]. В качестве раствора сравнения использовали 70%-ный этиловый спирт, пропущенный через колонку с оксидом алюминия. Приготовление хроматографической колонки: 3.0 г оксида алюминия для хроматографии (L 40/250) фирмы Lachema (Чехия), промытого дистиллированной водой до нейтральной реакции, помещали в стеклянную колонку диаметром 1.5 см и высотой 25 см и промывали 5 мл 70%-ного этилового спирта. Все фитохимические анализы с каждой УП проводили в трехкратной повторности.

Для характеристики погодных условий с декабря по апрель 2006—2012 гг. использованы данные, представленные на метеорологическом портале «Расписание погоды» <http://rp5.ru/> по Полоцкой метеостанции.

Статистическую обработку проводили с помощью базовой статистики и дисперсионного анализа в MS Excel 2010 и Statistica 10. Построение тренда (аппроксимации и сглаживания) изменчивости параметров по выбранному градиенту проводили с помощью полиномиальной линии пятой степени [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ данных по фитоиндикации в пределах учетных площадок (табл. 2) показал относительную однородность экологических режимов фитоценоза вдоль орографического градиента (амплитуда колебаний факторов в пределах 0.6—1.5 балла). В первую очередь это касается освещенности, которая варьирует от 4.2 до 4.8 балла, небольшое повышение (до 4.7—4.8) наблюдается в верхней половине склона (экологический режим светлых лесов), что является значимым для *V. vitis-idaea*. Несколько повышенные колебания водного режима (коэффициент вариации 21 %), а также понижение степени кислотности почвы на УП 1 и 2 (чем выше балл, тем менее кислая почва) мы связываем с влиянием колебаний уровня воды в озере, особенно в весенний период. По орографическому градиенту по направлению к озеру (без учета УП 1 и 2) отмечена тенденция увеличения кислотности почвы ($r = 0.88$, $P < 0.05$). Следует отметить и относительное повышение содержания азота в почве в экотонах фитоценоза (в прибрежной части и на бровке коренного берега) до 3.9—4.1 балла.

Проективное покрытие *V. vitis-idaea* положительно коррелирует с уровнем освещенности в фитоценозе ($r_{sp} = 0.6$, $P = 0.04$), что подтверждает высокую чувствительность брусники к световому режиму [17, 23]. В средней части склона проективное покрытие и урожайность имеют наибольшие значения (табл. 2, см. рисунок).

Сравнительный анализ суммарного содержания флавоноидов в листьях *V. vitis-idaea* за два весенних сезона не показал достоверных различий на

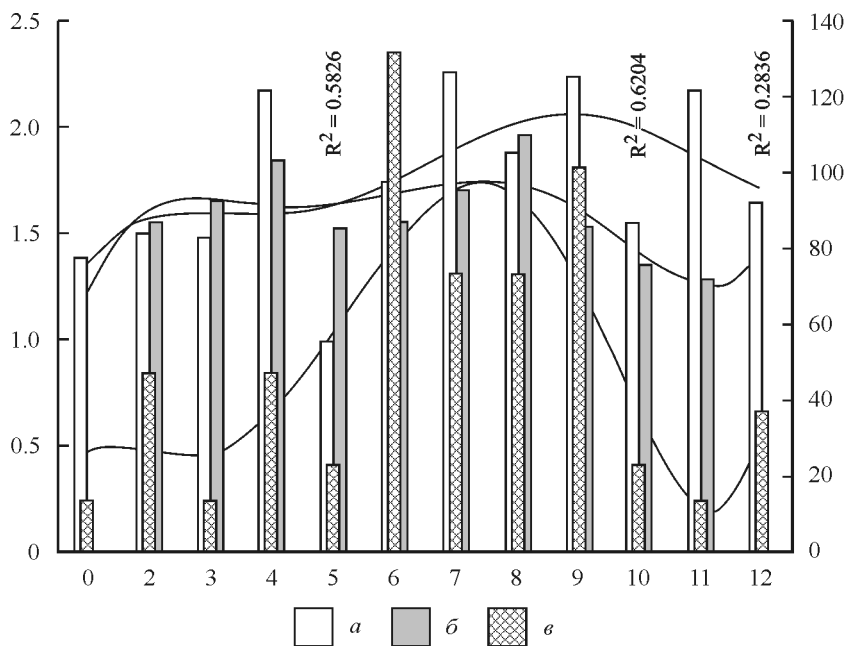
ТАБЛИЦА 2

Проективное покрытие *Vaccinium vitis-idaea* и экологические режимы
на орографическом градиенте

Table 2. Projective cover of *Vaccinium vitis-idaea* and environmental regimes
on the orographic gradient

| Номер учетной площадки Number of the accounting area | Проективное покрытие брусники Projective cover | Уровень экологического фактора, балл Level of environmental factors, point | | | | | |
|--|--|---|-----------------------------------|--|-----------------------------------|-----------------------------|---|
| | | Увлажнение Moistening | Трофность почвы Soil fertility | Содержание азота в почве Soil nitrogen content | Кислотность почвы Soil acidity | Освещенность Illuminance | Переменность увлажнения Variability of moisture |
| 1 | 3 | 13.7 | 5.6 | 3.9 | 4.3 | 4.6 | 2.5 |
| 2 | 10 | 12.5 | 4.9 | 3.6 | 4.3 | 4.6 | 1.4 |
| 3 | 3 | 12.7 | 4.6 | 2.9 | 3.1 | 4.2 | 2.9 |
| 4 | 10 | 12.9 | 4.8 | 2.8 | 3.3 | 4.4 | 1.6 |
| 5 | 5 | 13.6 | 4.5 | 3.4 | 3.8 | 4.6 | 2.3 |
| 6 | 25 | 13.2 | 4.7 | 3.5 | 4.0 | 4.6 | 1.9 |
| 7 | 15 | 12.8 | 5.0 | 3.3 | 3.6 | 4.5 | 1.7 |
| 8 | 15 | 13.6 | 4.6 | 3.5 | 4.1 | 4.8 | 2.3 |
| 9 | 20 | 13.1 | 4.8 | 3.5 | 3.9 | 4.7 | 2.0 |
| 10 | 5 | 13.1 | 4.8 | 3.7 | 4.2 | 4.3 | 2.1 |
| 11 | 3 | 12.7 | 5.0 | 4.1 | 4.5 | 4.2 | 2.7 |
| 12 | 8 | 12.8 | 5.3 | 4.1 | 4.3 | 4.6 | 2.2 |
| Амплитуда колебаний параметра Oscillation amplitude of factor | 22 | 1.2 | 1.1 | 1.3 | 1.4 | 0.6 | 1.5 |
| Коэффициент вари- бельности, % Variability coefficient, % | 71.2 | 3.1 | 6.4 | 11.5 | 10.9 | 4.3 | 20.9 |

5 %-ном уровне значимости (табл. 3). В обоих случаях в верхней и нижней частях склона наблюдаются относительные максимумы; при этом максимум урожайности приходится на середину профиля, что подтверждает факт несоответствия максимумов количества и фитохимического качества растительного сырья [9]. Двухвершинная (М-образная, бимодальная) зависимость содержания ряда биологически-активных веществ растений (включая и суммарное содержание флавоноидов) на экологических и временных градиентах доказана ранее на многих лекарственных растениях [4, 6, 9]. Она обусловлена конкуренцией путей первичного и вторичного метаболизма. При сравнении данных за два сезона выявлен сходный тренд изменчивости содержания флавоноидов по орографическому градиенту, который может быть аппроксимирован полиномом 5-й степени [10]. Однако амплитуда колебания значений в 2012 г. была почти в 2 раза выше, чем в 2007 г. (коэффициенты вариации 22.7 % в 2012 г. и 13.3 — в 2007 г.), а коэффициент детерминации (R^2) в 2012 г. по сравнению с 2007 г. уменьшился почти в 2 раза. Это, на наш взгляд, связано с более холодным и влажным зимне-весенним сезоном 2012 г. по сравнению с 2007 г. и с



Изменчивость суммарного содержания флавоноидов и фитомассы *Vaccinium vitis-idaea* на орографическом градиенте.

Суммарное содержание флавоноидов: *a* — в 2007 г., %; *б* — в 2012 г., %; *в* — урожайность побегов, г/м². Линия — полиномиальная тренда пятой степени, R^2 — коэффициент детерминации. По горизонтали — номер учетной площадки. По вертикали: слева — содержание флавоноидов, %; справа — урожайность сырья, г/м².

The variability of the *V. vitis-idaea* content of total flavonoids and biomass on orographic gradient.

Flavonoid contents: *a* — 2007, %; *б* — 2012, %; *в* — mass of the shoots, g/m². Line — polynomial trend line of the fifth degree, R^2 — coefficient of determination. X-axis — number of the accounting area. Y-axis: left — the content of total flavonoids, %; right — the yield of raw materials, g/m².

аномально высоким количеством осадков (в 1.5 раза большем, чем в 2007 г.), в частности в апреле — 84 мм за 18 дней. Вероятно, в таких экстремальных условиях дифференцирующую роль в накоплении флавоноидов начинают играть формы микрорельефа берегового склона, в то же время общий характер (бимодальный) тренда изменчивости их накопления сохраняется (см. рисунок). Содержание арбутина сходно во всех участках профиля (табл. 3), тогда как содержание проантоцианидинов от основания до вершины склона имело также бимодальный характер с положительной тенденцией к вершине склона ($r = 0.66$, $P = 0.004$).

Анализ полученных данных по оценке воздействия видов растений на обилие *V. vitis-idaea* показал очень сильное влияние черники *V. myrtillus* (46 % варьирования обилия *V. vitis-idaea* обусловлено чистым влиянием черники). Существенную роль играют зеленые мхи (12 % варьирования обилия *V. vitis-idaea* обусловлено их чистым влиянием) (табл. 4), что согласуется с данными В. С. Ипатова с соавторами [12] для сосняков чернично-зеленомошных. Эксплерентные и патиаентные виды, характерные для данного типа сообществ, на обилие *V. vitis-idaea* практически не влияют (табл. 4).

ТАБЛИЦА 3

Ресурсная и фитохимическая характеристика *Vaccinium vitis-idaea*Table 3. Resource and phytochemical characteristics of *Vaccinium vitis-idaea*

| Номер учетной площадки Number of the accounting area | Удельная сырая фитомасса побегов, г/м ² Phytomass shoots (crude), g/m ² | Содержание Content of | | |
|---|--|---------------------------------|---------------------------|--|
| | | флавоноидов, % flavonoids, % | арбутина, % arbutin, % | проантоцианидинов, % proanthocyanidins, % |
| 1 | 13.39 | — 1.38 ± 0.09 | 3.75 ± 0.13 | 14.38 ± 0.16 |
| 2 | 46.94 | 1.55 ± 0.004 1.50 ± 0.05 | 3.25 ± 0.08 | 14.91 ± 0.21 |
| 3 | 13.39 | 1.65 ± 0.054 1.49 ± 0.06 | 3.86 ± 0.09 | 26.21 ± 0.31 |
| 4 | 46.94 | 1.84 ± 0.09 2.17 ± 0.08 | 4.49 ± 0.19 | 25.75 ± 0.18 |
| 5 | 22.64 | 1.52 ± 0.05 0.99 ± 0.04 | 4.46 ± 0.12 | 11.99 ± 0.11 |
| 6 | 131.84 | 1.55 ± 0.01 1.74 ± 0.06 | 3.79 ± 0.07 | 11.23 ± 0.19 |
| 7 | 73.09 | 1.7 ± 0.098 2.26 ± 0.06 | 4.34 ± 0.06 | 20.96 ± 0.22 |
| 8 | 73.09 | 1.96 ± 0.09 1.88 ± 0.06 | 4.92 ± 0.15 | 24.28 ± 0.15 |
| 9 | 101.30 | 1.53 ± 0.09 2.24 ± 0.08 | 3.56 ± 0.11 | 25.93 ± 0.25 |
| 10 | 22.64 | 1.35 ± 0.07 1.55 ± 0.07 | 4.18 ± 0.04 | 32.1 ± 0.28 |
| 11 | 13.39 | 1.28 ± 0.09 2.17 ± 0.06 | 4.55 ± 0.04 | 30.92 ± 0.24 |
| 12 | 37.01 | — 1.64 ± 0.01 | 3.97 ± 0.08 | 28.61 ± 0.12 |
| Среднее Mean ± SE | 49.6 ± 11.1 | 1.59 ± 0.05 1.75 ± 0.08 | 4.1 ± 0.09 | 22.3 ± 1.49 |

Примечание. Над чертой — содержание в 2007 г, под чертой — в 2012 г.; прочерк означает отсутствие данных.

Note. Above the line — contents in 2007, below the line — in 2012; dash no data.

Совокупное влияние на обилие *V. vitis-idaea* всех видов растений живого напочвенного покрова со встречаемостью от 0.3 в изученном сосняке бруснично-чернично мшистом составляет 68 % факториального варьирования при определяющей роли *V. myrtillus*, так как доля варьирования данного вида в сумме факториальных варьирований всех видов относительно брусники составляет 0.6 (табл. 4).

Нами определены реактивность и порог чувствительности проективного покрытия *V. vitis-idaea* на изменение обилия *V. myrtillus*. При покрытии *V. myrtillus* до 10 % реактивность *V. vitis-idaea* составляет 0.77 % с порогом чувствительности 2.6 %; при покрытии *V. myrtillus* от 10 до 40 % реактивность брусники снижается до 0.66 % с возрастанием порога чувствительности до 6 %.

ТАБЛИЦА 4

Характер взаимоотношений *Vaccinium vitis-idaea* с видами
живого напочвенного покроваTable 4. The nature of relations *Vaccinium vitis-idaea* overlooking
the living ground cover

| Вид, группа видов* Species, group of species* | Тренд η^2 Trend η^2 | Тренд по орогра- фическому градиенту The trend of the orogra- phic gradient | Интерпретация связи Interpretation of the relationship | <i>V</i> | <i>S</i> |
|---|----------------------------------|---|--|----------|----------|
| Bryidae | +– 0.46 | ~ | Адаптация Adaptation | 0.12 | 0.2 |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>C. epigeios</i> | +– 0.64 | +– | Экологические при- чины Environmental causes | 0.03 | 0.04 |
| <i>Calluna vulgaris</i> | –0.83 | – | Экологические при- чины Environmental causes | 0.04 | 0.05 |
| <i>Carex digitata</i> , <i>C. ericeto- rum</i> + <i>Luzula pilosa</i> | +–0.17 | ~ | Связь вызвана неуч- тенными факторами Feedback is caused by unaccounted factors | 0.02 | 0.03 |
| Pyrolaceae | +– 0.29 | ~ | Адаптация Adaptation | 0.01 | 0.02 |
| <i>Festuca ovina</i> | +– 0.34 | +– | Экологические при- чины Environmental causes | 0.000065 | 0.00008 |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | +– 0.99 | + | Адаптация Adaptation | 0.46 | 0.6 |

Примечание. * — см. табл. 1; η^2 — сила влияния фактора (квадрат корреляционного отношения), *V* — факториальное варьирование (чистое, т. е. с учетом влияния остальных видов растений), *S* — доля факториального варьирования. Экологические причины — орографический фактор; тренд регрессии: «+» — положительный, «–» — отрицательный, «+–» — сначала увеличивается, потом уменьшается, «–+» — сначала уменьшается, потом увеличивается, «~» — неопределенный тренд.

Note. * — see the table 1; η^2 — the power of factor influence (squared correlation ratio), *V* — factorial variation (net, i.e. considering the influence of other plant species), *S* — share factorial variation. Environmental causes — orographic factor; regression trend: «+» — positive, «–» — negative, «+–» — is first increased, then decreased, «–+» — first decreased and then increased, «~» — uncertain trend.

При проективном покрытии *V. myrtillus* от 40 до 60 % реактивность *V. vitis-idaea* повышается до 0.85 % на фоне сохранения порога чувствительности (5.3 %). Во многом это связано с тенденциями согласованной изменчивости проективных покрытий *V. vitis-idaea* и *V. myrtillus*. Покрытие *V. myrtillus*, равное 40 %, является границей смены знака коэффициента корреляции между покрытиями двух видов: при покрытии *V. myrtillus* до 40 % корреляция положительная, более 40 % — отрицательная ($r = \pm 0.8$). Достоверного влияния на проективное покрытие *V. vitis-idaea* подроста и подлеска не выявлено, что, на наш взгляд, связано с невысоким обилием данной группы и относительной их равномерностью распределения по профилю.

Для интерпретации взаимоотношений *V. vitis-idaea* с другими видами напочвенного покрова мы использовали алгоритм, предложенный В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой [19, 20], и Е. Н. Журавлевой и В. С. Ипатовым [11]. Он заключается в следующем: если знаки реального и прогнозируемого тренда регрессий не совпадают, то связь относится к категории взаимодействия (если знак реального тренда «+», то такое взаимодействие относится к адаптации). Если знаки реального и прогнозируемого тренда совпадают, это означает, что связь вызвана учтенным экологическим фактором (в данном случае — орографическим). Если тренды регрессий совпадают, но тренд реальной регрессии имеет знак «-», то регрессия считается вызванной неучтенным нами фактором, возможно влиянием нескольких видов. В данном случае к адаптивной связи можно отнести связь брусники со мхами, представителями Роголаеае и с доминирующим видом — *V. myrtillus* (табл. 4). С пациентными и эксплерентными видами взаимоотношения определяются главным образом орографическим фактором.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения ценопопуляции *Vaccinium vitis-idaea* L., проведенного в 2007 и 2012 гг. в сообществе 120-летнего сосняка бруснично-чернично-мшистого на береговом склоне озера (Ушачский р-н Витебской обл. Беларуси), выявлено, что орографический градиент создает относительно невысокую степень изменчивости экологических факторов (амплитуда колебаний в пределах 0.6—1.5 балла). Более высоким уровнем варьирования характеризуется переменность увлажнения (21 %). Даже минимальное повышение освещенности положительно сказывается на обилии модельного вида. Экстремальные погодные условия зимне-весенних сезонов усиливают колебания суммарного содержания флавоноидов в листьях *V. vitis-idaea*, что, возможно, связано с усилением роли микрорельефа. Содержание арбутина в пределах фитоценоза относительно стабильно (4.1 ± 0.09 %), тогда как изменение содержания проантоцианидинов и флавоноидов имеет двухвершинный характер. Существенное воздействие на проективное покрытие и соответственно урожайность побегов *V. vitis-idaea* в условиях изученного сообщества оказывают виды растений живого напочвенного покрова при определяющей роли *V. myrtillus* ($V = 0.46$). Выявлена согласованная изменчивость проективных покрытий *V. vitis-idaea* и *V. myrtillus*, которая при достижении проективного покрытия *V. myrtillus* 40 % меняет знак связи с «+» на «-». Отмечено, что с ростом обилия *V. myrtillus* порог чувствительности *V. vitis-idaea* растет (с 2.6 до 5—6 %). Взаимодействия между *V. vitis-idaea* и доминирующими видами живого напочвенного покрова имеют адаптивный характер, а с пациентными и эксплерентными видами взаимоотношения определяются главным образом орографическим фактором.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность д-ру биол. наук В. С. Ипатову и канд. биол. наук Д. М. Мирину за помощь в освоении метода анализа функциональной структуры растительного сообщества и А. А. Сакович за помощь в определении мохообразных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буданцев А. Л. Основные направления развития ботанического ресурсоведения на современном этапе // Тр. Первой Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению (25—30 ноября 1996). СПб., 1996. С. 3—5.
2. Буданцев А. Л. Фундаментальные направления ботанического ресурсоведения и их развитие // Раст. ресурсы. 2005. Т. 41, вып. 1. С. 3—26.
3. Кузьмичева Н. А., Бузук Г. Н. Влияние климатических и эдафических факторов на содержание флавоноидов в листьях *Salix* sp. // Материалы VII съезда фармацевтов Республики Беларусь «Фармация XXI века». Витебск, 2004. С. 262—264.
4. Созинов О. В. Эколого-ценотические, фитохимические и ресурсные особенности популяций лекарственных растений северо-западной части Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2005. 21 с.
5. Созинов О. В. Ресурсная характеристика ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в Гродненской области (Республика Беларусь) // Раст. ресурсы. 2014. Т. 50, вып. 3. С. 337—346.
6. Бузук Г. Н., Ловкова М. Я., Соколова С. М. Универсальный характер М-образной зависимости между основным и специализированным обменом у лекарственных растений // Вестн. фармации. 2006. № 1. С. 23—33.
7. Кузьмичева Н. А. Влияние климатических факторов на содержание флавоноидов в листьях пойменных видов ив (*Salix* L.) // Вестн. фармации. 2009. № 4. С. 21—32.
8. Кузьмичева Н. А. Содержание арбутина и других фенольных соединений в листьях брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) на эколого-ценотическом градиенте // Материалы VIII съезда фармац. работников Республики Беларусь. Витебск, 2010. С. 218—222.
9. Созинов О. В., Кузьмичева Н. А., Бузук Г. Н. Ресурсно-фитохимический оптимум заготовки лекарственного растительного сырья // Современная ботаника в России: Тр. XIII съезда РБО и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (16—22 сентября 2013, г. Тольятти). Т. 3. Тольятти, 2013. С. 89—90.
10. Кузьмичева Н. А., Кузьмичев Ю. А. Характер зависимости содержания флавоноидов в растениях от положения ценопопуляции в экологическом ряду // Вестн. фармации. 2015. № 2. С. 25—32.
11. Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах северо-запада России. 3. Количественная изменчивость // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 11. С. 1691—1706.
12. Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Журавлева Е. Н. Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 1. С. 117—128.
13. Ипатов В. С., Мирин Д. М. Описание фитоценоза. СПб., 2008. 71 с.
14. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.
15. Бузук Г. Н. Характер связей между проективным покрытием и урожайностью побегов брусники в сосняке зеленомошном // Вестн. фармации. 2013. № 4. С. 44—49.
16. Садырина Е. С., Касьянов З. В. К оптимизации определения запасов сырья брусники обыкновенной // Современная биология: вопросы и ответы: Материалы I Междунар. науч. конф. (20—21 января 2012, г. Санкт-Петербург). СПб., 2012. С. 175—180.
17. Касьянов З. В., Турышев А. Ю., Агафонцева А. В. Ресурсоведческая характеристика брусники обыкновенной в Коми-Пермяцком округе Пермского края // Вестн. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2013. № 2. С. 186—190.

18. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.
19. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
20. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществе // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 92—100.
21. Porter L. J., Hrstich L. N., Chan B. G. The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin // Phytochemistry. 1986. Vol. 25, N 1. P. 223—230.
22. Фурса Н. С., Коротаяева М. С., Шелюто В. Л., Кузьмичева Н. А. Содержание фенольных соединений в надземных и подземных органах багульника болотного, произрастающего в некоторых областях Беларуси // Вестн. фармации. 2005. № 3. С. 26—36.
23. Биологическая флора Московской области. Вып. 4 / Под. ред. Т. А. Работнова. М., 1978. 232 с.

Поступило 23 X 2015

RESOURCE AND PHYTOCHEMICAL VARIABILITY
AND ECOLOGICAL CHARACTERISTIC
OF *VACCINIUM VITIS-IDAEA* (ERICACEAE) IN MOSSY PINE FOREST
ON AN OROGRAPHICAL GRADIENT (REPUBLIC OF BELARUS)

© O. V. Sozinov,^{1, **, **} N. F. Kuzmicheva^{2, ***}

* Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg

** Yanka Kupala Grodno State University, Republic of Belarus

*** Vitebsk State Medical Institute, Republic of Belarus

¹ E-mail: ledum@list.ru

² E-mail: kuzm_n-a@mail.ru

SUMMARY

The research of coenotic population of *Vaccinium vitis-idaea* L. was held in Ushachi district of Vitebsk region (Belarus) on the eastern slope of Dolzhino indigenous lakeside within 120 years mossy pine forest by a band transects (5 × 120 m). Peculiarities of ecological regimes in different parts of phytocenosis on orographic gradient were identified by phytoindication. The overall pattern of the variation trend of total flavonoids and proanthocyanidins in the profile had bimodal character. The relatively stable trend of total flavonoids and their amounts variability under various meteorological conditions in winter-spring period was noted. Plant species of living ground cover had a major impact on the formation of *V. vitis-idaea* cover (factorial variation of 68 %) for the decisive role of *Vaccinium myrtillus*. As a rule, *V. vitis-idaea* connection with dominant species of its surroundings was classified as interactions in the form of adaptation. With other species the *V. vitis-idaea* relationship were mostly determined by orographic gradient.

Key words: *Vaccinium vitis-idaea*, projective cover, flavonoids, trend, transect, the impact factor, orographic gradient, mossy pine forest.

REFERENCES

1. Budantsev A. L. The main directions of botany economy development at the present stage // Trudy pervoy Vserossiyskoy konferentsii po botanicheskomu resursovedeniyu, 25—30 noyabrya 1996. St. Petersburg, 1996. P. 3—5. (In Russian)
2. Budantsev A. L. Fundamental directions of botany economy and its development // Rastitelnye resursy. 2005. T. 41, vyp. 1. P. 3—26. (In Russian)
3. Kuzmicheva N. A., Buzuk G. N. The effects of climatic and edaphic factors on the content of flavonoids in the *Salix* sp. leaves // Materialy VII sezda farmatsevtov Respubliki Belarus «Farmatciya XXI veka». Vitebsk, 2004. P. 262—264. (In Russian)
4. Sozinov O. V. Ekologo-tsenoticheskiye, fitokhimicheskiye i resursnyye osobennosti populyatsiy lekarstvennykh rasteniy severo-zapadnoy chasti Belarusi [Ecological and coenotical, phytochemicals and resource characteristics of medicinal plants populations of north-western part of Belarus]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Minsk, 2005. 21 p. (In Russian)
5. Sozinov O. V. Resource characteristics of *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) coenopopulation in the Grodno region (Belarus) // Rastitelnye resursy. 2014. T. 50, vyp. 3. P. 337—346. (In Russian)
6. Buzuk G. N., Lovkova M. Ya., Sokolova S. M. The universal nature of the M-shaped relationship between basic and specialized metabolism in medicinal plants // Vestnik farmatsii. 2006. N 1. P. 23—33. (In Russian)
7. Kuzmicheva N. A. Effect of climatic factors on the content of flavonoids in the leaves of floodplain species of willow (*Salix* L.) // Vestnik farmatsii. 2009. N 4. P. 21—32. (In Russian)
8. Kuzmicheva N. A. The content of arbutin and other phenolic compounds in the leaves of lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in the eco-coenotic gradient // Materialy VIII sjezda farmatsevticheskikh rabotnikov Respubliki Belarus. Vitebsk, 2010. P. 218—222. (In Russian)
9. Sozinov O. V., Kuzmicheva N. A., Buzuk G. N. Resource and phytochemical optimum harvesting of medicinal plants // Sovremennaya botanika v Rossii: Trudy XIII Sezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii «Nauchnye osnovy okhrany i ratsionalnogo ispolzovaniya rastitelnogo pokrova Volzhskogo basseyna» (Tolyatti, 16—22 sentyabrya 2013). T. 3. Tolyatti, 2013. P. 89—90. (In Russian)
10. Kuzmicheva N. A., Kuzmichev Yu. A. Nature of dependence of the flavonoid content in plants from the provision of the coenopopulations in an ecological row // Vestnik farmatsii. 2015. N 2. P. 25—32. (In Russian)
11. Zhuravleva E. N., Ipatov V. S. Relations between plant species in the wetland pine forests of northwestern Russia. 3. Quantitative variability // Botanicheskiy zhurnal. T. 92, N 11. 2007. P. 1691—1706. (In Russian)
12. Ipatov V. S., Lebedeva V. Kh., Tihodeeva M. Yu., Zhuravleva E. N. The method of analysis of the functional structure of plant communities // Botanicheskiy zhurnal. 2010. T. 95, N 1. P. 117—128. (In Russian)
13. Ipatov V. S., Mirin D. M. Opisanie fitotsenoza [Phytocenosis description]. Sankt-Peterburg, 2008. 71 p. (In Russian)
14. Tsyganov D. N. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of environmental regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow, 1983. 196 p. (In Russian)
15. Buzuk G. N. The nature of relations between the estimated coverage and productivity shoots cranberries in pine green moss // Vestnik farmatsii. 2013. N 4. P. 44—49. (In Russian)
16. Sadyrina E. S., Kasyanov Z. V. To optimize the determination of the common stock of raw cranberries // Sovremennaya biologiya: voprosy i otvety: Materialy

- I mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii 20—21 yanvarya 2012 g. Sankt-Petersburg, 2012. P. 175—180.
17. Kasyanov Z. V., Turyshev A. Yu., Agafontseva A. V. Resource characteristics cranberries ordinary in Komi-Perm district of the Perm region // Vestnik VGU. Ser. Khimiya. Biologiya. Farmatsiya. 2013. N 2. P. 186—190. (In Russian)
 18. Plokhinskiy N. A. Biometriya [Biometrics]. Novosibirsk, 1961. 364 p. (In Russian)
 19. Ipatov V. S., Kirikova L. A. Fitotsenologiya [Phytocoenology]. Sankt-Petersburg, 1997. 316 p. (In Russian)
 20. Ipatov V. S., Kirikova L. A. The classification of the relationship between plants in the community // Botanicheskiy zhurnal. 2000. T. 85, N 7. P. 92—100. (In Russian)
 21. Porter L. J., Hrstich L. N., Chan B. G. The conversion of proanthocyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin // Phytochemistry. 1986. Vol. 25. P. 223—230.
 22. Fursa N. S., Korotaeva M. S., Shelyuto V. L., Kuzmicheva N. A. The content of phenolic compounds in the above-ground and underground parts of wild rosemary marsh, grows in some areas of Belarus // Vestnik farmatsii. 2005. N 3. P. 26—36. (In Russian)
 23. Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti. Vyp. 4 [The biological flora of the Moscow region. Vol. 4] / Pod red. T. A. Rabotnova. Moscow, 1978. 232 p. (In Russian)

Раст. ресурсы, вып. 2, 2016

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ГОРЫ МАЯК (ГУНИБСКОЕ ПЛАТО, РЕСПУБЛИКА ДАГЕСТАН)

© Г. Н. Гасанов,^{1,*,} Ш. К. Салихов,* К. М. Гаджиев,*
М. М. Маллалиев,^{***} Ж. О. Шайхалова,* К. Б. Гимбатова***

* Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, г. Махачкала

** Дагестанский государственный университет

*** Горный ботанический сад ДНЦ РАН

¹ E-mail.ru: nikuevich@mail.ru

Изучены видовой состав, встречаемость и проективное покрытие видов в луговых фитоценозах на южном и северном склонах горы Маяк (Гунибское плато) в Среднегорном Дагестане. Дана оценка продуктивности травяных экосистем в зависимости от экспозиции склона и гидротермических условий.

Ключевые слова: Среднегорный Дагестан, луговые фитоценозы, видовой состав, проективное покрытие, продуктивность, экологические факторы.

Горные системы выполняют важные биосферные функции, поскольку они, занимая значительные территории, оказывают существенное влияние на формирование климата, речного стока, биологического разнообразия и биологических ресурсов планеты. Горные экосистемы используются как пастбищные и сенокосные угодья, для производства плодоовощной продукции и сбора лекарственных растений. Исследование горных экосистем, позволяющее вы-