

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

**Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Кабардино-Балкарский государственный аграрный
университет имени В.М. Кокова»**

На правах рукописи



Ахкубекова Амина Анатольевна

**БИОРЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ И БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА BORAGINACEAE JUSS.
ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА (НА ПРИМЕРЕ КАБАРДИНО-
БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ)**

1.5.20 – Биологические ресурсы

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор сельскохозяйственных наук,
доцент Тамахина А.Я.

Нальчик-2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. Литературный обзор.....	9
1.1 Распространение видов Boraginaceae на территории Кабардино-Балкарской Республики.....	9
1.2 Биоэкологические особенности и биоресурсный потенциал окопников шершавого и кавказского.....	10
1.3 Биоэкологические особенности и биоресурсный потенциал синяка обыкновенного.....	19
1.4 Биоэкологические особенности и биоресурсный потенциал медуницы мягкой.....	24
1.5 Факторы, влияющие на накопление в фитомассе алкалоидов и аллантаина.....	27
1.6 Биологическое поглощение тяжёлых металлов видами семейства Boraginaceae.....	33
Выводы по главе 1.....	35
Глава 2. Объекты, условия и методы исследования.....	37
2.1 Объекты и условия исследования.....	37
2.2 Методы исследования.....	38
Глава 3. Состояние ценопопуляций видов Boraginaceae на территории Кабардино-Балкарской Республики.....	45
3.1 Состояние ценопопуляций синяка обыкновенного.....	45
3.2 Состояние ценопопуляций окопника кавказского.....	59
3.3 Состояние ценопопуляций окопника шершавого.....	69
3.4 Состояние ценопопуляций медуницы мягкой.....	79
Выводы по главе 3.....	88
Глава 4. Биоресурсный потенциал бурачниковых в биологическом поглощении тяжёлых металлов.....	90
Выводы по главе 4.....	100

Глава 5. Особенности морфологической и биохимической адаптации видов <i>Boerhavia</i>	102
5.1 Адаптивные особенности эпидермы листьев.....	102
5.2 Особенности накопления пирролизидиновых алкалоидов.....	112
5.3 Особенности накопления аллантаина.....	117
5.4 Адаптивность фитохимического состава.....	124
Выводы по главе 5.....	139
Глава 6. Расширение сферы хозяйственного использования видов <i>Boerhavia</i>	141
6.1 Сырьевая база видов <i>Boerhavia</i> на территории КБР.....	141
6.2 Хозяйственное использование ценопопуляций видов рода <i>Symphytum</i>	147
6.3 Разработка технологии производства хлеба с медуницей мягкой.....	152
6.4 Экономическая эффективность мероприятий по рациональному использованию видов <i>Boerhavia</i>	156
Выводы по главе 6.....	159
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	161
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	164
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	188

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Одной из задач оценки биологических ресурсов растений является изучение состояния ценопопуляций редких, охраняемых и хозяйственно ценных видов, типичных для конкретной территории. К таким видам относятся представители семейства бурачниковых (*Boraginaceae* Juss.). Имеющиеся данные свидетельствуют о возможности их многоцелевого хозяйственного использования в качестве лекарственных, декоративных, красильных, кормовых, медоносных, пергааносных, пищевых растений (Растительные ресурсы, 1980).

Наиболее изучены в кормовом аспекте окопники шершавый (*Symphytum asperum* Lerech.) и кавказский (*S. caucasicum* M. Bieb.), рекомендуемые для производства силоса и травяной муки (Медведев, 1974, Медведев, Сметанникова, 1981, Фролов, Фролова, 1984, Пельменев и др., 1984, Парахин и др., 2006, Кшникаткина и др., 2005, Разумова и др., 2015). Богатый химический состав бурачниковых привлекает внимание фармакологов. В фитомассе окопников выделены полисахариды, аллантоин, проявляющие антикомплементарную и антиоксидантную активность, пирролизидиновые алкалоиды, обладающие гепатотоксическим, мутагенным, канцерогенным и тератогенным действием, фенольные кислоты (Amiranashvili et al, 2016, Барбакадзе и др., 2007, Merlani et al, 2010, Salehi et al., 2019, Savic et al, 2015, Barbakadze et al, 2009, Castro et al, 2001, Savic et al, 2015, El-Shazly, Wink, 2014, Petersen e.a., 2009). В фитомассе медуницы мягкой (*Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem.) содержатся аллантоин, фенолкарбоновые кислоты, дубильные вещества, флавоноиды, антоцианы, витамины, фруктозосодержащие углеводы, эфирные масла, каротиноиды (Васфилова и др., 2015, Круглов, Фурса, 2011, Круглов, 2019, Круглов, Овчинникова, 2012, Данилов и др., 2013, Федько и др., 2014, Ефремов и др., 2013, Тлепцерищева и др., 2017). В фитомассе синяка обыкновенного (*Echium vulgare* L.) выделены глюкофруктозаны, органические кислоты, нафтохиноны, сапонины, витамин С, флавоноиды, антоцианы, дубильные вещества, антраценпроизводные, алкалоиды (Дайронас, 2012, Муравьева и др., 2002, Шабанова и др., 2012, Гонтова, 2013,

Круглов, Свечникова, 2007, Кайтмазов и др., 2014, El-Shazly et al, 1996). Отмечено избирательное накопление *E. vulgare* Ni, Cr, Pb, Cd (Позняк, 2011, Пузанов и др., 2012), а *P. mollis* - микроэлементов кроветворного комплекса - Mn, Fe, Co, Cu, Ni (Круглов, 2019, Круглов, Овчинникова, 2012, Данилов и др., 2013, Федько и др., 2014, Васильева и др., 2016).

E. vulgare, *S. asperum*, *S. caucasicum* являются рудеральными, инвазионными или потенциально инвазионными видами (Виноградова и др., 2010, Панасенко, 2014, Abramova et al., 2017, Борисова, 2015). *P. mollis* занесена в региональные Красные книги пяти субъектов РФ, как редкий и нуждающийся в охране вид.

Несмотря на довольно глубокую изученность химического состава, биологических и экологических особенностей *P. mollis*, *E. vulgare*, *S. sperum*, *S. caucasicum*, слабо исследованы видовые особенности морфологической и биохимической адаптации, отсутствуют данные об эксплуатационных запасах лекарственного сырья в естественных фитоценозах на территории Кабардино-Балкарской Республики (КБР). В связи с деградацией коренных растительных сообществ под влиянием интенсивной антропогенной нагрузки (распахивание степных, лесостепных и лесных земель) и выпадением из их состава многих экологически специализированных видов бурачниковых требуют уточнения экологические стратегии видов в экотопах различной степени нарушенности, прогноз уровня накопления пирролизидиновых алкалоидов и возможность расширения сферы хозяйственного использования.

Цель и задачи исследования. Цель исследования - изучить биоресурсный потенциал и биоэкологические особенности видов семейства Boraginaceae Juss. флоры Северного Кавказа (на примере КБР).

Для выполнения поставленной цели решались следующие задачи:

- 1) изучить состояние ценопопуляций *E. vulgare*, *S. asperum*, *S. caucasicum* и *P. mollis* в природных и антропогенных ландшафтах КБР, выявить лимитирующие факторы, ограничивающие ареалы этих видов на территории республики;
- 2) уточнить онтогенетические и эколого-фитоценотические стратегии *E. vulgare*, *S. asperum*, *S. caucasicum* и *P. mollis*;

- 3) выявить биоресурсный потенциал видов Boraginaceae в биологическом поглощении тяжёлых металлов;
- 4) изучить видовую специфику накопления алкалоидов и аллантаина;
- 5) уточнить механизмы морфологической адаптации видов Boraginaceae на примере листьев;
- 6) исследовать механизмы биохимической адаптации и закономерности формирования фитохимического состава, разработать регрессионные модели зависимости накопления пирролизидиновых алкалоидов от факторов среды;
- 7) обосновать применение *P. mollis* в хлебопечении;
- 8) исследовать эксплуатационные запасы, возможные ежегодные заготовки сырья, оценить экономическую эффективность лекарственных сборов;
- 9) разработать рекомендации по рациональному использованию видов Boraginaceae на территории КБР.

Научная новизна. На основе результатов исследования состояния ценопопуляций *E. vulgare*, *S. asperum*, *S. caucasicum* и *P. mollis* уточнены их онтогенетические и эколого-фитоценотические стратегии, обоснованы факторы, лимитирующие распространение видов, выявлены индикаторы состояния ценопопуляций, исследованы особенности биологического поглощения тяжёлых металлов, накопления питательных веществ и антиоксидантов в надземной и подземной фитомассе. Обоснованы рекомендации по применению *E. vulgare* для фиторемедиации почв, загрязнённых Zn, Cu и Mo, *S. caucasicum*, *S. asperum* и *P. mollis* – для биоиндикации загрязнения почв Zn, Mn, Cu, Pb и Mo. Разработана технология хлеба функционального назначения с медуницей мягкой. Обоснован выбор участков для создания плантаций кормового и медоносного использования с минимальным содержанием пирролизидиновых алкалоидов и высокой питательностью зелёной массы *S. asperum* и *S. caucasicum*. Научная новизна теоретических и технологических решений подтверждена патентом на изобретение RU 2740094 C1.

Теоретическая и практическая значимость работы. Данные о современном состоянии ценопопуляций, лимитирующих факторах развития и

распространения, эксплуатационных запасах и возможных объёмах ежегодных заготовок *E. vulgare*, *S. asperum*, *S. caucasicum* и *P. mollis* имеют практическую значимость для разработки мер по их рациональному использованию. Результаты изучения структуры морфологической изменчивости, онтогенетических и эколого-фитоценологических стратегий, механизмов морфологической (листья) и биохимической (алкалоиды, аллантаин) адаптации к стресс-факторам, особенностей биологического поглощения тяжёлых металлов расширяют и дополняют сведения о биоэкологических особенностях представителей семейства Boraginaceae. Основные результаты исследований используются при изучении дисциплин «Экология», «Товароведение и экспертиза комбинированных товаров и функциональных продуктов питания», «Пищевые и биологически активные добавки» в ФГБОУ ВО Кабардино-Балкарский ГАУ.

Методология и методы исследований. Исследования проводились с использованием методов системного анализа. Лабораторные и полевые опыты осуществлялись в соответствии с общепринятыми методами (ГОСТы, ОФС, МУ). Учёты и наблюдения выполнялись на основе стандартных методик, приборов, оборудования и компьютерных программ. Обработка экспериментальных данных проводилась методами математической статистики с помощью программного обеспечения (Microsoft Excel 10, STATISTICA 6.0).

Основные положения, выносимые на защиту:

- 1) лимитирующие факторы, индексы виталитета и размерной пластичности, структура изменчивости морфологических признаков и возрастные типы ценопопуляций являются показателями онтогенетических и эколого-фитоценологических стратегий *S. asperum*, *S. caucasicum*, *P. mollis* и *E. vulgare*;
- 2) общие и видоспецифичные особенности морфологической, онтогенетической и биохимической адаптации видов к стрессу;
- 3) обеспеченность сырьевой базы дикорастущих растений семейства Boraginaceae флоры КБР как основа для расширения сферы их хозяйственного использования в пищевой промышленности, кормопроизводстве, фиторемедиа-

ции и заготовке лекарственного растительного сырья.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов исследований подтверждается большим объёмом экспериментального материала (39 ценопопуляций, 1170 учетных площадок в 3 природных зонах КБР), полученного в результате полевых и лабораторных исследований, достаточным объёмом расчётных данных, высокой степенью точности результатов экспериментальных исследований (10-ти-кратная биологическая и 3-х-кратная аналитическая повторности).

Апробация результатов. Основные положения диссертации и результаты исследований докладывались на всероссийских (Майкоп, 28 сентября 2018, 25 сентября 2019, 11 ноября 2020, 25 ноября 2020 г., Нальчик, 22 марта 2018, 22 октября 2020, Омск, 18 апреля 2018 г.) и международных (Нальчик, 22 марта 2018, 19 ноября 2020, 20 марта 2020 г., Грозный, 15 мая 2018, 22 мая 2018, 4 ноября 2020 г., Омск, 18 апреля 2019, Магас, 2019, 21 сентября 2020, Йошкар-Ола, 18 марта 2019, Тюмень, 16 июля 2019, Орел, 24 февраля 2021) научно-практических конференциях.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 40 научных трудов, в т. ч. 13 научных статей – в научных изданиях из перечня ВАК Министерства науки и высшего образования РФ, монография и патент.

Личный вклад автора. Результатами самостоятельной работы соискателя является обзор литературы, планирование и проведение геоботанических обследований, отбор образцов почвы и растений, качественный и количественный химический анализ, статистическая обработка, математический анализ и интерполяция полученных данных, подготовка публикаций по теме исследования (в т. ч. в соавторстве). Анализ и обобщение результатов, формулировка выводов и положений, выносимых на защиту, проведены автором лично при корректирующем участии научного руководителя.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 234 страницах и состоит из введения, 6-ти глав, заключения, списка литературы, 28 приложений. В работе имеются 38 таблиц, 65 рисунков. Список использованной литературы насчитывает 268 источников, в том числе 90 - зарубежных авторов.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Распространение видов *Ворaginiaceae* на территории Кабардино-Балкарской Республики

Семейство бурачниковые (*Ворaginiaceae* Juss.), насчитывающее 155 родов и 2686 видов, характеризуется космополитным распространением. Признаками бурачниковых являются жёсткое щетинистое опушение листьев и стеблей, верхоцветное соцветие (полузонтики, составляющие односторонние завитки) (Жизнь растений, 1980). Во флоре Северного Кавказа бурачниковые представлены 24 родами и 77 видами (Галушко, 1980).

Флора КБР включает 20 родов и 41 вид семейства *Ворaginiaceae* (Шхагапсоев, 2015). К наиболее крупным родам семейства относятся *Myosotis* (11 видов) и *Nonea* (6 видов). Остальные роды включают по 1-3 вида.

В соответствии со схемой флористического районирования КБР (Шхагапсоев, 2015) виды бурачниковых распределены по пяти флористическим подрайонам республики, охватывающим всю её территорию. Все виды бурачниковых имеют многоцелевое хозяйственное использование (медицина, кормопроизводство, производство мёда, декоративное растениеводство, закрепление склонов) (Растительные ресурсы, 1980).

Большая часть видов семейства бурачниковых (24 вида) произрастает в предгорной и среднегорной зоне КБР - флористический подрайон Юрской депрессии (24 вида) и Чегемо-Черело-Суканский флористический подрайон (23 вида). К зоне мезофитных широколиственных лесов (Лескено-Лашкутинский подрайон) приурочено 11 видов. В Эльбрусском флористическом подрайоне (альпийские и субальпийские луга) отмечено 10 видов, а в Терско-Прохладенском флористическом подрайоне (степная и лесостепная зоны) произрастает 3 вида.

Более половины видов встречаются одновременно в нескольких высотных растительных зонах КБР. Семейство *Ворaginiaceae* во флоре КБР представлено бореальными (78%), древнесредиземноморскими (9,8%), связующими (2,4%) и общеголарктическими (9,8%) типами, распадающимися на 13 геоэлементов.

Наибольшее количество видов относится к Кавказскому (29,3%), Евро-Сибирскому (19,5%) и Кавказско-Европейскому (14,6%) геоэлементам. Во флоре бурачниковых преобладают бореальные геоэлементы (ПРИЛОЖЕНИЕ 1).

Виды родов *Symphytum* и *Pulmonaria* являются бореальными (распространены в пределах таежной зоны, частично заходят в тундру на севере или в смешанные и широколиственные леса на юге). Окопники кавказский и шершавый, как факультативные лесные виды, относятся к кавказскому элементу лесной флоры Центрального Предкавказья, основной ареал которого ограничен Кавказской флористической провинцией. *P. mollis* относится к Евросибирскому элементу лесной флоры Центрального Предкавказья, распространена в евроазиатской части Циркумбореальной области (Иванов, Гусева, 2014).

Редкими видами бурачниковых флоры КБР являются незабудки приятная и ветвистая, липучка разношиповая, рассеянными - незабудочник кавказский, незабудка редкоцветковая, нонеи промежуточная, розовая, щетинистая, пупочник скальный, окопник кавказский (Галушко, 1980).

Symphytum asperum является реликтовым кавказским видом (Шхагапсоев, 2015), кавказским эндемиком албанской группы (Тажудинова, Гамидова, 2016). Эндемиком Кавказа является и трёхгранноплодник окутанный *Trigonocaryum involucratum* (Stev.) Kusn. (Шекетаури, 2014), занесённый в Красную книгу КБР.

Виды бурачниковых, произрастающие в высокогорных труднодоступных районах КБР, находятся в стадии изучения. Под влиянием интенсивной антропогенной нагрузки (распахивание степных и лесостепных земель, вырубка лесов) коренные растительные сообщества деградируют, так как из их состава выпадают многие экологически специализированные виды бурачниковых. В связи с этим научный и практический интерес вызывает мониторинг состояния сохранившихся популяций Boraginaceae, исследование их биоэкологических особенностей и биоресурсного потенциала.

1.2 Биоэкологические особенности и биоресурсный потенциал окопников шершавого и кавказского

На Северном Кавказе произрастает 5 видов окопника (Галушко, 1980).

Среди них наиболее распространен и изучен в кормовом аспекте окопник шершавый (*Symphytum asperum* Lerech.) (Медведев, 1974, Фролов, Фролова, 1984, Пельменев и др., 1984, Найда, 2000).

S. asperum - азиатский, южно-умеренный вид, гемикриптофит. Относится к гигрофильным, субальпийским и лесным флороценоэлементам (Сиротюк, Остапенко, 2016). Произрастает во всех районах Кавказа от низменности до верхнегорного пояса (на опушках, лугах, в кустарниках, на влажных почвах) (Растительные ресурсы, 1990). Обычен в составе полурудеральных сообществ нитрофильного высокотравья субальпийских лугов Кавказа. На территории КБР входит в состав синантропных рудеральных сообществ в пределах эльбрусского и терского вариантов поясности (Цепкова и др., 2014). Является эдификатором высокогорных лугов (Исмаилов, Ибрагимов, 2009), доминирует в крупнотравных луговых сообществах С или С-R-S моделей (Акатов, Акатова, 2016). *S. asperum* индифферентен к факторам крутизны и экспозиции склонов, при этом на распределение вида влияет высота н. у. м. (Егоров, Онипченко, 2014).

О. шершавый относится к адвентивным потенциально инвазионным видам, расселяющимся и натурализующимся в нарушенных местообитаниях и способным внедриться в полуестественные и естественные сообщества (Панасенко, 2014, Третьякова, Куликов, 2014).

S. caucasicum является эндемиком Кавказа, по происхождению имеет кавказско-албанские корни (Иванов, Гусева, 2014). Произрастает в средне- и верхнегорном поясах Кавказа (опушки, берега рек, вдоль дорог, мусорные места), а также в травянистых фитоценозах широколиственных лесов (Хасанова, 2006). *S. caucasicum* встречается от лесного до субальпийского пояса, как сорняк на выгонах, паровых полях, огородах, сорных местах.

Естественный ареал *S. caucasicum* сходен с ареалом *S. asperum*, однако встречается данный вид в границах первичного ареала намного реже. Это обусловлено большей требовательностью к эдафическим факторам (плодородные, рыхлые, водопроницаемые, обеспеченные влагой, но не переувлажнённые и некислые почвы) (Медведев, Сметанникова, 1981).

Для о. кавказского характерна зимостойкость, холодостойкость,

требовательность к влаге, устойчивость к заморозкам, слабое поражение болезнями и вредителями (Медведев, Сметанникова, 1981, Сенатор, Саксонов, 2009).

Во многих районах России о. кавказский культивируется и часто дичает. Во вторичном ареале встречается в нарушенных местообитаниях, внедряется в полуестественные местообитания, где формирует монодоминантные заросли (Девятова и др., 2016). Легко гибридизирует с другими видами рода *Symphytum* (Виноградова и др., 2010).

О. кавказский входит в перечень инвазионных видов Средней России (Виноградова и др., 2010, Панасенко, 2014), Сибири («Черная книга» флоры Сибири, 2016, Abramova et al., 2017), Камчатского края (Девятова и др., 2016). По существующей классификации адвентивных видов о. кавказский по степени натурализации относится к эфемерофитам, по способу заноса – эрпекофитом, эргазиофигофитом, эукенофитом, по времени заноса – кенофитом и колонофитом (Девятова и др., 2016, Рохлова, 2014, Сенатор, Саксонов, 2009). Низкий репродуктивный потенциал о. шершавого отмечен только в северных районах России (Рохлова, 2014).

К ботаническим признакам о. шершавого относятся раскидистый, сильно ветвящийся стебель, наличие жёстких щетинок на стебле и листьях, соцветия – парные завитки, собранные в метельчатое соцветие второго порядка, обоеполые цветки, окраска которых изменяется по мере распускания соцветия от розовой до синей и голубой, дробный плод, состоящий из 4 односеменных орешков-эремов, бифациальный и гипостоматозный тип листьев. Эпидермальные клетки листьев многоугольной или неправильной формы, устьица анизоцитарные и аномоцитарные, железистые трихомы головчатой формы, расположены более плотно на нижнем эпидермисе; агланулярные трихомы простые, одноклеточные или многоклеточные (Аксин, Ваки, 2007).

Цветение о. шершавого начинается в начале июня и продолжается около 2 месяцев; отличается высокой интенсивностью цветения (до 110 цветков на побеге). В благоприятных погодных условиях у растений за счет развития и цветения боковых побегов из пазушных почек продолжительность цветения воз-

растает до 100 и более дней (Найда, 1998).

Система опыления включает перекрёстное опыление и гейтоногамию (Найда, 2014). О. шершавый характеризуется низкой семенной продуктивностью, что обусловлено недостаточным количеством специализированных опылителей (шмелей), невысоким процентом плодоцветения и семенификации (Демьянова, 2012). Коэффициент семенной продуктивности о. шершавого составляет 27-32% (Найда, 2015, Демьянова, 2012). По данным Е.Л. Рохловой, Г.С. Антипиной (2013, 2014) в условиях Южной Карелии к концу вегетационного сезона у о. шершавого через каждые 25–27 см длины корневища закладывается почка; часть почек остаются резервными; потенциальная семенная продуктивность побега составляет 4041 семян, а фактическая – 107; всхожесть семян около 25%.

Урожай полноценных семян в центральном паракладии тирса о. шершавого в зависимости от погодных условий и возраста растения составляет 0,8-9,8 ц/га. На семенную продуктивность о. шершавого оказывают влияние тип почвы, удобрение и площадь питания. Урожай семян на минеральной среднеподзолистой и среднесуглинистой почве в 2,6 раза выше, чем на перегнойно-торфяной; полное минеральное удобрение и оптимальная площадь питания (70x50 или 70x70 см²) повышают показатели семенной продуктивности. Под действием фосфорных удобрений и внекорневой подкормки микроэлементами увеличение урожая происходит за счёт улучшения завязываемости семян и их выполненности. Наиболее полноценными являются семена с центрального паракладия (Фролов, 1994). Масса 1000 семян 8-10 г, срок сохранения всхожести 2-3 года (Парахин и др., 2006).

В онтогенезе о. шершавого выделяют ювенильное (один генеративный розеточный побег), имматурное (несколько вегетативных розеточных побегов), генеративное (центральный репродуктивный побег в фазе бутонизации или цветения и боковые вегетативные розеточные побеги) состояния. Соотношение онтогенетических состояний зависит от географического происхождения и погодных условий в период формирования семян (Фролов, 1994).

Продолжительность пребывания растений о. шершавого в вегетативном

состоянии (фаза розетки) весной после отрастания определяется погодными условиями. При пониженных среднесуточных температурах она затягивается, а при повышенных - сокращается. Начиная со второго года жизни, о. шершавый формирует высокие урожаи зелёной массы (2,4-7,1 кг/м²). Урожай достигает максимума на 7-11 годы жизни (Фролов, 1994).

К факторам, влияющим на состояние ценопопуляций о. шершавого, отнесены низкая устойчивость к заморозкам; длина светового дня, кислотность почвы; плодородие почвы (Фролов, 1994).

О. шершавый характеризуется высоким адаптационным потенциалом. Так, в условиях европейского Севера продуктивность зелёной массы в культуре составила 7 кг/м², облиственность - 50%, содержание сухого вещества 15%, в т. ч. протеина 178,5 г/м², долголетие в культуре 10-15 лет, продуктивность семян 60-90 г/м² (Рубан и др., 2011).

S. caucasicum (корневищный геофит, длительно вегетирующий весенне-летне-осенне-зелёный, с периодом зимнего покоя) характеризуется высокой адаптивной способностью, что обуславливает успешную интродукцию. В условиях интродукции о. кавказский характеризуется высокой вегетативной подвижностью (Крохмаль, Кряж, 2009).

В онтогенезе о. кавказского выделяют следующие состояния: ювенильное (один генеративный розеточный побег), имматурное (несколько вегетативных розеточных побегов), генеративное (центральный репродуктивный побег в фазе бутонизации или цветения и боковые вегетативные розеточные побеги). Возможен переход растений ювенильного состояния в генеративное, минуя имматурное (один репродуктивный побег в фазе бутонизации или цветения). Соотношение биоморф зависит от погодных условий в период формирования семян (Фролов, 1994). Продолжительность пребывания о. кавказского в вегетативном состоянии (фаза розетки) весной после отрастания определяется погодными условиями. При пониженных среднесуточных температурах (8-12°C) она затягивается на 40-60 дней, а при повышенных (15-20°C) - сокращается (Фролов, 1994). Растения в фазу цветения формируют большую площадь листовой поверхности (4,4 м²/м²), слабо поражаются болезнями и вредителями, отличаются

высокой урожайностью надземной фитомассы (в первом укосе сырая масса - 36,4, а воздушно-сухая - 8,3 т/га; во втором укосе соответственно 21,6 и 2,2 т/га). Продуктивность побегов первого поколения – до 45 т/га, второго – до 10 т/га. Содержание протеина в зелёной массе 2,7-3,5% (Найда, 2010).

S. caucasicum начинает расти под зимним снежным покровом и рано зацветает. Вид доминирует в сообществах с *Artemisia opulenta*, *Rumex longifolius*. Сообщества с о. кавказским обычно имеют 2-х ярусную структуру (Abramova et al, 2017). *S. caucasicum* отрастает позже других видов окопника, медленно наращивает массу (Медведев, Сметанникова, 1981) и формирует высокие урожаи на второй год жизни в результате активного развития ассимиляционной поверхности (в фазе бутонизации – 4,2-5,0 м²/м²) (Житин, Волошина, 2017). Урожай зелёной массы достигает максимума на 4-7-й годы жизни и держится на максимальном уровне в течение 3-4 лет. По данным Фролова Ю.М. (1994) в условиях Республики Коми средняя многолетняя продуктивность о. кавказского первого укоса составила 4,52, а второго укоса – 1,08 кг/м². По данным Ю.И. Житина и Е.В. Волошиной (2017) в лесостепной зоне ЦЧР средняя урожайность растений о. кавказского первого укоса составила 20,5-24,1, а второго 14,5-18,5 т/га. По данным П.Ф. Меведева и А.И. Сметанниковой (1981) урожай зелёной массы о. кавказского во втором укосе составляет около 34% от первого.

Подобно *S. officinale* (Goulson et al., 1998), *S. caucasicum* является самонесовместимым перекрёстно-опыляемым растением. Основными опылителями о. кавказского являются пчелы. Завязываемость семян в благоприятных погодных условиях достигает 60%, а их урожайность 0,5-1 ц/га. В результате неравномерного созревания семян (Житин, Волошина, 2017, Найда, 2010). о. кавказский размножается преимущественно корневыми отпрысками, так как количество завязывающихся эремов низкое (Крохмаль, Кряж, 2009, Медведев, Сметанникова, 1981, Меньшакова, 2011).

В корнях о. шершавого выделены фракции полисахаридов, в состав которых входят глюкоза, галактоза, арабиноза и ксилоза (Chushenko e.a., 1990), пирролизидиновые алкалоиды (Растительные ресурсы, 1990), фенольные кислоты (кофейная, розмариновая, хлорогеновая, сальвианоловая и литоспермовая)

(Amiranashvili et al, 2016).

Биологическая активность экстракта корня о. шершавого является результатом взаимодействия различных соединений, присутствующих в водном экстракте корней, в частности аллантоином, фенольными соединениями, гликопептидами, полисахаридами и некоторыми пирролизидиновыми алкалоидами (Salehi et al., 2019, Savic et al, 2015). В корнях и побегах окопника шершавого выявлены поли[окси-1-карбокси-2-(3,4-дигидроксифенил)этилен] и поли[3-(3,4-дигидроксифенил)]глицериновая кислота, проявляющие антикомплементарную и антиоксидантную активность (Барбакадзе и др., 2007). В настоящее время исследуется возможность использования их в качестве противовоспалительных, ранозаживляющих и опухолемодулирующих агентов (Барбакадзе и др., 2010, Barbakadze et.al., 2009, Castro et al, 2001, Savic et al, 2015). Фенольные полимерные фракции из листьев и стеблей *S. asperum* обладают антикомплементарной и антиоксидантной активностью (Barbakadze et al., 2011, Merlani et al, 2010).

В фитомассе о. шершавого синтезируются и накапливаются пирролизидиновые алкалоиды (циноглоссин, консолидин, симфитин, лазиокарпин), способные алкилировать ДНК, вызывать мутации у травоядных и людей (Самылина, Булаев, 2009, El-Shazly, Wink, 2014, Roeder et al., 1992). В корнях *S. asperum* идентифицированы пирролизидиновые алкалоиды: эхимидин, N-оксиды ликопсамина, 7-ацетилликопсамин, 3-ацетилликопсамин, интермедин, N-оксиды, симпитин, 7-ацетилсимландин, симвиридин, 7-ацетилсимвиридин, миоскорпин, триангуларин и гелиосупин (Roeder et al, 1992). Содержание алкалоидов в надземной фитомассе составляет 0,22%, а в корнях и корневищах около 0,3% от абс. сухого вещества (Растительные ресурсы, 1990).

Для окопника в ЕС и США введены ограничения – запрещён приём препаратов из окопника внутрь и ограничена продолжительность его местного применения (Самылина и др. 2011). Учитывая то, что пирролизидиновые алкалоиды являются естественными составляющими целого ряда растений, применяемых в лечебных целях и могут быть частью пищевой цепи, Комитет по лекарственным средствам растительного происхождения (НМРС, 2014) рекомендовал максимально допустимое суточное потребление пирролизидиновых алка-

лоидов не более 0,007 мкг/кг массы тела (в среднем 0,35 мкг / сут. для взрослых и 0,14 мкг/кг для детей).

В надземной части о. шершавого содержатся витамин С и каротин, углеводы и родственные соединения (Растительные ресурсы, 1990), розмариновая кислота (Petersen e.a., 2009). В листьях выявлены кофейная и хлорогеновая кислоты (Петрова и др., 2015), а в цветках - антоцианы (дельфин и мальвин) (Растительные ресурсы, 1990). В аминокислотном составе экстракта из травы и корней о. шершавого преобладают глутамин, аспарагин, пролин и аргинин (Гонтова, 2013), а в составе макро- и микроэлементов - К, Са, Р, Mg, Si, Fe, Al, Mg (Круглов, Овчинникова, 2012). В зелёной массе о. шершавого содержится 12% сухого вещества, до 24% сырого протеина, 3% сырого жира, 14% сырой клетчатки, 13% сырой золы (Парахин и др., 2006), до 66 мг% каротина, до 1324 мг% аскорбиновой кислоты, 1654 мг% рутина, до 92 мг% фолиевой кислоты. В 100 кг зелёной массы содержится 15 корм. ед. и 3,4 кг переваримого протеина, а в сене - соответственно 44,7 и 9,7 кг. На 1 кормовую единицу приходится 217 г переваримого протеина. 1 кг травяной муки дает 0,55 корм. ед., 85 г переваримого протеина, 2,5 г фосфора, 11 г кальция и 258 г каротина. В 100 кг силоса содержится 10,2 корм. ед.; на 1 к. ед. приходится 107 г переваримого протеина (Кшникаткина и др., 2005).

В корнях *S. caucasicum* основными алкалоидами являются асперумин, эхимидин N-оксид, эхинатин, гелиотрин и лазиокарпин (Melkumova et al, 1974). В корневищах и надземной массе содержание алкалоидов составляет соответственно 0,48% и до 0,31%. В корневищах и надземной массе *S. caucasicum* содержится аллантаин, полифруктаны (22-25%), фруктозосодержащие углеводы (44-51,4%), обладающие иммуномодулирующей активностью (Васфилова и др., 2015). В корнях и побегах окопника кавказского выявлены поли[окси-1-карбокси-2-(3,4-дигидроксифенил)этилен] и поли[3-(3,4-дигидроксифенил) глицериновая кислота (Barbakadze et al, 2011), рекомендуемые для использования в качестве противовоспалительных и ранозаживляющих агентов (Барбакадзе и др., 2010).

Фенольные полимерные фракции из листьев и стеблей *S. caucasicum* об-

ладают антикомплементарной и антиоксидантной активностью (Barbakadze et al., 2011, Merlani et al, 2010). Углеводный комплекс подземной части растений *S. caucasicum* представлен олиго- и полифруктанами (Васфилова и др., 2015).

В листьях о. кавказского содержится около 160 мг% витамина С (Ларин и др., 1956). Средний химический состав зелёной массы: протеин - 17,4%, клетчатка – 19,6%, зола – 16% (Медведев, Сметанникова, 1981), сырого жира 2,27-4,73 %, общих сахаров 21,98 % в с. в. Соотношение сырого протеина и количества сахаров 1,2 : 1. Энергетическая ценность *S. caucasicum* 2,82 МДж. Содержание сырого протеина и клетчатки в зелёной массе 1-го укоса в 2 раза выше их содержания во втором укосе. В 1 кг зелёной массы 0,19-0,25 к. ед. и 30-52 переваримого протеина (Разумова и др., 2015).

Корни о. шершавого входят в состав прописи Здренко. В народной медицине отвар корней и листьев применяют при переломах, кровотечениях, болезнях органов дыхания и желудочно-кишечного тракта (Растительные ресурсы, 1990, Растительные ресурсы России, 2011, Karimov et al., 2018).

В кормопроизводстве зелёная масса о. шершавого применяется для производства зелёного корма, травяной муки, сена, сенной муки, витаминной пасты, сенажа, силоса (Ларин и др., 1956, Медведев, 1974, Парахин и др., 2006, Пельменев и др., 1984, Растительные ресурсы, 1990). Использование *S. asperum* в зелёном конвейере обусловлено ранней вегетацией, быстрым формированием урожая зелёной массы, устойчивостью к понижениям температуры, хорошей отавностью (Зайнуллина, 2008). Однако широкое внедрение о. шершавого в культуру ограничено трудоёмким способом размножения корневыми черенками, низкой семенной продуктивностью, неравномерным созреванием семян.

О. шершавый является раннелетним медоносным растением (Ларин и др., 1956, Растит. ресурсы, 2011, Karimov et al, 2018). Суточная нектаропродуктивность составляет 250-500 мг (Прибылова, Иванов, 2011). Пыльцевая продуктивность 100 цветков 170,3 мг, а сахаропродуктивность 160,3 мг (Найда, 2015). Мёдопродуктивность *S. asperum* зависит от метеорологических факторов и возраста и варьирует от 148,2 до 1073,6 кг/га (Найда, 1998).

S. caucasicum в народной медицине применяют при диарее и желудочно-

кишечных расстройствах, для лечения кожных заболеваний и переломов. Настой корней обладает антисептическим, кровоостанавливающим, противовоспалительным действием, антиоксидантными свойствами. Листья и корни используются в качестве бальзама при лечении переломов. Молодые листья используются для приготовления салатов и супов (Растительные ресурсы, 1990, Mehdiyeva et al., 2017). Водный и спиртовой экстракты *S. caucasicum* оказывают спазмолитическое и гипотензивное действие. Сумма алкалоидов стимулирует деятельность ЖКТ (Растительные ресурсы, 1990, Растительные ресурсы России, 2011).

Из надземной массы о. кавказского также производят силос и травяную муку. Зеленая масса пригодна для кормления свиней, коз, овец, птицы.

При внесении в агроценоз картофеля биомассы окопника кавказского в качестве мульчи запасы продуктивной влаги увеличивались по отношению к контролю в фазу всходов на 10,2 %, цветения – на 11,4 %, плодообразования – на 4,7 %, ферментативная активность почвы увеличивалась на 12,9–20,9%, продуктивность картофеля повысилась на 44-48 %, выход товарной продукции - на 5,7 % (Разумова и др., 2015).

Мёдопродуктивность о. кавказского составляет до 500 кг/га (Житин, Волошина, 2017, Найда, 2010).

1.3 Биоэкологические особенности и биоресурсный потенциал синяка обыкновенного

Естественный ареал *Echium vulgare* охватывает Европу, Средиземноморье, Малую Азию и Кавказ. Вид является адвентивным для Сибири, Дальнего Востока, Северной и Южной Америки (Эбель и др., 2016). Основными местами произрастания *E. vulgare* являются каменистые склоны, опушки, сухие луга, степи, залежи, мусорные места до высоты 2400 м н. у. м. (Растительные ресурсы, 1990). На Северном Кавказе *E. vulgare* распространён во всех районах, кроме высокогорий (Галушко, 1980). Является представителем петрофитной флоры разнотравно-дерновиннозлаковых степей и лесостепей (Демина и др., 2016). В Кабардино-Балкарии с. обыкновенный встречается в луговых и остепнённых

луговых фитоценозах предгорной и степной зон, в составе ассоциаций рудеральной растительности городов республики (Цепкова и др., 2008). На особо охраняемых территориях *E. vulgare* считается инвазионным и потенциально инвазионным видом (Борисова, 2015).

E. vulgare является гемикриптофитом, по отношению к влаге – ксеромезофитом (Сенатор, Саксонов, 2009), к богатству почвы – эвтрофом, к свету – гелиофитом (Чудновская, 2017). *E. vulgare* является диагностическим видом рудеральных сообществ высокорослых дву- и многолетних видов *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951 (Миркин, Наумова, 2014). Относится к эпикофитам-ксенофитам, распространяющимся по антропогенным местам обитания благодаря аэро- и зоохории (Ямалов и др., 2013).

В экологической стратегии *E. vulgare* сочетает свойства виолентности, пациентности и эксплерентности (Ахкубекова, Тамахина, 2018). В техногенных экосистемах вид проявляет стресс-толерантную стратегию; при воздействии факторов техногенной среды фитоценотическая роль вида в популяции постепенно уменьшается за счёт снижения устойчивости к антропогенным нагрузкам (Глухов и др., 2011).

Несмотря на высокую амплитуду изменчивости синэкологическим оптимумом для *E. vulgare* являются сухие, слабокислые, умеренно и слабо обеспеченные минеральным азотом песчано-гравийные, песчаные или супесчаные субстраты (Булохов, 2017). Как адвентивный вид, с. обыкновенный играет определенную роль в формировании урбанофлоры и природной флоры, расселяясь по вторичным синантропным экотопам (Лега и др., 2017).

Многими авторами *E. vulgare* отмечен, как представитель рудеральных сообществ на инициальных стадиях восстановительной сукцессии (Гусев, Веселкин, 2015, Тамахина, Локьяева, 2017а). *E. vulgare* является типичным представителем ограниченно адаптивных техногенных экотопов, характеризующихся среднепригодными физико-химическими свойствами субстрата (низкая воздухообеспеченность, высокое содержание каменистой фракции, кислая рН, неравномерная влажность, низкое плодородие, высокая засоленность) (Постарнак, 2015).

В онтогенезе с. обыкновенного выделены латентный, прегенеративный, генеративный периоды и семь онтогенетических состояний. Основными диагностическими признаками возрастного состояния вида являются тип побега, состояние и цвет главного корня, наличие или отсутствие генеративных побегов (Игнатъева, Полянская, 2015).

Для синяка характерна женская двудомность (гинодиэция) (Демьянова, 2011). Среди луговых растений *E. vulgare* характеризуется низкой скоростью расхода водного запаса и интенсивностью транспирации менее $40,0 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$; относится к группе растений со средней амплитудой изменчивости интенсивности транспирации ($10\text{-}20 \text{ г/м}^2\cdot\text{ч}$) (Орлова, 2009). При загрязнении почвы тяжёлыми металлами у *E. vulgare* отмечены нарушения в эндосперме (Biskup, Izmaïłow, 2004) и подавление прорастания семян на 50% (Izmaïłow, Biskup, 2002).

E. vulgare благодаря высокой семенной продуктивности (средняя 1,8 тыс. семян, максимальная – 83 тыс. семян на 1 особь), длительному сохранению жизнеспособности семян, разнообразным способам их распространения, синтезу пирролизидиновых алкалоидов отнесён к ядовитым сорнякам, подлежащим контролю на полях и пастбищах (Graves M., Mangold J., Jacobs J., 2010, Шабанова и др., 2012).

В подземной части с. обыкновенного синтезируются глюкофруктозаны, органические кислоты (лимонная, яблочная, янтарная, фумаровая), фенолкарбоновые кислоты (литоспермовая, коричная), нафтохиноны (0,21%) (Дайронас, 2012). В надземной части обнаружены алкалоиды (гелиосупин, асперрулин, N-окись асперрулина), органические кислоты (лимонная, яблочная, янтарная, фумаровая), фенолкарбоновые кислоты (литоспермовая, коричная), сапонины (Муравьева и др., 2002). По данным Д.С. Круглова и др. (2007) сумма фенолкарбоновых кислот в пересчёте на транс-коричную кислоту составляет 1,13%. В листьях накапливаются глюкоза, фруктоза, органические кислоты (винная, яблочная, янтарная, эфиры яблочной и янтарной кислот), витамины (Е, каротин), в цветках – глюкоза, фруктоза, сахароза, витамины (Е, каротин). Содержание витамина С в листьях достигает 120 мг% (Шабанова и др., 2012).

Из корней и травы выделены водорастворимые полисахариды (ВДПС) D-галактоза, D-глюкоза, L-арабиноза и L-рамноза в комплексе с кальцием, натрием и кремнием (Гонтова, 2013). Содержание ВДПС составляет 9,4%, органических кислот - 1,3% (в пересчёте на яблочную кислоту), флавоноидов - 1,7% (в пересчёте на рутин), антоцианов - 0,7% (в пересчёте на цианидин), пектина - 0,3% (Круглов, Свечникова, 2007). В траве *E. vulgare* содержатся дубильные вещества (10,39%) и антраценпроизводные (0,06%) (Кайтмазов и др., 2014).

В фитомассе *E. vulgare* идентифицировано 16 пирролизидиновых алкалоидов и 3 их изомера, обладающих гепатотоксическим, мутагенным и канцерогенным действием, оказывающих антимиотический, противоопухолевый, спазмолитический эффект (El-Shazly et al., 1996). Главным алкалоидом с обыкновенного является эхимидин (El-Shazly et al., 1996). В надземной массе синяка обыкновенного выделены асперумин, гелиосупин, 3'-ацетилгелиосупин, эхинатин, эхиуплантин, лептантин, эхимиплантин, эхивулгарин, вулгарин, 7-О-ацетилвулгарин, эхимидин и его изомеры, 3'-ацетилэхимидин, 5'-ацетилэхимидин, эхихумилин, ретронецин и др. (Voppre et al., 2005, El-Shazly et al., 1996). По данным D. Skoneczny et al. (2015) содержание пирролизидиновых алкалоидов в растениях повышается при созревании семян, а биологическая роль состоит в адаптации к неблагоприятным условиям места произрастания и защите от насекомых-вредителей. Поедание зелёной массы *E. vulgare* вызывает отравление лошадей, крупного рогатого скота (Яковлева, 2008). Однако овцы и козы устойчивы к алкалоидам *E. vulgare* (Graves et al., 2010).

В густых экстрактах из корней и травы *E. vulgare* выявлено 16 аминокислот с доминированием глутаминовой, аспарагиновой и пролина (Машталер, 2013). В масле семян идентифицировано 15 фенольных кислот (Растительные ресурсы, 1990, Шабанова и др., 2012, Czaplicki S. et al., 2011).

По данным Б.Г. Цугкиева и др. (2013) в надземной фитомассе с обыкновенного, произрастающего в злаково-разнотравных горных фитоценозах РСО-Алания, содержание сырого протеина составляет 17,48-19,63%, сырого жира - 2,54-3,18%, БЭВ - 31,22-46,65%, сырой золы - 6,22-11,11%, сырой клетчатки - 21,84-23,92%.

C. обыкновенный обладает избирательной способностью к накоплению Ni и Cr (Позняк, 2011). В условиях загрязнения окружающей среды в траве *E. vulgare* отмечено высокое содержание As, Pb, Sb, Fe (Пузанов и др., 2012). В надземной фитомассе синяка отмечено накопление микроэлементов, образующих ряд в порядке уменьшения концентрации: Si > Mg > Fe > Al > Mn > Zn > Cu > Ti (Круглов, Ханина, 2006). Аналогичный ряд в накоплении микроэлементов отмечен и в горных фитоценозах РСО-Алания (Fe > Zn > Mn > Cu) (Кайтмазов, Гагиева, 2012).

E. vulgare применяют в народной медицине как отхаркивающее средство, успокаивающее и мочегонное средство, для лечения кори, и эпилепсии. Водные экстракты корней обладают антигонотропными, антиоксидантными, антибактериальными и противогрибковыми свойствами (Кожина и др., 1970, Растительные ресурсы, 1990, Moallem et al., 2007). Водный экстракт *E. vulgare* оказывает антигормональное, а спиртовой - курареподобное действие. Благодаря наличию шиконина и его эфиров вытяжки из синяка обыкновенного проявляют высокую антибактериальную активность и фунгистатический эффект (Min e.a., 2000). Отвар из надземной части применяется как отхаркивающее, седативное средство, при кашле, коклюше, эпилепсии. Наружно *E. vulgare* применяется при растяжении сухожилий и ревматизме, для повышения свёртываемости крови. Настой цветков оказывает диуретическое, а свежие листья - ранозаживляющее действие (Растительные ресурсы, 1990). Водные экстракты, полученные из корней и побегов, обладают антигонотропными свойствами. Корни обладают антибактериальным и противогрибковым, а метанольный экстракт - антиоксидантным действием (Moallem et al., 2007).

В кормопроизводстве *C. обыкновенный* не применяется, хотя считается пригодным для кормления овец (Растительные ресурсы, 1990, Шабанова и др., 2012). Молодые листья съедобны. *C. обыкновенный* рекомендуется для создания травосмесей медоносно-кормового назначения (Савин, Гудимова, 2016).

E. vulgare считается ценным раннелетним и летним медоносом (Karimov et al, 2018). Пыльцепродуктивность одного растения составляет 367,6 мг. Нектаропродуктивность 1 цветка достигает 15-16 г, а растения за сутки 585 мг,

сахаропродуктивность - соответственно 0,4 и 172,9 мг (Прибылова, Иванов, 2011). С 1 га посева *E. vulgare* можно получить до 1000-1230 кг/га синякового мёда (Иманбердиева, 2013, Прибылова, Иванов, 2011). Синяковый мёд относится к первосортным медам, имеет светло-янтарный цвет, обладает приятным запахом и хорошими вкусовыми качествами (Иманбердиева, 2013). 1 га с. обыкновенного заменяет для пчёл 25 га гречихи (Мусаев, Захарова, 2015).

Благодаря высокому содержанию золы и органического вещества в надземной части *E. vulgare* можно выращивать как сидеральную культуру (Савин, Гудимова, 2016). Экстракты *E. vulgare* служат источником красной краски, применяется в декоративном растениеводстве в составе миксбордеров (Растительные ресурсы, 1990).

1.4 Биоэкологические особенности и биоресурсный потенциал медуницы мягкой

Род *Pulmonaria* представлен 17 видами, характеризующимися высокой переопыляемостью растений (Доброчаева, 1981). Наиболее широкий ареал на территории России имеет *P. mollis*, ареал которой дизъюнктивный, с локусами в Средней и Восточной Европе, Сибири и на Кавказе.

Основными местами произрастания *P. mollis* являются разреженные леса, дубравы, мезофильные разнотравные степи, суходольные луга и луговые степи (Галушко, 1980, Растительные ресурсы, 1990, Сенатор, Саксонов, 2009). В растительных сообществах *P. mollis* является обычным видом с невысоким обилием (Онтогенетический атлас, 2002).

На Северном Кавказе *P. mollis* является обычным видом от низменности до среднегорного пояса до 2000 м н. у. м. (Галушко, 1980). В Западном Прибайкалье эколого-ценотическим оптимумом для *P. mollis* являются березняки вейниковые и разнотравные, в которых наблюдается наибольшая продуктивность сырья (48,7 г/м²), высота прикорневых листьев (28,5 см), плотность генеративных растений (3,56 экз./м²), масса сырья прикорневых листьев с одного растения (13,68 г) (Худоногова, Третьякова, 2011). Вид принадлежит к бетулярному ценоэлементу (компонент фитоценозов широколиственных лесов), является

мезофитом, сциогелиофитом и криофитом (Чудновская, 2017).

P. mollis зарегистрирована в 21 заповеднике России (Современное состояние..., 2003), занесена в список растений, нуждающихся в постоянном контроле и наблюдении в Кировской области (Красная книга Кировской области, 2014), включена в Красную книгу регионов Сибири (Прокопьев и др., 2018), Волгоградской (Салагаев, 2008, Красная книга Волгоградской области, 2017) и Ростовской областей (Красная книга Ростовской области, 2014).

М. мягкая является короткокорневищным гемикриптофитом и относится к видам с простым топом онтогенеза. В основном развитие осуществляется по моноцентрическому типу без вегетативного размножения (Худоногова, 2015). Признаками определённого онтогенетического состояния растений *P. mollis* являются количество и высота удлинённых годичных и розеточных побегов, число листьев, длина и ширина листа, длина черешка, число цветков в соцветии (Онтогенетический атлас, 2002). Характерными анатомо-морфологическими признаками листьев *P. mollis* являются: извилистостенные клетки верхней эпидермы и прямостенные - нижней, приподнятые устьица, равномерное опушение обеих сторон листовой пластинки с соотношением числа волосков на нижней и верхней сторонах листа 1 : 1; наличие головчатых железистых волосков с многоклеточной однорядной ножкой и 2-3-х клеточной сфероидальной головкой. Железистые волоски с двухклеточной головкой локализуются на эпидерме стебля (Круглов, Ханина, 2005).

М. мягкая характеризуется устойчивым сезонным ритмом. Феноритмотип *P. mollis* весенне-летне-осеннезеленый, весенне-раннелетнецветущий. В культуре *P. mollis* требует полутенистого расположения с достаточным увлажнением и слабой задернованностью почвы. На окультуренных почвах с быстрым иссушением поверхностного слоя растения выпадают в течение 2-х лет (Васильева, Фимилина, 2016).

Рост и развитие *P. mollis* лимитируют увлажнение почв и их солевой режим. М. мягкая нетребовательна к нитратному азоту, при внесении карбамида в дозе 300 кг/га выпадает из фитоценоза (Ковалева, Собачкин, 2015). *P. mollis* индифферентна к факторам крутизны и экспозиции склонов, при этом высотный

фактор оказывает статистически значимое влияние на распределение вида (Егоров, Онипченко, 2014).

В подземной части *P. mollis* содержится аллантоин, фенолкарбоновые кислоты (литоспермовая, кофейная) до 0,37%, дубильные вещества и флавоноиды (рутин); в надземной части - дубильные вещества (6,5%), флавоноиды, антоцианы, аллантоин (0,73-1,06%), витамины (С, каротин) (Растительные ресурсы, 1990). В корнях и корневищах содержатся полифруктаны (4%), фруктозосодержащие углеводы (13%) (Васфилова и др., 2015).

В составе фенольных веществ травы *P. mollis* выделены дубильные вещества (22-26%) с преобладанием гидролизуемых форм и оксикоричные кислоты. Доминирующими в составе оксикоричных кислот является феруловая, галловая и цикориевая кислоты (Глепцерищева и др., 2017). Содержание оксикоричных кислот в генеративных побегах 32,77% а в розеточных листьях 25,09 %. В генеративных побегах содержатся флавонолы с преобладанием дигидрокверцетина, в розеточных листьях содержатся флавоны - производные апигенина и лютеолина. Суммарное содержание флавоноидов в генеративных побегах 9,57, в розеточных листьях 2,83 % (Круглов, Фурса, 2011).

В траве *P. mollis* содержатся флавоноиды (0,87%), антоцианы (0,9%), танины (7,5%), полисахариды (7,9%), микроэлементы кроветворного комплекса составляет (Mn – 112 мкг/г, Fe – 128 мкг/г, Co – 0,69 мкг/г, Cu – 14 мкг/г (Круглов, 2019). Незначительное варьирование содержания Cu, Mn и Zn в фитомассе медуницы мягкой свидетельствует о гомеостазе эссенциальных микроэлементов (Круглов, Овчинникова, 2012, Данилов и др., 2013, Федько и др., 2014, Данилов и др., 2013). Содержание йода в листьях *P. mollis* составляет до $1,54 \cdot 10^{-6}$ кг возд.-сух. массы (Круглов, Ханина, 2006).

В составе эфирного масла *P. mollis* выделено 70 компонентов индивидуальных соединений, среди которых преобладают ди-н-бутилфталат (18,70%), докозан и тетракозан (Ефремов и др., 2013). В цветках содержится аллантоин 0,76% (Растительные ресурсы, 1990).

В аминокислотном составе белка м. мягкой доминируют глутамин, аспарагин и лейцин. Значительное содержание незаменимых, особенно моноамино-

монокарбоновых кислот, позволяет отнести *P. mollis* к источникам ценного белка (Круглов, Фурса, 2012).

Надземная часть растения перспективна в лечении респираторных инфекций, железо- и йододефицитной анемии (Круглов, Ханина, 2006). В народной медицине настой *P. mollis* применяют, как кардиотоническое средство, при нефритах, заболеваниях желудка, респираторных заболеваниях, туберкулёзе, болезнях печени, в качестве кровоостанавливающего, ранозаживляющего и антисептического средства, для лечения лёгочных заболеваний, экземы (Растительные ресурсы, 1990). Экстракты из надземной части м. мягкой обладают кроветворным действием и оказывают влияние на свёртываемость крови (Онтогенез..., 2002). В ветеринарной практике *P. mollis* применяется при болезнях органов дыхания и как ранозаживляющее средство (Растительные ресурсы, 1990).

Медуница входит в состав флоры весенних медоносов (медопродуктивность до 40 кг/га), является пищевым и декоративным видом (Абакарова и др., 2010, Растительные ресурсы, 1990).

1.5 Факторы, влияющие на накопление в фитомассе алкалоидов и аллантиина

Около четверти сосудистых растений синтезирует алкалоиды (более 15 тыс. представителей) (Gershenzon, 2003), которые накапливаются в активно растущих тканях, в эпидермальных клетках листьев и стеблей (Frohne and Pfänder, 2005; Cordel, 2011). В вакуолях клеток алкалоиды содержатся в виде солей органических кислот. В семенах алкалоиды запасаются внутри эндосперма. В ряде случаев алкалоиды накапливаются в железистых трихомах и выделяются из них в окружающее пространство (Frohne, Pfänder, 2005). Так, в слизи волосков у *Symphytum officinale* присутствуют алкалоиды (симфитин и эхимидин), защищающие растения от повреждения паразитами (Couet et al., 1996).

В зависимости от природы азотистого гетероцикла алкалоиды классифицируют на производные пиперидина, пиридина, тропана, хинолина, изохинолина, пурина, терпеноидов и индола (Рощина В.Б., Рощина В.В., 2012). Алкалои-

ды участвуют в обезвреживании аммиака и резервировании азота, выполняют функцию регуляторов роста (Ловкова, 1981), фитонцидов, (Сиянова, Неуструева, 2008), фотосенсибилизаторов, аллелопатических веществ (Гродзинский, 1991). Благодаря хелатирующей способности и основным свойствам алкалоиды участвуют в поддержании ионного баланса клеток (Гудвин, Мерсер, 1986). Основной функцией алкалоидов является защита от стресс-факторов (Kutchan, 1995, Aniszewski, 2007, Рощина В.Б., Рощина В.В., 2012). Синтез алкалоидов в надземной фитомассе усиливается при Mo- и Cd-стрессе (Rai et al, 2005), а также в условиях засухи (Бабыкина, Анцупова, 2012). Выявлена связь между факторами стресса (загрязнение среды Cd и Zn) и содержанием и составом алкалоидов опия в семенах *Papaver somniferum* L. (Lachman et al, 2006).

Содержание алкалоидов в растениях повышается при высокой интенсивности света (УФ-лучи способствуют биосинтезу алкалоидов, на высоте 1500-2000 м н. у. м. отмечается увеличение содержания алкалоидов), водном дефиците, повышенной температуре воздуха при низкой его относительной влажности, увеличении в почве азота и кальция, засолении и загрязнении почвы тяжёлыми металлами (Rai et al, 2005). Температура и влажность воздуха оказывают большее влияние на содержание алкалоидов в надземных органах растений, чем в подземных. Более сухая и жаркая погода способствует накоплению алкалоидов в надземных органах и семенах (Бабыкина, Анцупова, 2012). Повышение температуры способствует усилению синтеза алкалоидов типа аконитина (Shoyama et al, 1993). Содержание алкалоидов в семенах растений повышается в кислых почвах (Jansen et al, 2012) и температуры окружающей среды в период от начала цветения до созревания плодов (Wink et al, 1995).

На содержание алкалоидов в растениях оказывают влияние азотные удобрения (Barlog, 2002, Gremigni et al, 2003). Связь между синтезом алкалоидов и азотным обменом растений подтверждается корреляцией количества алкалоидов с содержанием N в почве, диссимиляцией алкалоидов в условиях азотного голодания, возрастании их содержания при максимальном поглощении N из почвы (Терехин, Вандышев, 2008). Дефицит фосфора в почве снижает концентрацию алкалоидов в растениях, а калия – повышает (Gremigni et al, 2003).

Установлена генетическая детерминированность связей алкалоидов и элементов. Так, в растениях *Papaver somniferum* L. активаторами синтеза алкалоидов являются Co, Mo, W, Cr и Cu, а ингибиторами – B, Fe, V, Mn и Ca (Ловкова и др., 2006), в растениях *Atropa belladonna* L. – Sr, Ba, в растениях *Glaucium flavum* Grantz. – K и Ni (Ловкова и др., 2008), в растениях рода *Veratrum* L. – Mn, Zn, Cr (Фефелова и др., 2006). Виды цветковых растений, синтезирующих алкалоиды, избирательно концентрируют комплекс ряда микроэлементов (Co, Zn, Mn и Cu и др.) (Ловкова, Бузук, 2011).

При недостатке или избытке элементов минерального питания отмечается снижение накопления алкалоидов, что лежит в основе существования универсальной M-образной зависимости образования и накопления алкалоидов в растениях от обеспеченности их элементами минерального питания (Бузук, Ловкова, 2011). Для синтеза и накопления алкалоидов в фитомассе оптимальны субоптимальные концентрации элементов минерального питания.

Содержание алкалоидов в листьях возрастает в фазе цветения и уменьшается к осени. В корневищах с корнями наименьшее содержание алкалоидов отмечается в фазу цветения, а максимальное – в фазу увядания надземных частей (Муравьева, 2002). По мнению ряда учёных, алкалоидоносные виды в ненарушенных растительных сообществах являются ценотическими пациентами, для которых характерно более раннее сезонное развитие; алкалоиды у этих растений участвуют в регулировании темпов сезонного развития надземных побегов в начале периода вегетации (Лугманова и др., 2009).

По химическому строению алкалоиды бурачниковых относятся к пирролизидиновым алкалоидам, содержащим в молекуле остаток пирролизидина. Пирролизидиновые алкалоиды могут алкилировать ДНК и вызывать мутации и рак у травоядных и людей (El-Shazly, Wink, 2014). Наиболее токсичными пирролизидиновыми алкалоидами в растениях окопника являются лазиокарпин, эхимидин и симфитин (Onduso, et al, 2017). В надземной массе о. шершавого главными алкалоидами являются эхимидин, симпитин, асперумин, эхинатин, гелиосупин, ацетилэхимидин (или его изомеры), этиллиопсамин (или его изомеры), симвиридин (Roeder, 1992), а о. кавказского – асперумин, эхимидин, эхина-

тин, гелиотрин, лазиокарпин (Melkumova, et al, 1974). В корнях *S. caucasicum* выделены асперумин, N-оксид эхимидина, эхинатин и лазиокарпин. Содержание алкалоидов в корнях о. шершавого 0,04-0,3%, а в надземной части – 0,05-0,22%, о. кавказского - соответственно 0,07-0,48% и 0,02-0,31% (Растительные ресурсы, 1990).

Содержание пирролизидиновых алкалоидов в о. лекарственном варьирует в широких пределах в зависимости от части растения (Stickel, Seitz, 2000), причём концентрация в корнях в 100 раз выше, чем в надземной части (Mutterlein, Arnorld, 1993). Общее содержание алкалоидов составляет от 1380 до 8320 мг / г в корнях и от 15 до 55 мг / г в листьях (Couet, et al, 1996). В листьях, корнях и цветках о. лекарственного количественный состав алкалоидов различен (Stegamann et al, 2019).

Данных о содержании пирролизидиновых алкалоидов в м. мягкой нет, однако в корнях и корневищах близкородственного вида *P. obscura* обнаружены интермедин, ликопсамин и их о(7)-производные. Общая концентрация пирролизидиновых алкалоидов в корнях и корневищах колеблется от 0,026 до 0,158 мг / г сухого веса. В листьях и соцветиях содержание алкалоидов менее 0,4 нг/мг с. в. (Haberer et al, 2002). В траве видов рода *Echium* идентифицировано 27 алкалоидов (Voppre et al, 2005, El-Shazly et al, 1996), среди которых преобладает эхимидин. Сумма алкалоидов достигает 0,1% с. в. (El-Shazly et al, 1996).

Пирролизидиновые алкалоиды отличаются высокой стойкостью к внешним воздействиям, поэтому корма из растений бурачниковых не теряют токсичности (Яковлева, 2008). К пирролизидинам чувствительны все виды животных. В связи с тем, что в травостое большинство растений-алкалоидоносов животными не поедается, пастбищные отравления в острой форме встречаются довольно редко. Отравления наблюдаются при кормлении животных сеном, силосом и сенажом, содержащими надземные части растений бурачниковых. Пирролизидины, попавшие в организм алиментарным путём, всасываются из кишечника в кровь, попадают в печень, где подвергаются N-окислению и биоактивации до пиррольных метаболитов. Продукты метаболизации повреждают мембраны эритроцитов и гепатоцитов. В случае тяжёлых поражений печени воз-

можен падёж животных (Павлов, Яковлева, 2001). Среди домашнего скота особенно чувствительны к токсическому воздействию пирролизидиновых алкалоидов свиньи, крупный рогатый скот и лошади. Люди могут подвергаться воздействию токсичных алкалоидов через мёд и продукты животноводства (молоко, яйца и мясо) (Betteridge et al, 2005; Cramer et al, 2013, Kempf et al, 2010, Kowalczyk, Patyra, Krzysztof, 2015, Mudge et al, 2015).

По данным анализа состава пирролизидиновых алкалоидов, идентифицированных в наземной фитомассе растений (El-Shazly A., Wink, 2014), из 41 вида бурачниковых, произрастающих на территории Кабардино-Балкарии, 7 видов являются потенциально опасными. Синяк обыкновенный (*Echium vulgare*), окопники шершавый (*Symphytum asperum*), кавказский (*S. caucasicum*) и лекарственный (*S. officinale*), бурачник аптечный (*Borago officinalis*), восковники голый (*Cerinth glabra*) и малый (*C. minor*) содержат в зелёной массе пирролизидиновые алкалоиды с доказанной токсичностью и канцерогенностью: echimidine и echimidine N-oxide (*E. vulgare*, *S. caucasicum*, *S. asperum*), intrrmedine и intrrmedine N-oxide (*S. officinale*, *B. officinalis*, *C. minor*), lasiocarpine и lasiocarpine N-oxide (*S. officinale*), lycopsamine и lycopsamine N-oxide (*E. vulgare*, *S. officinale*, *B. officinalis*, *C. glabra*, *C. minor*).

Во многих странах использование растений, накапливающих пирролизидиновые алкалоиды, в производстве пищевых продуктов запрещено или ограничено. Комитет по лекарственным средствам растительного происхождения рекомендовал максимально допустимое суточное потребление пирролизидиновых алкалоидов не более 0,007 мкг/кг массы тела (НМРС, 2014)

Важнейшим адаптогеном большинства видов растений является аллантиин, впервые выделенный из корней о. лекарственного (4,72% в конце вегетации) (Зузук и др., 2004). Выдвинута гипотеза об N-окислении аллантиина и его аминокислотных производных с образованием ряда пирролизидиновых алкалоидов (Зузук и др., 2004).

Аллантиин играет важную роль в адаптации растений к факторам условиям (Гуськов и др., 2002, 2004, Чистяков и др., 2008, Poongothai, Shubashini, 2013, Zhang et al, 2017). Аллантиин накапливается в широком диапа-

зоне видов растений в условиях засухи (Bowne et al, 2011; Silvente et al, 2012; Degenkolbe et al, 2013; Casartelli et al. 2018, Irani and Todd 2016; Lescano et al. 2016), засоленности (Wu et al, 2012; Wang et al, 2016, Irani and Todd 2016; Lescano et al. 2016), холода (Kaplan et al. 2004) и других видов стресса. Содержание аллантина в растениях снижается при длительном дефиците N (Casartelly et al., 2019, Coneva et al, 2014,).

Способность аллантина стимулировать пролиферацию клеток и регенерацию соединительной ткани, противомикробная и противовоспалительная активность обусловили его применение для лечения кожных заболеваний (Зузук и др., 2004, Becker et al, 2010, Kaneko et al, 2012). Применение в фитотерапии и профилактике опухолевого процесса основано на способности аллантина индуцировать апоптоз в раковых клетках (Kaneko et al, 2012). Благодаря антиоксидантным и антимуtagenным свойствам перспективно применение аллантина в регуляции роста растений, введение в состав удобрений и ветеринарных дезинфицирующих средств (Fox et al, 2006).

В водных растворах антиоксидантные свойства аллантина и аскорбиновой кислоты проявляются термодинамически очень близко, что позволяет рассматривать аллантин, как экзогенный витамин. Антимуtagenная активность аллантина проявляется в растворе при концентрации 10^{-4} М. Аллантин является доминирующим эмбриональным антиоксидантом, защищающим генетический аппарат от окислительного стресса, детоксикации и стабилизации клеточного цикла активно пролиферирующих тканей. Все эти функции обуславливают эмбриопротекторные, иммуностимулирующие свойства аллантина и его способность активировать регенеративные процессы. Аллантин как экзогенный витамин рассматривается, как адаптоген приматов к окружающей среде, перекисям, ионам и радикалам кислорода (Gus'kov et al., 2004).

Основным местом синтеза и накопления аллантина являются корневища с корнями. Увеличение фотопериода и усиление освещенности способствует росту активности аллантиназы и снижению уровня аллантина в корневищах (Castro et al, 2001).

Минимальное содержание аллантина в корнях приходится на фазы цве-

тение - плодоношение, а максимальное – в конце вегетации. Накопленный к осени аллантаин хранится в корнях растений до начала вегетации (Гонтова, 2012, Зузук и др., 2004). Снижение содержания аллантаина в ходе вегетации отмечено и в коре побегов древесных растений (Воронцов и др., 2018). Накопление аллантаина в корнях зависит главным образом от климатических факторов (Гонтова, 2012).

Накопление аллантаина является механизмом адаптации растений к повышенной радиационной активности за счет экспрессии уриказы (Irani et al., 2018), солевому стрессу, дефициту влаги (Lescano et al., 2016, Fedoreyev et al., 2012) и азота (Redillas et al., 2019), холодовому стрессу (Гуськов и др., 2004, 2009, Foyer, Noctor, 2009). Аллантаин наряду с алкалоидами играет важную роль в «неферментативной» антиоксидантной системе (Ветрова и др., 2017, Чистяков и др., 2008).

Данные о содержании пирролизидиновых алкалоидов и аллантаина в фитомассе видов окопника, синяка и медуницы в зависимости от экологических факторов фрагментарны, в связи с чем в задачи исследования входило изучение содержания алкалоидов и аллантаина в подземной и надземной фитомассе видов *S. asperum*, *S. caucasicum*, *E. vulgare* и *P. mollis* в зависимости от ряда экологических факторов (температура, осадки, высота н. у. м., содержание подвижных форм тяжёлых металлов в почве мест произрастания).

1.6 Биологическое поглощение тяжёлых металлов видами семейства Boraginaceae

К основным факторам, оказывающим негативное влияние на экосистемы Северного Кавказа относятся загрязнение окружающей среды транспортом и отходы горнорудных предприятий. На территории КБР к экотопам, наиболее загрязнённым тяжёлыми металлами, относятся хвостохранилища Тырнаузского вольфрамо-молибденового комбината (ТВМК). Концентрации элементов-токсикантов в захороненном материале хвостохранилищ многократно превышают ПДК, оказывая негативное влияние на экологическую обстановку прилегающих территорий (Бортников и др., 2013).

К настоящему времени достаточно подробно изучена аккумуляция ТМ надземной фитомассы бурачниковых, произрастающих в условиях слабо и умеренно загрязненных экотопов (Данилов и др., 2013, Кайтмазов, Гагиева, 2012, Круглов, Овчинникова, 2012). В техногенно загрязненных экотопах отмечается повышенная аккумуляция надземной фитомассой бурачниковых Ni (более 5 мг/кг) и Cr (более 5 мг/кг) (Позняк, 2011). В траве *E. vulgare*, произрастающей на загрязнённых ТМ почвах, отмечена аккумуляция Pb, Cd и Fe (Пузанов и др., 2012), *E. italicum* - Cd, Co, Cr, Ni, Pb, Cu и Zn (Özel, 2018), *S. officinale* - Cd, Pb и Zn (Du et al, 2019, Chin et al, 2009). Относительно низкая изменчивость содержания Cu, Mn, Zn в фитомассе *P. mollis* свидетельствует о гомеостазе эссенциальных микроэлементов. Полученные результаты согласуются с данными ряда авторов (Круглов, Овчинникова, 2012, Данилов и др., 2013, Федько и др., 2014).

Различия в накоплении ТМ фитомассой рассматриваемых видов обусловлены особенностями синтеза алкалоидов и фенольных соединений. Экзогенные элементы выполняют роль регуляторов накопления алкалоидов и являются либо активаторами (Mo, Mn, Fe, Cu, Zn), либо ингибиторами их образования (Бузук, Ловкова, 2011). Установлена прямая связь между содержанием эндогенных танинов (металлохелатирующие дубильные вещества) в корневищах и корнях видов *Symphytum* и накоплением растениями свинца (Chin et al, 2009). Значительное увеличение общих фенольных и флавоноидных соединений в растениях, выращиваемых на почве, загрязненной ТМ, является защитным механизмом для противодействия окислительному стрессу, обусловленному загрязнением тяжёлыми металлами (Hassanein et al., 2013). Так, в растениях *Phaseolus vulgaris* L. с увеличением концентрации Pb, Cu, Cd и Hg в почве отмечено значительное увеличение содержания пролина, ретинола, α -токоферола и аскорбиновой кислоты (Zengin, Munzuroglu, 2005). В условиях засухи наблюдается торможение роста растений на фоне повышенного содержания Cd, Zn, Pb, Hg (Сукиасян, Пирумян. 2018).

При интоксикации растений ТМ стресс предотвращается путём ограничения поглощения элемента из почвы корневой системы растения за счет им-

мобилизации металлов в комплексах с органическими соединениями (Furini, 2012). Высокая толерантность к токсичности ТМ обусловлена снижением их поглощения корнями или связыванием клеточной стенкой, иммобилизацией, снижением транспортировки, компартментализацией и хелатированием металлов тонопластом (Viehweger, 2014, Solanki, Dhankhar, 2011).

Адаптация растений к токсическому действию ТМ обусловлена усилением синтеза низкомолекулярных органических стресс-протекторных соединений, защитных макромолекул и антиоксидантных систем (Clemens, 2006). Многие авторы приводят доказательства индукции фенольного метаболизма в ответ на металлический стресс (Michalak, 2006; Singh and Malik, 2011). Антиоксидантный механизм флавоноидов и полифенольных соединений обусловлен взаимодействием с ионами переходных металлов с образованием комплексов, удерживающих ионы металлов от их участия в генерации свободных радикалов (Miller et al. 1996). Варьирование ТМ в фитомассе обусловлено антагонизмом между подвижными формами ТМ в почве и в растениях. Так, увеличение в почве подвижного Mn приводит к ограничению поступления в растения Cu и Mo, увеличение подвижного Zn - к снижению поступления в растения Mn (Капитальчук и др., 2018).

Немаловажную роль в накоплении ТМ играет корневая система растений. Для растений рода *Symphytum* характерно развитие обширной корневой системы в кратчайшие сроки после прорастания, что является одним из критериев выбора растений для использования в фиторемедиации загрязнённых почв (Демченко, 2018, Лучицкая, 2012).

Выводы по главе 1

Анализ литературы свидетельствует о достаточно глубокой изученности многих видов семейства Boraginaceae в аспекте поливариантного хозяйственного использования. В кормовом аспекте определённую ценность представляют окопники шершавый и кавказский, а в медицинском – медуница мягкая. Синяк обыкновенный представляет интерес для медицины, производства меда и очистки почвы от ТМ (фиторемедиация). Виды Boraginaceae являются источни-

ками пирролизидиновых алкалоидов и аллантаина. Отмечена способность видов бурачниковых избирательно поглощать ТМ. Однако в области исследования эколого-биологических особенностей видов бурачниковых есть пробелы, связанные со слабой изученностью морфологической и биохимической адаптации к комплексу экологических факторов. Мониторинг состояния ценопопуляций видов *Ворaginaseae* позволит расширить представление о практической значимости представителей этого семейства и разработать рекомендации по их рациональному использованию.

Глава 2. Объекты, условия и методы исследования

2.1 Объекты и условия исследования

Объектами исследования являются ценопопуляции окопников шершавого (*Symphytum asperum* Lerech.) и кавказского (*S. caucasicum* M. Bieb.) синяка обыкновенного (*Echium vulgare* L.), медуницы мягкой (*Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem.), органы указанных видов (корневища с корнями, листья, стебли, цветки, семена), почвы и растительные сообщества предгорной, степной и горной зон КБР с участием о. шершавого и кавказского, синяка обыкновенного и медуницы мягкой (ПРИЛОЖЕНИЕ 2).

Ботанические, фитохимические и агрохимические исследования проводили в 2018-2020 гг. в степной, предгорной и горной зонах КБР.

Степная зона расположена на Кабардинской равнине в северо-восточной части республики на высоте 150-450 м н. у. м. Климат степной зоны умеренно тёплый и сухой. Годовое количество осадков варьирует от 300-до 600 мм. Среднезимняя температура воздуха около минус 1°C. Основные почвы степной зоны: темно-каштановые мицеллярно-карбонатные, луговые карбонатные, чернозёмы южные и обыкновенные мицеллярно-карбонатные (Национальный атлас почв, 2011). Основные растительные сообщества – разнотравно-полынные, ковыльно-разнотравные (Шхагапсоев, 2015).

Предгорная зона КБР расположена в высотном поясе 500-800 м над уровнем моря. Климат умеренно тёплый и влажный. Сумма осадков за год составляет 400-700 мм. Почвы предгорной зоны: чернозёмы типичные мицеллярно-карбонатные, чернозёмы выщелоченные, бурые лесные слабонасыщенные, серые лесные (Национальный атлас почв, 2011). Основные растительные сообщества – разнотравно-злаковые и злаково-разнотравные, в пологих ложбинах – лесные разнотравные луга.

В горной зоне (до высоты 2500 м н. у. м.) климат умеренно холодный и сухой. В горно-степном поясе (с. Безенги, п. Былым) среднегодовая температура воздуха составляет 7,0-8,0 °С, сумма осадков 300-350 мм. Основные

почвы горной зоны: горно-луговые дерновые, горно-луговые дерново-торфянистые, горно-луговые чернозёмовидные и горные лугово-степные (Национальный атлас почв, 2011). Основные растительные сообщества – разнотравно-злаковые, вейниково-разнотравные.

Анализ климатических показателей районов исследования за период 2018-2020 гг. (ПРИЛОЖЕНИЕ 3) свидетельствует о значительном варьировании суммы осадков за год и среднемесячной температуры в исследуемых районах. Сумма осадков за год в предгорной зоне составляет 560-700 мм, в степной – 350-430 мм, в горной (1300-1450 м н.у.м.) - 540 мм, в сухих замкнутых котловинах (Верхне-Балкарская, Безенгийская, Верхне-Чегемская и Былымская) - 400-500 мм, в высокогорьях 800 мм и выше. За период активной вегетации на северо-востоке республики накапливается до 3400 °С тепла. По мере продвижения на юг эта сумма уменьшается до 800 °С. Среднегодовая температура в предгорной, степной и горной зонах за период 2018-2020 гг. была выше среднемесячной многолетней соответственно на 1,3-1,7; 1,0-1,4 и 1,9-2,5°С. Годовая сумма осадков в предгорной, степной и горной зонах за этот же период была ниже средней многолетней соответственно на 28-91; 46-61 и 46-144 мм.

2.2 Методы исследования

Морфометрические параметры *E. vulgare* изучали в 15 ЦП (1 – окр. с. Алтуд, 2 - нижняя терраса хвостохранилища ТГОК, 3 - средняя терраса ТГОК, 4 - верхняя терраса ТГОК, 5 – окр. с. Аушигер, 6 – окр. с. Сармаково, 7 - г.о. Нальчик, 8 – надпойменная терраса р. Нальчик, 9 – железнодорожная станция «Нартан», 10 – окр. с. Псыхурей, 11 - окр. с. Лечинкай, 22 – окр. с. Малка, 13 – окр. с. Нижний Акбаш, 14 – окр. с. Былым, 15 – окр. с. Аргудан).

Морфометрические параметры *S. asperum* определяли в 10 ЦП (1 – окр. г. Нальчик; 2 - окр. с. Лечинкай; 3 – КБВГЗ, Чегемское ущелье; 4 – окр. с. Джанал, 5 - окр. с. Ташлы-Тала, 6 – окр. ст. Александровская; 7 – окр. с. Нижний Чегем, 8 – окр. с. Старый Лескен, 9 – окр. с. Заюково, 10 – окр. с.

Каменномоостское.

Морфометрические параметры *S. caucasicum* изучали в 7 ЦП (1 – окр. с. Этоко, 2 – окр. ст. Александровская, 3 – окр. п. Кашхатау, 4 – окр. с. Лечинкай, 5 – окр. с. Янтарное, 6 - окр. с. Заводское, 7 - окр. с. Жемтала.

Морфометрические параметры *P. mollis* изучали в 7 ЦП (1 - гора Большая Кизилровка, Нальчик, 2 – ур. Джилы-су, 3 – окр. с. Чёрная речка, 4 – пойма р. Нальчик, 5 - дубово-сосновый лес, Нальчик, 6 - вырубка дубово-соснового леса вдоль автодороги в окр. г. Нальчик, 7 – необлесившая лесосека в окр. с. Аушигер).

Для оценки эдафических факторов применяли шкалы увлажнения (Hd), солевого режима (Tr), кислотности (Rc), богатства почв азотом (Nt) (Цыганов, 1983), величины пастбищной дигрессии (ПД) (Раменский и др., 1956). Проективное покрытие и обилие видов в фитоценозах оценивали по шкале: г – вид очень редок, покрытие незначительное; + – вид встречается разреженно и покрывает менее 1% УП; 1 – проективное покрытие 1–5%, 2 – покрытие 6–15%, 3 – 16–25%, 4 – 26–50%, 5 – более 51% (Миркин и др., 1989).

Учётной единицей для оценки уровня морфологической изменчивости служили особи среднегенеративного состояния g2. Биологическая повторность 10-ти-кратная для каждой ЦП.

Уровень морфологической изменчивости *E. vulgare* оценивали по высоте главного (H_1) и боковых (H_2) побегов, количеству боковых побегов (N), листьев на главном (n_1) и боковых (n_2) побегах, длине листьев на главном (L_1) и боковых (L_2) побегах, ширине листьев на главном (W_1) и боковых (W_2) побегах, диаметру стеблей главного (D_1) и боковых (D_2) побегов.

Уровень морфологической изменчивости *P. mollis* оценивали по высоте генеративных побегов (H) и их количеству (Nп), диаметру стебля на высоте 5 см от основания (Dн) и 2/3 высоты (Dс), количеству стеблевых листьев (Nл), длине (Lл) и ширине листьев (Wл) на половине высоты стеблей, числу цветков на побеге (Nц), длине венчика (Lв). Для оценки уровня морфологической изменчивости *S. asperum* и *S. caucasicum* в дополнение к тем же пока-

зателям оценивали длину (L_3) и ширину (W_3) эремов.

Структуру изменчивости морфологических признаков оценивали по соотношению общей (CV) и согласованной изменчивости (R^2ch) признаков (Ростова, 2002). Онтогенетическую стратегию выживания вида определяли по зависимости индекса виталитета (IVC) от коэффициента детерминации (R^2m) в градиенте убывания значений IVC. Индекс размерной пластичности (ISP) вида оценивали отношением максимального значения IVC к минимальному (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

Для изучения онтогенетической структуры ценопопуляций в пределах каждого фитоценоза было заложено 3 трансекты размером 1 x 50 м², в пределах каждой трансекты - по 10 площадок размером 1 м². На каждой площадке подсчитывали число особей исследуемого вида. Признаками онтогенетического состояния особей служили тип побега, количество побегов, состояние и цвет корня (*E. vulgare*), наличие или отсутствие генеративных побегов, число листьев, длина и ширина листа, длина черешка, число цветков в соцветии (*P. mollis*), число и состояние побегов (ювенильное - 1 генеративный розеточный побег, имматурное - несколько вегетативных розеточных побегов, генеративное - центральный репродуктивный побег в фазе бутонизации или цветения и боковые вегетативные розеточные побеги (*S. caucasicum*, *S. asperum*) (Игнатьева, Полянская, 2015, Онтогенетический атлас, 2002, Фролов, 1994).

Возрастное состояние ЦП оценивали индексами возрастности Δ (Уранов, 1975), эффективности ω (Животовский, 2001), восстановления I_v (Жукова, 1987), замещения I_z (Жукова, 1995). Тип ЦП определяли по координатам «дельта-омега» (Животовский, 2001).

Биологическое поглощение тяжёлых металлов (ТМ), накопление алкалоидов и аллантаина, химический состав фитомассы растений (фазы цветения-плодоношения) изучали в ключевых экотопах (табл. 1). Градацию антропогенной нагрузки проводили по признакам: сильная – земли промышленности, транспорта, инфраструктуры, нарушенные земли; умеренная – пашни,

арелы интенсивных вырубок, нерационально используемые пастбища и сенокосы, слабая - ограниченно используемые сенокосы, леса, природоохранные зоны (Жемадукова, 2008, Саприн, Садыгов, 2016).

Таблица 1 – Ключевые участки

Вид	№ участка	Место произрастания	Уровень антропогенной нагрузки	Тип элементарного ландшафта по условиям миграции
<i>P. mollis</i>	1	овраг в дубово-сосновом лесу горы Большая Кизиловка (г. Нальчик)	Умеренная	Аккумулятивно-элювиальный
	2	урочище Джилы-Су	Слабая	Элювиально-аккумулятивный
	3	пойменный лес р. Урвань в окрестностях с. Чёрная речка	Умеренная	Элювиальный
	4	места вырубки дубово-соснового леса вдоль автодороги в окр. г. Нальчик	Сильная	Элювиальный
<i>S. caucasicum</i>	5	с. Этоко, северо-западная часть Зольского района	Слабая	Элювиальный
	6	ст. Александровская (южная часть Майского района)	Сильная	Элювиальный
	7	п. Кашхатау (центральная часть Черекского района, предгорная равнина в долине р. Черек)	Сильная	Элювиальный
	8	с.п. Лечинкай (северная часть Чегемского района, левый берег реки Чегем)	Умеренная	Элювиально-аккумулятивный
<i>S. asperum</i>	9	заброшенная свалка на окраине г. Нальчика	Сильная	Элювиальный
	10	окрестности с. Дженал (долина р. Золка)	Умеренная	Трансэлювиальный
	11	субальпийский луг Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника в окр. с. Ташлы-Тала	Слабая	Трансэлювиальный
	12	ст. Александровская, свалка строительного мусора	Сильная	Элювиальный
<i>E. vulgare</i>	13	окрестности с. Алтуд, старая степная залежь	Умеренная	Элювиальный
	14	берег пруда-отстойника (нижняя терраса хвостохранилища ТВМК)	Сильная	Супераквальный
	15	окрестности с.п. Аушигер, участок, загрязнённый строительным мусором	Сильная	Элювиально-аккумулятивный
	16	окрестности с. Малка, остепнённый луг	Умеренная	Элювиальный

Содержание ТМ в почве и фитомассе определяли атомно-абсорбционным методом с электротермической атомизацией (Методические указания, 1992). Аналитическая повторность 2-х-кратная по каждой пробе.

Степень концентрации ТМ фитомассой оценивали коэффициентами биологического накопления (КБН), биогеохимической подвижности (КБП), транслокации (КТ) (Перельман, 1999) и аккумуляции (КА) (Важенин, 1984).

Общее содержание алкалоидов определяли весовым методом (Государственная фармакопея, 1990). Качественный анализ алкалоидов травы *E. vulgare* осуществляли методом ВЭЖХ (Милихром А-02, УФ-детектор, $\lambda=190$ нм). Динамику накопления аллантаина изучали у растений в фазах цветения, плодообразования и в конце вегетации. Количественный анализ аллантаина осуществляли ВЭЖХ (Милихром А-02, УФ-детектор, $\lambda=190-210$ нм) методом внешнего стандарта (Тамахина и др., 2019б). Количественное определение аскорбиновой кислоты проводили титриметрическим методом (ГОСТ 7047-55). Аналитическая повторность трёхкратная.

Эдафические условия экотопов оценивали по содержанию гумуса (по Тюрину), $pH_{КС}$, подвижного фосфора и обменного калия (по Чирикову), кальция (комплексометрическим методом).

Для оценки адаптивности биохимических показателей зелёной массы *S. asperum* и *S. caucasicum* определяли содержание сухого вещества (ГОСТ 31640-2012), сырых протеина (ГОСТ 32044.1-2012), клетчатки (ГОСТ 31675-2012), жира (ГОСТ 13496.15-97), золы (ГОСТ 26226-95), БЭВ (ГОСТ 26176-91), фосфора (ГОСТ 26657-97), калия (ГОСТ 32250-2013).

Морфологическую адаптацию растений к стресс-факторам оценивали на стеблевых листьях растений с минимальным и максимальным ИВС по количеству устьиц на 1 мм^2 , индексу опушения, устьичному индексу (U_i , %), коэффициенту гипостоматности (КГП, %), количеству основных эпидермальных клеток, трихом. Анализ проводился в 5 полях зрения для каждого листа (по 10 листьев с растения) при общем увеличении микроскопа 160х и 450х. Размеры кроющих трихом определяли с помощью объект- и окуляр-

микрометра (ОФС.1.5.3.0003.15). Локализацию продуктов вторичного метаболизма определяли традиционными гистохимическими тест-реакциями.

Интенсивность окрашивания, коррелирующую с количеством продуктов вторичного метаболизма, оценивали следующим образом: «±» – очень слабое, «+» – слабое, «++» – интенсивное.

Для разработки способа производства пшеничного хлеба с функциональными свойствами в рецептуру теста вводили настой медуницы мягкой с концентрацией сухих веществ 2,5; 5,0; 7,5; 10,0; 12,5%. Количественный анализ сырья включал определение суммы флавоноидов (спектрофотометрически, $\lambda=400$ нм) в пересчёте на лютеолин-7-гликозид, полисахаридов (гравиметрически), аллантаина, органических кислот (титриметрический метод) (Тринеева и др., 2013) и микроэлементов (Fe, Mn, Zn, Cu) (МУ 01-19/47-11, Р 4.1.1672-03, ОФС.1.5.3.0006.15). Анализ фенольных соединений в водном настое медуницы проводили на ВЭЖХ-системе, состоящей из жидкостного хроматографа «Миллихром-А-02» с УФ-детектором. Для разделения использовали аналитическую колонку ProntoSIL-120-5-C18 (2*75) при температуре термостата 35°C. Анализ фенольных веществ проводили методом стандарта.

Для выбора оптимальной рецептуры образцы хлеба с настоем м. мягкой разных концентраций оценивали по органолептическим показателям (ГОСТ Р 58233-2018), удельному объёму (ГОСТ 27669-88), пористости (ГОСТ 5669-96), влажности (ГОСТ 21094-75), кислотности (ГОСТ 5670-96), содержанию флавоноидов и микроэлементов, степени удовлетворения суточной потребности в пищевых веществах (МР 2.3.1.2432-08). Общую и пластическую деформацию мякиша измеряли на структурометре СТ-1М.

Определение эксплуатационных запасов сырья проводили, исходя из урожайности сырья в воздушно-сухом весе и площади ценопопуляций. Возможную ежегодную заготовку сырья определяли с учётом оборота заготовки (год заготовки + продолжительность периода восстановления) (Методика определения запасов лекарственных растений, 1986, Ресурсоведение лекарственных растений, 2008).

Обработка экспериментальных данных проводилась методами математической статистики с помощью программного обеспечения Microsoft Excel 10, STATISTICA 6.0. Полученные результаты оценивали коэффициентами вариации (CV), корреляции (r) и детерминации (r^2). В качестве меры сходства групп признаков использовали евклидово расстояние. Наименьшую существенную разность (НСР) между биометрическими параметрами устанавливали на уровне значимости $P < 0,05$. Для определения достоверных различий между вариантами использовали F-критерий Фишера и t-критерий Стьюдента.

Различия между матрицами оценивали двухвыборочным F-тестом для дисперсии, определение сходства матриц - по структуре связей (r_z). Зависимость содержания алкалоидов от интенсивности экологических факторов оценивали моделями квадратичной регрессии.

Глава 3. Состояние ценопопуляций видов *Boraginaceae* на территории Кабардино-Балкарской Республики

3.1 Состояние ценопопуляций синяка обыкновенного

Места произрастания *E. vulgare* значительно различаются по степени антропогенной нагрузки и деградации почвенного покрова. К наименее нарушенным экотопам отнесены учетные площадки (УП) 1, 8, 12 и 14; к умеренно нарушенным – учетные площадки 6, 7, 10, 13, 15; к сильно нарушенным - учетные площадки 5, 9 и 11; к очень сильно нарушенным - учетные площадки 2, 3 и 4.

Увлажнение почв на всех УП находятся в пределах экологической амплитуды *E. vulgare*. ЦП 1, 4, 9, 10, 13, 15 характеризуются среднестепным увлажнением, ЦП 3, 7, 11 - влажно-степным, ЦП 6 и 12 - свежестепным; ЦП 2 и 5 - влажно-лесолуговым, ЦП 14 – сублесолуговым, ЦП 8 – свежелесолуговым. Большая часть учетных площадок расположена на слабозасоленных почвах. Исключение составляют ЦП 1 (среднезасоленные почвы), ЦП 2 и 3 (резкозасоленные почвы), ЦП 4 (сильно засоленные почвы). Следовательно, в почвенных условиях КБР реальная экологическая амплитуда (5-9 баллов) *E. vulgare* по фактору засоленности шире потенциальной.

Кислотность и богатство почв азотом большинства мест произрастания за исключением узкоадаптивных техногенных экотопов находятся в пределах экологического оптимума.

Места произрастания *E. vulgare* характеризуются разной степенью пастбищной дигрессии: от отсутствующей (ЦП 2, 3, 4, 7, 9, 11), очень слабой (ЦП 14) и слабой (ЦП 6, 8, 10, 13) до сильной (ЦП 15) (рис. 1).

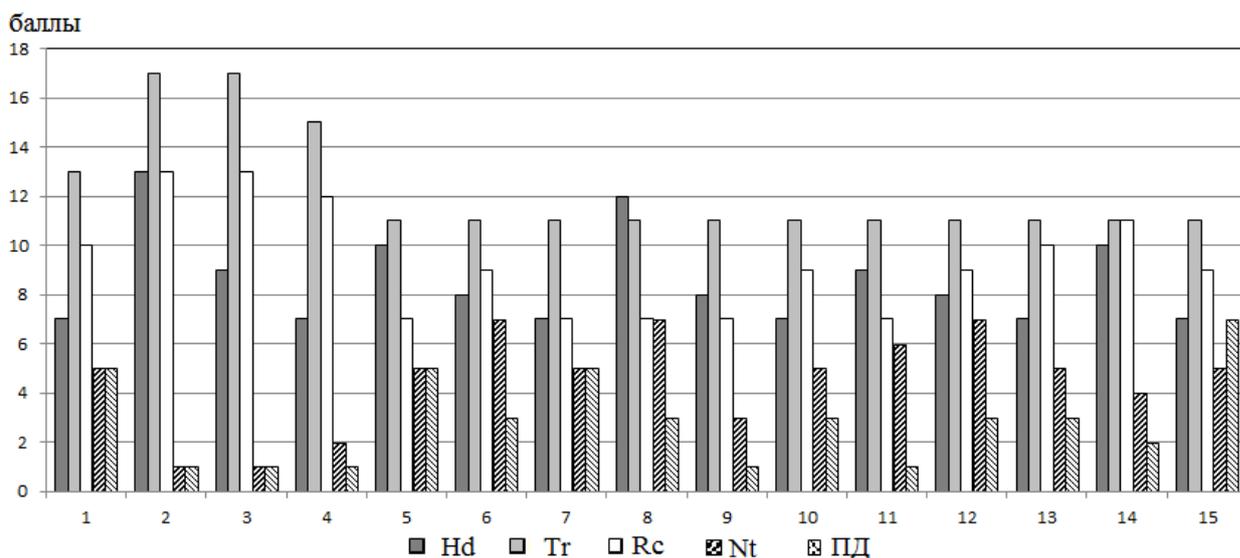


Рис. 1. Характеристика экологических условий мест произрастания ЦП *E. vulgare*.

Минимальное покрытие и обилие *E. vulgare* (1% и менее) отмечено в луговых фитоценозах с низким уровнем антропогенной нагрузки (ЦП 1, 8, 12, 14). Это обусловлено формированием плотной ненарушенной дернины, препятствующей заглублению семян в почву, появлению всходов и развитию растений. В луговых фитоценозах проективное покрытие и обилие в 2-3 балла имеют дерновинные злаки и многолетнее разнотравье (ПРИЛОЖЕНИЕ 4).

В умеренно нарушенных экотопах увеличивается удельный вес рудеральных видов, общее проективное покрытие повышается до 90-95%, за счет регулярного сенокосения в условиях пониженной фитоценотической конкуренции проективное покрытие *E. vulgare* повышается до 5% (ПРИЛОЖЕНИЕ 5).

Видовой состав учетной площадки ЦП 7 включает синантропные рудеральные виды. Общее проективное покрытие снижается до 70%. Несмотря на пониженную межвидовую конкуренцию *E. vulgare* произрастает здесь разреженно, что свидетельствует о недавнем заносе семян.

Наибольшее проективное покрытие растений *E. vulgare* отмечено для ЦП 10 и 15 с преобладанием стержнекорневых и корнеотпрысковых руде-

ральных видов, слабым задернением почвы, относительно невысокой фитоценотической конкуренцией и преобладанием растений, устойчивых к вытаптыванию и поеданию (*Achillea millefolium* L., *Artemisia marschalliana* Spreng., *Plantago media* L. и др.).

В сильно нарушенных экотопах растительные сообщества, представленные рудеральными устойчивыми к стресс-факторам видами, имеют общее проективное покрытие 30-60%. *E. vulgare* произрастает здесь разреженно или образует группировки. Наиболее значительное обилие *E. vulgare* (до 15%) отмечено в окр. с. Лечинкай на участке со свалкой бытовых отходов (ЦП 11) (ПРИЛОЖЕНИЕ 6).

Хвостохранилище ТГОК является техногенным экотопом с высокотоксичным субстратом. Среднее содержание главных металлов в поверхностном слое промышленных отходов составляет здесь (г/т): W – 420, Mo – 145, Zn – 290, Cu – 69, Sr – 315, Rb – 118 (Гурбанов и др., 2015). Нижние террасы характеризуются общим проективным покрытием 10-13%, очень низким видовым разнообразием (17 видов). ЦП 2 характеризуется относительно высоким проективным покрытием (59%) и видовым разнообразием (57 видов). У подножия нижних террас с выходами дренажных вод образовались избыточно увлажнённые участки. ЦП 3 характеризуется средними значениями общего проективного покрытия (37%) и видового разнообразия, режим увлажнения от лугово-степного до сухолесолугового. На средних террасах обилие *E. vulgare* 5%, а на верхних - 1% (ПРИЛОЖЕНИЕ 7). Однако и в условиях сухостепного увлажнения благодаря мощной стержневой корневой системе синяк переносит сильную засуху (Тамахина, Ахкубекова, 2019а).

Анализ демографических параметров ЦП *E. vulgare* показал, численность и физическая плотность особей максимальны в условиях умеренно нарушенных (3,3-5,2 шт./м²) и сильно нарушенных (3,2-5,4 шт./м²) экотопов. При заселении естественных фитоценозов с ненарушенной сомкнутостью растительного покрова демографические параметры снижаются. В техногенных экотопах террас хвостохранилища ТГОК более высокие значения чис-

ленности и физической плотности особей отмечены на нижних террасах с рыхлым и увлажнённым субстратом.

Базовый онтогенетический спектр *E. vulgare* полночленный одновершинный с преобладанием молодых и средневозрастных генеративных особей. В наименее нарушенных экотопах в спектре наблюдается увеличение доли генеративных особей молодого и средневозрастного состояния, снижение удельного веса старовозрастных генеративных и прегенеративных растений. В спектре умеренно нарушенных экотопов преобладают средне- и старовозрастные особи. В сильно нарушенных экотопах доля прегенеративных растений возрастает, достигая максимума в ЦП 3, 4 и 9. Для большинства ЦП *E. vulgare* характерен двухвершинный спектр с преобладанием *im* и *g2* (рис. 2).

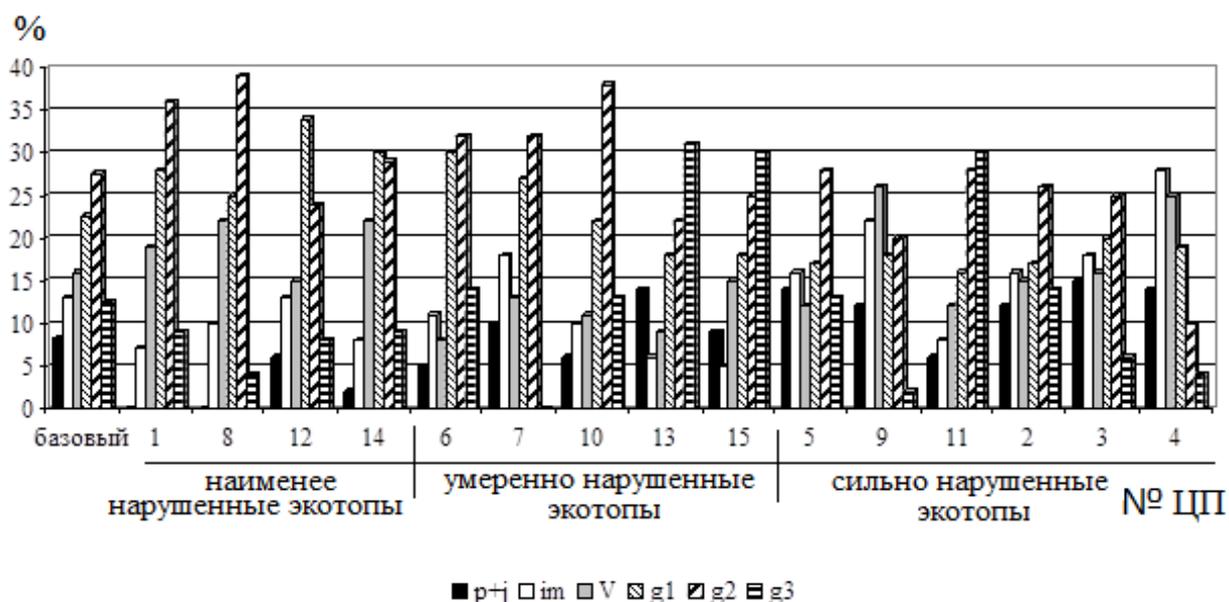


Рис. 2. Онтогенетические спектры ЦП *E. vulgare* в различных экотопах.

Отмечена положительная корреляция между IVC , Δ и ω , отрицательная – между IVC и Iv (рис. 3). Большинство ЦП *E. vulgare* являются зреющими и зрелыми.

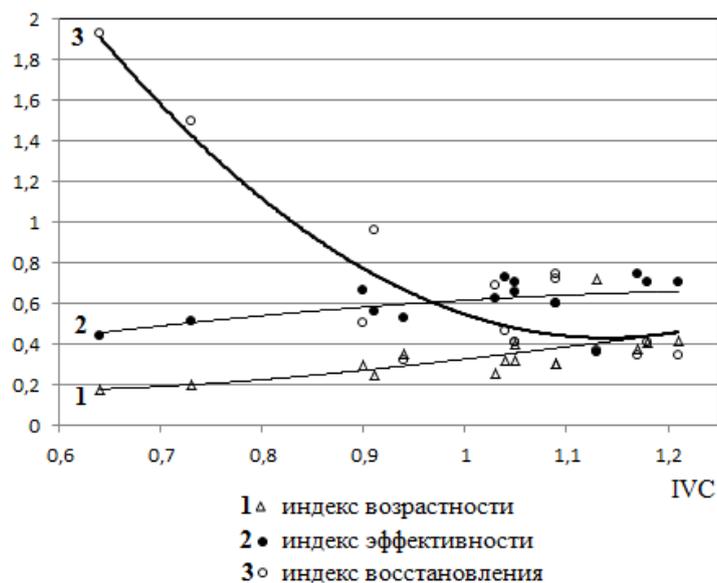


Рис. 3. Изменение показателей возрастной структуры ЦП *E. vulgare* в градиенте повышения IVC.

Для ЦП с IVC 1,13-1,21 характерны зрелые; 0,92 и ниже – молодые; 0,94-1,09 – переходные и зреющие типы ЦП (ПРИЛОЖЕНИЕ 8). В узкоадаптивных техногенных экотопах формируются молодые ЦП с высоким потенциалом возобновления за счёт повышения доли im особей, задержки онтогенеза в условиях высокой токсичности субстрата и слабо развитого почвенного слоя.

ЦП *E. vulgare*, произрастающие в слабо нарушенных экотопах, характеризуются IVC, равным 0,90-1,17, ISP=1,30. Биометрические параметры имеют слабую и среднюю изменчивость. Высокая изменчивость отмечена для количества боковых побегов, листьев на главном побеге, длины листьев на нижнем уровне стеблей (табл. 2).

ЦП *E. vulgare*, произрастающие в умеренно нарушенных экотопах, характеризуются IVC, равным 0,94-1,18, ISP=1,25. В число биометрических параметров с высокой изменчивостью входят количество боковых побегов и листьев на главном побеге, длина листьев, диаметр боковых побегов на среднем уровне. Изменчивость остальных параметров средняя (табл. 3).

ЦП *E. vulgare* сильно нарушенных экотопов характеризуются варьиро-

ванием IVC от 0,64 до 1,21, ISP повышается до 1,89 (табл. 4). Большинство биометрических параметров характеризуются высокой степенью изменчивости за исключением диаметра стебля главного побега (CV=17-18,3%).

Таблица 2 – Биометрические параметры ЦП *E. vulgare* в наименее нарушенных экотопах (числитель – значение параметра, знаменатель – CV, %)

Параметр	ЦП 1	ЦП 8	ЦП 12	ЦП 14	НСР ₀₅
H ₁	$\frac{94,3 \pm 2,74}{12,17}$	$\frac{96,6 \pm 3,93}{12,87}$	$\frac{62,9 \pm 3,48}{17,50}$	$\frac{86,7 \pm 2,70}{13,86}$	9,33
N	$\frac{4,8 \pm 0,33}{21,46}$	$\frac{4,3 \pm 0,37}{29,98}$	$\frac{4,1 \pm 0,31}{24,15}$	$\frac{5,0 \pm 0,45}{28,20}$	1,05
H ₂	$\frac{73,1 \pm 7,48}{14,48}$	$\frac{61,4 \pm 2,71}{13,96}$	$\frac{54,4 \pm 3,25}{15,91}$	$\frac{59,5 \pm 2,51}{15,33}$	7,48
n ₁	$\frac{44,0 \pm 1,55}{21,52}$	$\frac{36,9 \pm 2,59}{21,48}$	$\frac{35,0 \pm 0,68}{22,58}$	$\frac{35,5 \pm 2,47}{24,81}$	5,68
n ₂	$\frac{22,4 \pm 0,98}{13,84}$	$\frac{20,1 \pm 0,87}{14,78}$	$\frac{25,0 \pm 0,68}{14,64}$	$\frac{18,6 \pm 0,60}{15,21}$	2,29
L _{1H}	$\frac{12,55 \pm 0,84}{23,27}$	$\frac{12,63 \pm 0,90}{22,94}$	$\frac{7,91 \pm 0,26}{23,24}$	$\frac{12,05 \pm 0,74}{23,50}$	2,10
L _{1C}	$\frac{6,63 \pm 0,23}{13,16}$	$\frac{6,36 \pm 0,26}{14,05}$	$\frac{5,71 \pm 0,19}{17,51}$	$\frac{6,09 \pm 0,23}{18,82}$	0,66
W _{1H}	$\frac{3,06 \pm 0,15}{15,06}$	$\frac{2,83 \pm 0,14}{15,55}$	$\frac{1,52 \pm 0,04}{16,55}$	$\frac{2,64 \pm 0,11}{14,26}$	0,34
W _{1C}	$\frac{1,90 \pm 0,06}{11,73}$	$\frac{1,82 \pm 0,07}{12,54}$	$\frac{0,80 \pm 0,02}{13,05}$	$\frac{1,66 \pm 0,08}{12,26}$	1,17
L _{2H}	$\frac{5,88 \pm 0,35}{23,05}$	$\frac{5,71 \pm 0,42}{23,47}$	$\frac{6,52 \pm 0,11}{25,21}$	$\frac{5,34 \pm 0,33}{26,48}$	0,93
L _{2C}	$\frac{3,88 \pm 0,11}{10,02}$	$\frac{3,81 \pm 0,13}{11,50}$	$\frac{3,58 \pm 0,07}{12,86}$	$\frac{3,67 \pm 0,11}{11,54}$	0,31
W _{2H}	$\frac{1,29 \pm 0,03}{7,75}$	$\frac{1,29 \pm 0,03}{8,75}$	$\frac{1,25 \pm 0,03}{10,00}$	$\frac{1,31 \pm 0,03}{9,92}$	0,10
W _{2C}	$\frac{1,11 \pm 0,04}{8,81}$	$\frac{1,08 \pm 0,02}{7,41}$	$\frac{0,69 \pm 0,03}{9,04}$	$\frac{1,01 \pm 0,03}{9,71}$	0,09
D _{1H}	$\frac{1,04 \pm 0,05}{15,20}$	$\frac{0,98 \pm 0,05}{15,70}$	$\frac{0,73 \pm 0,03}{15,40}$	$\frac{0,93 \pm 0,05}{16,00}$	0,13
D _{1C}	$\frac{0,86 \pm 0,04}{14,52}$	$\frac{0,82 \pm 0,05}{15,29}$	$\frac{0,48 \pm 0,01}{15,33}$	$\frac{0,78 \pm 0,05}{15,71}$	0,11
D _{2H}	$\frac{0,4 \pm 0,02}{16,67}$	$\frac{0,42 \pm 0,02}{16,14}$	$\frac{0,40 \pm 0,02}{17,00}$	$\frac{0,39 \pm 0,02}{18,38}$	0,06
D _{2C}	$\frac{0,38 \pm 0,01}{12,53}$	$\frac{0,33 \pm 0,01}{14,12}$	$\frac{0,33 \pm 0,01}{13,15}$	$\frac{0,31 \pm 0,01}{15,68}$	0,04
IVC	1,17	1,04	0,90	1,05	

Таблица 3 - Биометрические параметры ценопопуляций *E. vulgare* в умеренно нарушенных экотопах (числитель – значение параметра, знаменатель – CV, %)

Параметр	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 10	ЦП 13	ЦП 15	НСР ₀₅
H ₁	$\frac{64,2 \pm 3,54}{17,43}$	$\frac{74,6 \pm 3,12}{23,23}$	$\frac{88,5 \pm 2,83}{20,12}$	$\frac{82,6 \pm 2,50}{19,56}$	$\frac{99,1 \pm 3,34}{12,66}$	8,80
N	$\frac{4,5 \pm 0,27}{28,89}$	$\frac{2,7 \pm 0,18}{29,15}$	$\frac{5,5 \pm 0,56}{30,36}$	$\frac{4,5 \pm 0,34}{24,00}$	$\frac{5,3 \pm 0,47}{28,11}$	1,22
H ₂	$\frac{56,1 \pm 3,33}{19,75}$	$\frac{58,0 \pm 2,88}{17,14}$	$\frac{66,4 \pm 1,73}{18,22}$	$\frac{63,6 \pm 2,21}{19,97}$	$\frac{68,9 \pm 1,48}{16,79}$	12,96
n ₁	$\frac{35,8 \pm 0,96}{21,14}$	$\frac{40,8 \pm 1,15}{25,22}$	$\frac{41,3 \pm 41,30}{24,17}$	$\frac{40,2 \pm 0,87}{26,00}$	$\frac{44,0 \pm 1,03}{22,14}$	2,79
n ₂	$\frac{26,2 \pm 0,96}{16,64}$	$\frac{19,9 \pm 1,08}{17,35}$	$\frac{19,3 \pm 0,52}{17,50}$	$\frac{18,7 \pm 0,42}{18,17}$	$\frac{21,8 \pm 0,76}{20,96}$	4,35
L _{1H}	$\frac{8,37 \pm 0,40}{25,17}$	$\frac{11,55 \pm 0,70}{29,22}$	$\frac{13,23 \pm 0,82}{28,58}$	$\frac{12,72 \pm 0,71}{30,03}$	$\frac{13,52 \pm 0,83}{27,75}$	2,02
L _{1c}	$\frac{6,01 \pm 0,23}{22,15}$	$\frac{6,67 \pm 0,28}{23,49}$	$\frac{6,79 \pm 0,13}{27,04}$	$\frac{6,17 \pm 0,14}{21,29}$	$\frac{6,98 \pm 0,16}{24,45}$	0,57
W _{1H}	$\frac{1,63 \pm 0,05}{16,20}$	$\frac{2,73 \pm 0,14}{16,48}$	$\frac{2,77 \pm 0,09}{17,75}$	$\frac{2,53 \pm 0,10}{18,25}$	$\frac{2,91 \pm 0,13}{17,43}$	0,30
W _{1c}	$\frac{0,85 \pm 0,03}{15,59}$	$\frac{1,77 \pm 0,08}{14,12}$	$\frac{1,84 \pm 0,06}{19,78}$	$\frac{1,69 \pm 0,07}{16,61}$	$\frac{1,91 \pm 0,07}{20,39}$	0,18
L _{2H}	$\frac{6,70 \pm 0,15}{28,38}$	$\frac{5,43 \pm 0,47}{30,02}$	$\frac{6,02 \pm 0,27}{34,12}$	$\frac{5,30 \pm 0,38}{29,83}$	$\frac{6,10 \pm 0,30}{35,41}$	1,35
L _{2c}	$\frac{3,69 \pm 0,09}{22,59}$	$\frac{3,70 \pm 0,15}{19,08}$	$\frac{3,84 \pm 0,12}{21,90}$	$\frac{3,52 \pm 0,16}{20,77}$	$\frac{3,90 \pm 0,11}{24,72}$	0,80
W _{2H}	$\frac{1,30 \pm 0,03}{13,15}$	$\frac{1,30 \pm 0,06}{16,54}$	$\frac{1,33 \pm 0,04}{19,77}$	$\frac{1,22 \pm 0,02}{17,56}$	$\frac{1,36 \pm 0,03}{20,35}$	0,27
W _{2c}	$\frac{0,73 \pm 0,04}{14,18}$	$\frac{1,02 \pm 0,04}{12,78}$	$\frac{1,10 \pm 0,03}{16,09}$	$\frac{1,05 \pm 0,03}{18,57}$	$\frac{1,12 \pm 0,03}{19,04}$	0,22
D _{1H}	$\frac{0,73 \pm 0,03}{16,20}$	$\frac{0,90 \pm 0,06}{16,50}$	$\frac{1,02 \pm 0,05}{16,60}$	$\frac{0,97 \pm 0,05}{16,40}$	$\frac{1,04 \pm 0,06}{16,70}$	0,16
D _{1c}	$\frac{0,51 \pm 0,02}{16,72}$	$\frac{0,71 \pm 0,06}{16,52}$	$\frac{0,79 \pm 0,04}{15,49}$	$\frac{0,75 \pm 0,04}{17,33}$	$\frac{0,85 \pm 0,05}{18,20}$	0,12
D _{2H}	$\frac{0,40 \pm 0,02}{19,00}$	$\frac{0,39 \pm 0,03}{21,95}$	$\frac{0,41 \pm 0,02}{22,63}$	$\frac{0,37 \pm 0,01}{23,51}$	$\frac{0,42 \pm 0,02}{24,12}$	0,09
D _{2c}	$\frac{0,37 \pm 0,02}{18,51}$	$\frac{0,32 \pm 0,01}{20,50}$	$\frac{0,32 \pm 0,01}{22,50}$	$\frac{0,31 \pm 0,01}{23,80}$	$\frac{0,35 \pm 0,01}{21,43}$	0,07
IVC	0,94	1,03	1,13	1,05	1,18	

Таблица 4 - Биометрические параметры ценопопуляций *E. vulgare* в сильно нарушенных экотопах (числитель – значение параметра, знаменатель – CV, %)

Параметр	ЦП 5	ЦП 9	ЦП 11	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	HCP ₀₅
H ₁	$\frac{54,50 \pm 7,55}{43,80}$	$\frac{30,50 \pm 1,92}{40,87}$	$\frac{92,90 \pm 3,00}{30,70}$	$\frac{91,00 \pm 3,72}{38,26}$	$\frac{55,60 \pm 4,42}{35,14}$	$\frac{21,00 \pm 2,33}{36,60}$	11,81
N	$\frac{5,90 \pm 0,67}{36,10}$	$\frac{5,40 \pm 0,27}{35,55}$	$\frac{5,20 \pm 0,39}{33,65}$	$\frac{4,50 \pm 0,50}{35,11}$	$\frac{5,10 \pm 0,28}{37,06}$	$\frac{4,50 \pm 0,37}{38,22}$	1,24
H ₂	$\frac{45,80 \pm 5,33}{36,81}$	$\frac{20,80 \pm 1,43}{37,73}$	$\frac{63,00 \pm 2,35}{38,78}$	$\frac{62,40 \pm 1,67}{39,48}$	$\frac{49,80 \pm 2,62}{34,77}$	$\frac{14,80 \pm 1,53}{40,07}$	7,96
n ₁	$\frac{45,40 \pm 3,63}{26,26}$	$\frac{25,60 \pm 1,45}{25,97}$	$\frac{39,00 \pm 1,86}{25,10}$	$\frac{37,70 \pm 1,98}{26,13}$	$\frac{45,70 \pm 2,25}{25,58}$	$\frac{20,20 \pm 2,05}{26,08}$	6,54
n ₂	$\frac{28,00 \pm 2,37}{26,78}$	$\frac{14,40 \pm 0,83}{28,26}$	$\frac{21,20 \pm 0,90}{23,49}$	$\frac{20,20 \pm 1,28}{27,05}$	$\frac{23,40 \pm 1,40}{26,83}$	$\frac{10,60 \pm 0,67}{27,10}$	3,87
L _{1H}	$\frac{7,29 \pm 0,77}{33,47}$	$\frac{5,43 \pm 0,22}{31,52}$	$\frac{13,01 \pm 0,91}{33,94}$	$\frac{12,28 \pm 0,73}{32,97}$	$\frac{8,07 \pm 0,41}{33,19}$	$\frac{5,18 \pm 0,39}{34,02}$	1,77
L _{1C}	$\frac{4,65 \pm 0,46}{31,61}$	$\frac{3,03 \pm 0,20}{30,12}$	$\frac{6,60 \pm 0,24}{30,67}$	$\frac{6,31 \pm 0,18}{31,87}$	$\frac{5,70 \pm 0,26}{29,38}$	$\frac{3,00 \pm 0,21}{32,06}$	0,79
W _{1H}	$\frac{1,46 \pm 0,10}{21,23}$	$\frac{1,36 \pm 0,08}{20,12}$	$\frac{2,93 \pm 0,13}{20,65}$	$\frac{2,77 \pm 0,14}{20,88}$	$\frac{1,48 \pm 0,05}{21,19}$	$\frac{1,16 \pm 0,09}{20,72}$	0,29
W _{1C}	$\frac{0,78 \pm 0,06}{25,64}$	$\frac{0,68 \pm 0,04}{24,65}$	$\frac{1,88 \pm 0,07}{23,70}$	$\frac{1,75 \pm 0,08}{25,02}$	$\frac{0,82 \pm 0,03}{26,11}$	$\frac{0,62 \pm 0,05}{25,58}$	0,16
L _{2H}	$\frac{7,15 \pm 1,02}{43,89}$	$\frac{5,19 \pm 0,41}{42,05}$	$\frac{5,90 \pm 0,40}{40,35}$	$\frac{5,65 \pm 0,36}{38,18}$	$\frac{6,71 \pm 0,26}{42,52}$	$\frac{4,99 \pm 0,41}{44,05}$	1,52
L _{2C}	$\frac{3,80 \pm 0,43}{28,79}$	$\frac{3,77 \pm 0,18}{32,38}$	$\frac{3,78 \pm 0,11}{38,52}$	$\frac{3,73 \pm 0,14}{34,08}$	$\frac{3,79 \pm 0,13}{35,05}$	$\frac{3,25 \pm 0,28}{35,88}$	0,68
W _{2H}	$\frac{1,29 \pm 0,12}{28,23}$	$\frac{1,12 \pm 0,13}{26,61}$	$\frac{1,32 \pm 0,03}{27,58}$	$\frac{1,24 \pm 0,03}{29,06}$	$\frac{1,28 \pm 0,05}{29,50}$	$\frac{1,03 \pm 0,12}{30,86}$	0,26
W _{2C}	$\frac{0,68 \pm 0,05}{23,00}$	$\frac{0,59 \pm 0,03}{22,95}$	$\frac{1,15 \pm 0,02}{21,22}$	$\frac{1,05 \pm 0,03}{23,17}$	$\frac{0,69 \pm 0,05}{24,29}$	$\frac{0,50 \pm 0,03}{25,00}$	0,11
D _{1H}	$\frac{0,74 \pm 0,04}{17,20}$	$\frac{0,61 \pm 0,03}{17,00}$	$\frac{1,04 \pm 0,05}{17,30}$	$\frac{0,93 \pm 0,05}{17,10}$	$\frac{0,68 \pm 0,02}{17,28}$	$\frac{0,53 \pm 0,03}{17,19}$	0,11
D _{1C}	$\frac{0,47 \pm 0,02}{17,89}$	$\frac{0,50 \pm 0,02}{17,00}$	$\frac{0,87 \pm 0,05}{18,24}$	$\frac{0,84 \pm 0,05}{17,86}$	$\frac{0,46 \pm 0,02}{18,10}$	$\frac{0,45 \pm 0,02}{18,30}$	0,09
D _{2H}	$\frac{0,50 \pm 0,04}{24,85}$	$\frac{0,45 \pm 0,02}{25,11}$	$\frac{0,44 \pm 0,02}{25,64}$	$\frac{0,40 \pm 0,02}{23,60}$	$\frac{0,42 \pm 0,02}{24,90}$	$\frac{0,41 \pm 0,02}{25,87}$	0,07
D _{2C}	$\frac{0,36 \pm 0,03}{25,78}$	$\frac{0,35 \pm 0,01}{24,43}$	$\frac{0,34 \pm 0,01}{25,76}$	$\frac{0,32 \pm 0,01}{26,62}$	$\frac{0,38 \pm 0,01}{27,18}$	$\frac{0,30 \pm 0,02}{28,00}$	0,06
IVC	0,92	0,73	1,21	1,09	0,91	0,64	

По данным дисперсионного анализа в ряду усиления нарушенности экотопов значение HCP₀₅ возрастает для высоты побегов и числа листьев на главном побеге, длины листьев на среднем уровне главного побега и нижнего

уровня боковых побегов.

По высоте главного побега достоверно не отличаются растения ЦП 1, 8, 14, 10, 15, 11, 2 с максимальными значениями данного показателя. Между остальными ЦП выявлены достоверные различия. Так, минимальные показатели высоты главного побега характерны для ЦП 4 и 9, характеризующиеся неблагоприятными характеристиками субстрата и низким увлажнением. Максимальная высота боковых побегов характерна для растений ЦП 1, 10, 15, для остальных ЦП не выявлено достоверных различий. Минимальное значение параметра имели ЦП 4, 5, 9 в сильно нарушенных экотопах.

По количеству боковых побегов не установлено достоверных различий для большинства ЦП за исключением ЦП 7, где регулярные укусы препятствуют развитию растений. По числу листьев на главном побеге достоверных различий не обнаружено для растений ЦП 1, 3, 5, 15, 7, 10, 13. Минимальное значение данного параметра имеют особи ЦП 4 и 9 (сильно нарушенные экотопы). По числу листьев на боковых побегах выявлены достоверные различия между ЦП 5, 6, 12 с максимальным значением признака и остальными ЦП. При этом минимальное число листьев на боковых побегах имели растения нарушенных экотопов (ЦП 4 и 9). По длине листьев на нижнем уровне главного побега достоверных различий не выявлено между ЦП 1, 2, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 15. Оставшиеся ЦП имели достоверно более низкие значения данного параметра. По длине листьев на среднем уровне главного побега не выявлено достоверных различий между большинством ЦП за исключением ЦП 5, 9 и 4 с наименьшими значениями признака. Ширина листьев на нижнем уровне главного побега достоверно не различалась у растений ЦП 1, 2, 8, 11, 15. Наибольшее значение признака отмечено в ЦП 1, а наименьшее – в сильно нарушенных экотопах (ЦП 3, 4, 5 и 9). Ширина листьев на среднем уровне главного побега достоверно не различалась в ЦП 1, 2, 5, 7, 8, 10, 11, 15. В остальных ЦП значение признака достоверно ниже. Длина листьев на нижнем уровне боковых побегов имела максимальные значения в ЦП 3, 5 и 6. Минимальные значения признака имели ЦП 4 и 9 (сильно нарушен-

ные экотопы). Длина листьев на среднем уровне боковых побегов в ЦП достоверно не различалась. По ширине листьев на нижнем уровне боковых побегов в большинстве ЦП не выявлено достоверных различий за исключением ЦП 4 и 9 с минимальными значениями признака (сильно нарушенные экотопы). По ширине листьев на среднем уровне боковых побегов, диаметру нижнего и среднего уровней главного побега и среднего уровня боковых побегов достоверных различий между большинством ЦП не выявлено (Тамахина, Ахкубекова, 2019).

Для ЦП *E. vulgare*, произрастающих в ненарушенных экотопах, изменчивость большинства морфометрических параметров низкая или средняя. При повышении фитоценотической конкуренции, задернении, уплотнении и загрязнении почвы изменчивость биометрических параметров повышается, что обусловлено адаптивной реакцией растений синяка на неблагоприятное воздействие. В слабо нарушенных экотопах для большинства изученных биометрических параметров характерна средняя изменчивость ($CV=10-20\%$) (рис. 4), в умеренно нарушенных экотопах появляется ряд параметров с высокой изменчивостью (рис. 5), а в сильно нарушенных экотопах высокая изменчивость отмечена для большинства параметров (рис. 6).

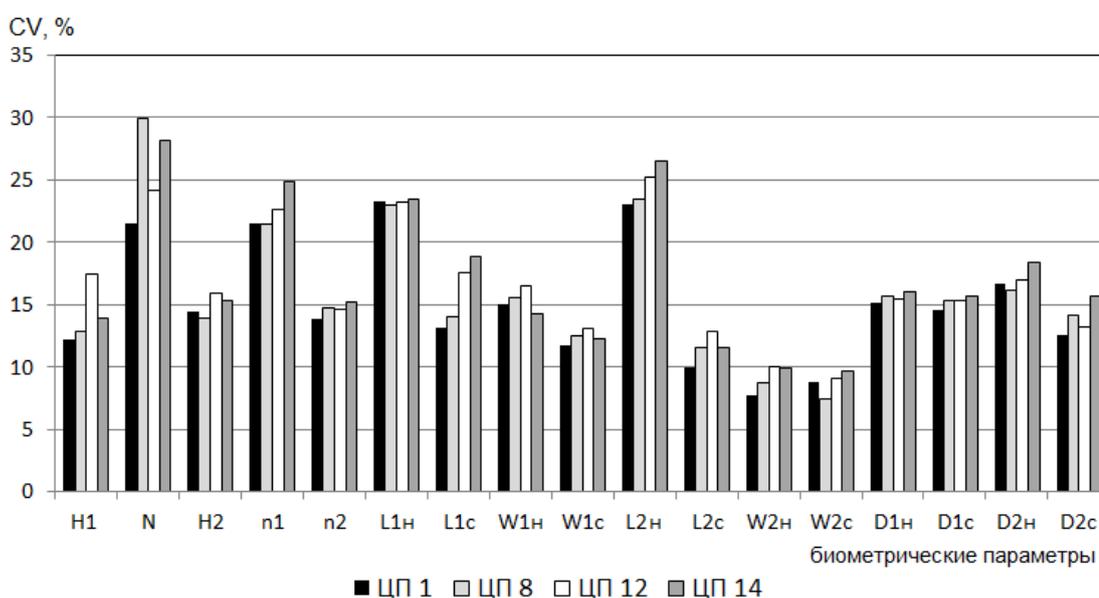


Рис. 4. Морфологическая изменчивость биометрических параметров в ценопопуляциях *E. vulgare* наименее нарушенных экотопов.

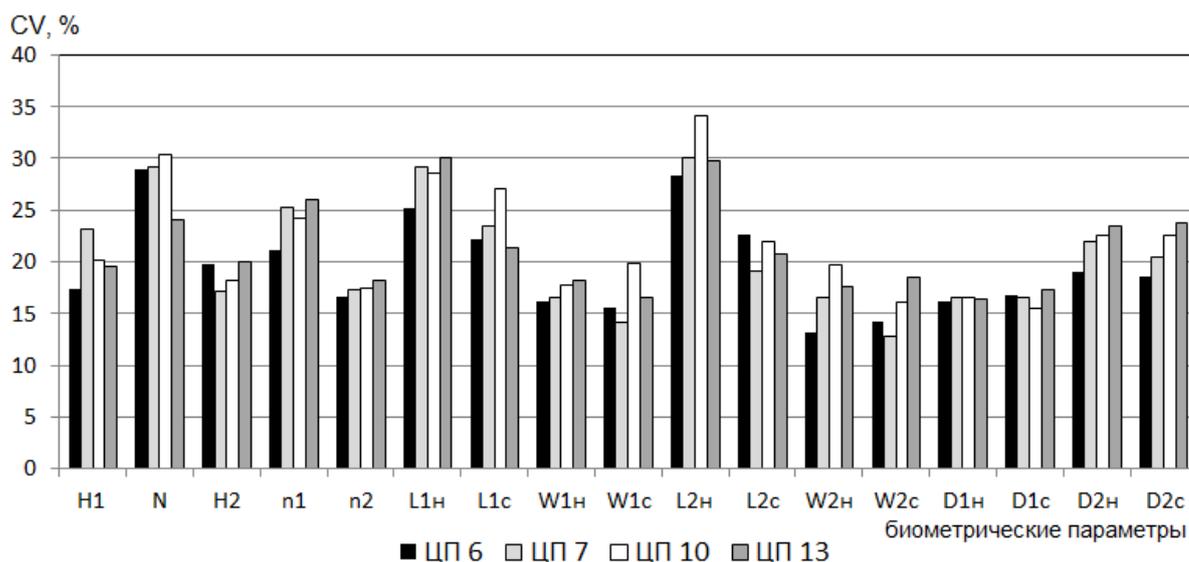


Рис. 5. Морфологическая изменчивость биометрических параметров в ценопопуляциях *E. vulgare* умеренно нарушенных экотопов.

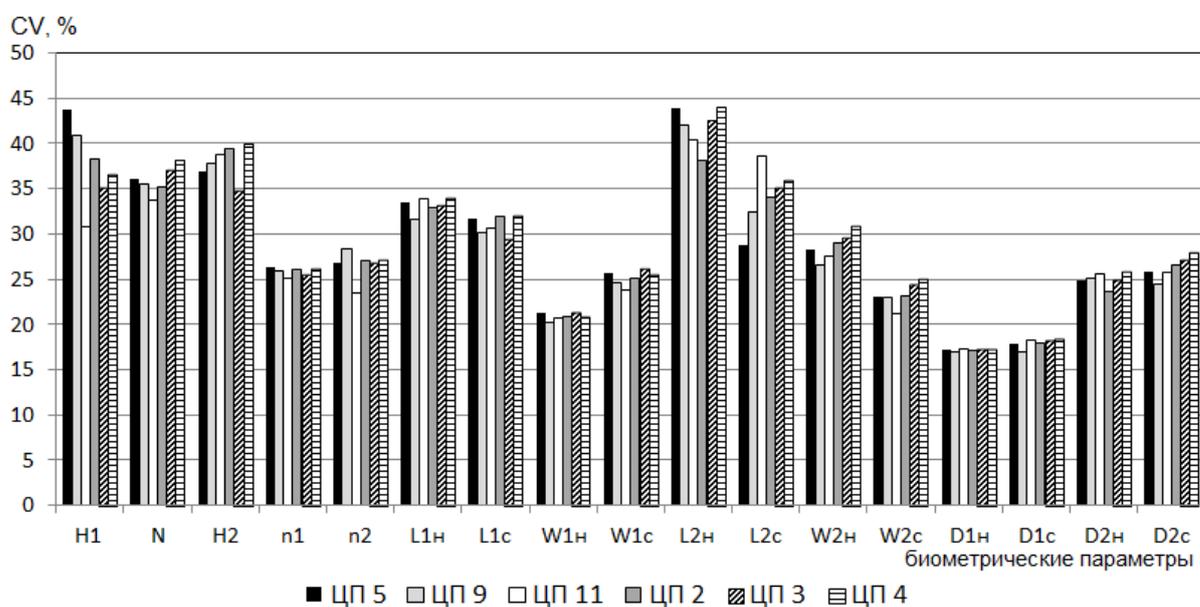


Рис. 6. Морфологическая изменчивость биометрических параметров в ценопопуляциях *E. vulgare* сильно нарушенных экотопов.

Установлена определённая зависимость между рядом почвенных факторов, пастбищной дигрессией и биометрическими параметрами *E. vulgare*. Отмечена средняя корреляция между N_t , высотой главного побега, длиной листьев на среднем уровне главного побега, шириной листьев на боковых побегах (нижний уровень), диаметром главного побега на нижнем уровне;

ПД и высотой главного побега, числом листьев на главном побеге, длиной листьев на нижнем уровне главного побега, шириной листьев на главном побеге, длиной и шириной листьев на боковых побегах, диаметром главного побега на нижнем уровне; между Tr, шириной листьев на боковых побегах и диаметром боковых побегов на нижнем уровне (связь обратная средняя); между Rc, длиной листьев на среднем уровне боковых побегов (связь обратная). Корреляции между остальными экологическими факторами и биометрическими параметрами растений *E. vulgare* слабые (рис. 7).

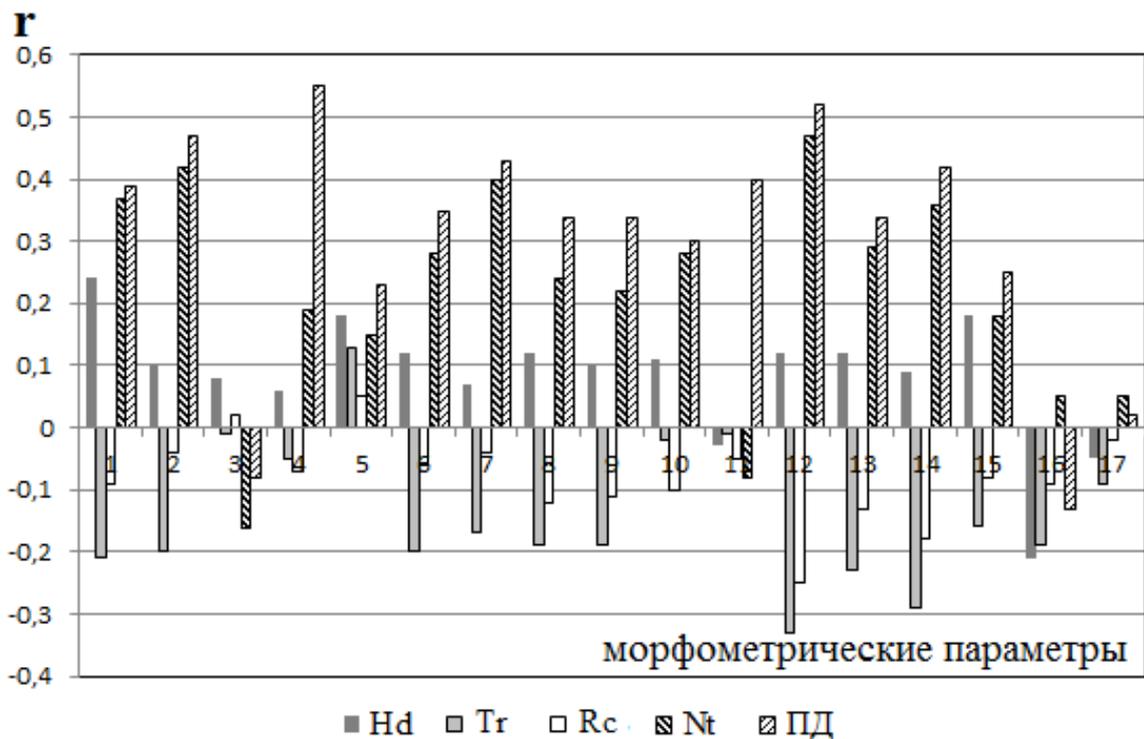


Рис. 7. Связь между экологическими условиями мест произрастания и биометрическими параметрами (1 - H_1 , 2 - N , 3 - H_2 , 4 - n_1 , 5 - n_2 , 6 - $L_{1н}$, 7 - $L_{1с}$, 8 - $W_{1н}$, 9 - $W_{1с}$, 10 - $L_{2н}$, 11 - $L_{2с}$, 12 - $W_{2н}$, 13 - $W_{2с}$, 14 - $D_{1н}$, 15 - $D_{1с}$, 16 - $D_{2н}$, 17 - $D_{2с}$) растений *E. vulgare*.

Факторы, влияющие на IVC, образуют ряд в порядке убывания значимости: ПД ($r=0,40$) > Nt ($r=0,28$) > Tr ($r=-0,18$) > Hd ($r=0,16$) > Rc ($r=-0,12$) (рис. 8).

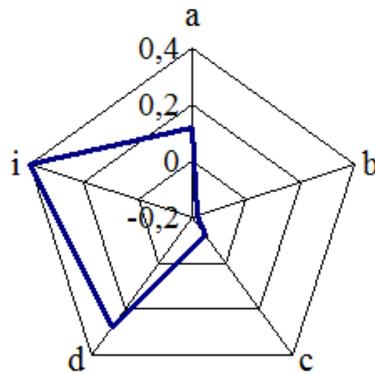


Рис. 8. Сила корреляционной связи (r) IVC *E. vulgare* с экологическими факторами: а – увлажнение, б – солевой режим, с – кислотность, d – богатство почв азотом, i – величина пастбищной дигрессии.

Генотипическими (Γ) признаками-индикаторами *E. vulgare* являются количество листьев на боковых побегах, ширина листьев и диаметр стеблей, экологическими (Θ) - количество боковых побегов, число листьев на главном побеге, длина листьев, эколого-биологическими ($\Theta\text{Б}$) - высота побегов. Биологических (Б) индикаторов среди исследованных признаков не выделено (рис. 9).

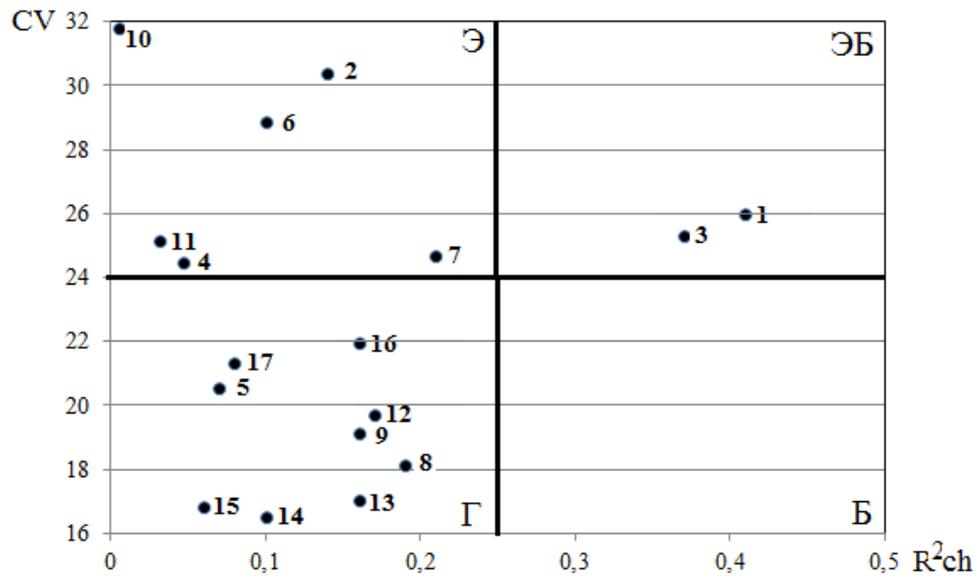


Рис. 9. Структура изменчивости морфологических признаков ценопопуляций *E. vulgare*: 1 – H_1 ; 2 – N ; 3 – H_2 ; 4 – n_1 ; 5 – n_2 ; 6 – L_{1H} ; 7 – L_{1c} ; 8 – W_{1H} ; 9 – W_{1c} ; 10 – L_{2H} ; 11 – L_{2c} ; 12 – W_{2H} ; 13 – W_{2c} ; 14 – D_{1H} ; 15 – D_{1c} ; 16 – D_{2H} ; 17 – D_{2c} .

Стрессово-защитная онтогенетическая стратегия *E. vulgare* проявляется в снижении морфологической целостности (снижение R^2m) при ухудшении условий роста до умеренного уровня. При дальнейшем усилении стресса неблагоприятные экологические и ценогические воздействия компенсируются повышением значений R^2m (рис. 10)

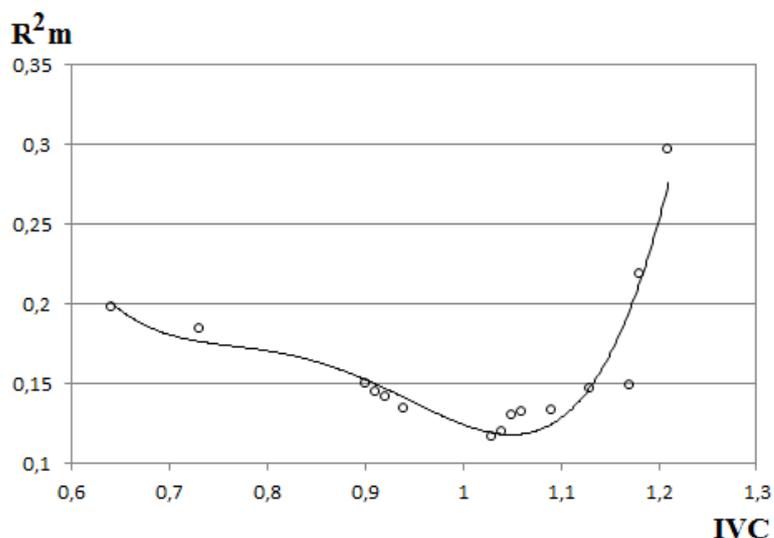


Рис. 10. Тренд онтогенетической стратегии *E. vulgare*.

Эколого-ценогическая стратегия *E. vulgare* характеризуется, как стресс-толерантная. Реакцией на экологический стресс (субстрат с неблагоприятными физико-химическими свойствами) является снижение энергетических расходов на ростовые процессы (миниатюризация, отсутствие паракладиев), ритмологическая поливариантность, высокая семенная продуктивность (Жукова, 1995, Тхазаплизева, Чадаева, 2012). SR-составляющая стратегии на организменном уровне проявляется в формировании мощной корневой системы (на рыхлом субстрате длина корня достигает 0,8 м), жёсткого опушения вегетативных органов, биохимической адаптации (Ловкова, 1981). На популяционном уровне S-составляющая стратегии выражается в наличии нормальных возрастных спектров в условиях стресса.

Эксплерентность *E. vulgare* проявляется в высокой скорости захвата пространства в фитоценозах с низкой межвидовой конкуренцией, способности успешно произрастать на антропогенном грунте. В условиях, благоприятных

ятных для прорастания семян (рыхлый субстрат, низкая фитоценотическая конкуренция), *E. vulgare* способен содоминировать в травяном ярусе, что позволяет отнести данный вид к конкурентам-рудералам.

Таким образом, ареал *E. vulgare* на территории КБР сплошной, охватывает равнинную, предгорную, средне- и высокогорную зоны. Высокий индекс размерной пластичности (1,89) свидетельствует о патиентности вида. Для *E. vulgare* характерна стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, широкая экологическая амплитуда, обусловленная ярко выраженной морфологической изменчивостью. Лимитирующим фактором для вида является фитоценотическая конкуренция. Индикаторы состояния ценопопуляций - высота побегов, число боковых побегов и листьев на главном побеге, длина листьев.

3.2 Состояние ценопопуляций окопника кавказского

Ценопопуляции *S. caucasicum* характерны для равнинной зоны республики в долинах рек Малка (с. Янтарное), Чёрная речка (с. Заводское), Терек (ст. Александровская), Чегем (с. Лечинкай), Псыгансу (с. Жемтала). Наибольшее проективное покрытие и обилие (4,5–8%) *S. caucasicum* имеет на участках с увлажнёнными рыхлыми почвами.

По данным ботанических исследований ценопопуляции *S. caucasicum* отмечены в степной и предгорной зонах республики (Терско-Прохладненский и Лескено-Лашкутинский флористические подрайоны до высоты 848 м над у. м.): ЦП1 - с. Этоко, северо-западная часть Зольского района; ЦП2 - ст. Александровская, южная часть Майского района; ЦП3 - п. Кашхатау, центральная часть Черекского района, предгорная равнина в долине р. Черек; ЦП4 - с.п. Лечинкай, северная часть Чегемского района, левый берег реки Чегем; ЦП5 - послелесной остепнённый луг, окрестности с. Янтарное; ЦП6 - послелесной остепнённый луг, окрестности с. Заводское; ЦП7 - опушка широколиственного леса, окрестности с. Жемтала.

Исследуемые экотопы характеризуются умеренно тёплым и умеренно

влажным климатом. Эдафические условия экотопов заметно различаются по влажности и пористости почвы, а также по рН почвенного раствора. Наибольшие пористость и влажность почв отмечены в местах произрастания ЦП 2, 3 и 4. Почвенные образцы характеризуются нейтральной и слабо щелочной рН (исключение ЦП 1, 7, где рН слабо кислая), низким содержанием обменного кальция и очень высоким - обменного калия. Содержание гумуса и подвижного фосфора варьирует от низкого (ЦП5) до среднего (табл. 5).

Таблица 5 – Климатические, орографические и эдафические условия мест произрастания растений *S. caucasicum*

№ ЦП	Высота, м н. у. м.	Температура, средняя за март-август, °С	Сумма осадков, мм за март-август	Общая пористость, %	Влажность, %	рН _{КС1}	Гумус, %	Са, %	P ₂ O ₅ , мг/100 г	K ₂ O, мг/100 г
1	570	16,82	380,5	45	16	6,2	3,20	0,72	32,50	426,80
2	255	18,28	350,6	62	28	7,4	3,70	0,65	50,10	265,10
3	848	19,43	315,2	70	34	7,3	3,80	0,70	52,60	320,70
4	680	19,16	327,4	64	30	7,1	3,30	0,83	26,80	270,00
5	253	18,93	312,7	54	21	7,8	2,90	0,79	28,00	280,10
6	275	19,22	305,6	60	25	6,8	4,20	0,92	20,50	459,50
7	764	15,94	320,8	50	20	6,5	3,50	0,74	36,10	385,90

В большинстве фитоценозов о. кавказский является компонентом полурудеральных и рудеральных сообществ. В изученных экотопах *S. caucasicum* формирует заросли площадью 5-18 м² с нижним ярусом из многолетних злаковых трав *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub, *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Poa angustifolia* L., *P. pratensis* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Dactylis glomerata* L., *Helictotrichon pubescens* Huds.) Pilg. Разнотравье представлено *Filipendula vulgaris* Moench, *Galium verum* L., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., *Vincetoxicum hirundinaria* Medikus, *Vicia tenuifolia*

Roth, *Coronilla varia* (L.) Lassen и др. видами.

Наибольшие значения морфометрических параметров и IVC отмечены на участках с увлажнёнными хорошо дренированными почвами (ЦП 2, 3, 4) (табл. 6).

Корреляции между экологическими факторами и биометрическими параметрами растений представлены в таблице 7. Наибольшее влияние на морфометрические параметры растений оказывают температура воздуха ($r=0,72-0,89$), общая пористость ($r=0,75-0,97$) и влажность почвы ($r=0,75-0,96$). Корреляция между морфометрическими параметрами, рН и содержанием гумуса - средняя, содержанием подвижного фосфора - слабая, высотой над уровнем моря и подвижным калием - очень слабая.

Выявлены различные уровни варьирования признаков: от небольшого до среднего – высота стебля, число листьев, цветков, длина листьев, диаметр у основания стебля; от среднего до большого – число побегов, диаметр стебля на середине высоты; небольшое – длина венчика, длина и ширина эремов (рис. 11). ISP о. кавказского равен 1,71.

Таблица 6 - Морфометрические параметры растений *S. caucasicum* (в знаменателе – коэффициент вариации, %)

Параметры	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	НСР ₀₅
<i>H</i>	<u>94,81±4,72</u> 15,74	<u>138,12±3,82</u> 8,74	<u>152,28±3,2</u> 6,64	<u>147,41±3,09</u> 6,63	<u>116,49±5,34</u> 14,51	<u>133,7±3,94</u> 9,33	<u>89,72±5,0</u> 17,71	12,29
<i>N_n</i>	<u>4,50±0,35</u> 24,55	<u>6,40±0,26</u> 12,66	<u>6,90±0,48</u> 22,06	<u>6,6±0,36</u> 17,40	<u>5,30±0,30</u> 17,69	<u>5,80±0,28</u> 15,13	<u>4,3±0,30</u> 21,78	0,99
<i>D_n</i>	<u>0,54±0,02</u> 11,83	<u>1,53±0,07</u> 14,20	<u>1,65±0,05</u> 8,85	<u>1,57±0,06</u> 11,96	<u>0,93±0,04</u> 14,95	<u>1,42±0,04</u> 8,42	<u>0,68±0,05</u> 20,07	0,14
<i>D_c</i>	<u>0,43±0,03</u> 22,03	<u>1,19±0,04</u> 10,42	<u>1,33±0,04</u> 9,87	<u>1,24±0,03</u> 8,95	<u>0,85±0,06</u> 21,18	<u>1,02±0,05</u> 16,37	<u>0,58±0,03</u> 15,17	0,12
<i>N_л</i>	<u>11,78±0,51</u> 13,73	<u>15,48±0,50</u> 10,17	<u>18,56±0,40</u> 6,77	<u>16,33±0,36</u> 7,07	<u>13,78±0,55</u> 12,70	<u>14,78±0,39</u> 8,30	<u>12,50±0,50</u> 15,66	1,29
<i>L_л</i>	<u>10,56±0,42</u> 12,62	<u>13,91±0,48</u> 10,94	<u>14,89±0,33</u> 7,07	<u>14,60±0,32</u> 6,91	<u>12,79±0,58</u> 14,45	<u>13,47±0,35</u> 8,34	<u>11,50±0,34</u> 9,47	1,20
<i>W_л</i>	<u>3,44±0,23</u> 20,71	<u>4,52±0,26</u> 18,11	<u>4,89±0,16</u> 10,18	<u>4,71±0,19</u> 12,95	<u>3,82±0,18</u> 15,00	<u>4,19±0,16</u> 11,88	<u>3,58±0,18</u> 16,24	0,57
<i>N_ц</i>	<u>83,70±4,26</u> 16,08	<u>159,20±4,91</u> 9,75	<u>195,3±8,64</u> 13,99	<u>173,2±4,26</u> 7,78	<u>126,10±5,02</u> 12,59	<u>154,3±4,69</u> 9,61	<u>91,7±2,89</u> 9,95	15,14
<i>L_с</i>	<u>14,11±0,24</u> 5,35	<u>16,21±0,29</u> 5,63	<u>16,82±0,37</u> 7,06	<u>16,51±0,41</u> 7,92	<u>15,42±0,28</u> 5,70	<u>15,68±0,44</u> 8,97	<u>14,78±0,30</u> 6,49	0,99
<i>L_з</i>	<u>3,12±0,12</u> 12,09	<u>3,27±0,10</u> 9,62	<u>3,45±0,10</u> 9,62	<u>3,36±0,10</u> 9,64	<u>3,24±0,07</u> 7,28	<u>3,18±0,07</u> 6,92	<u>3,05±0,09</u> 9,63	0,28
<i>W_з</i>	<u>2,74±0,06</u> 7,23	<u>2,89±0,05</u> 5,33	<u>3,08±0,04</u> 4,17	<u>2,97±0,05</u> 4,98	<u>2,87±0,04</u> 4,36	<u>2,81±0,04</u> 5,70	<u>2,70±0,03</u> 3,81	0,13
IVC	0,75	1,10	1,22	1,15	0,93	1,04	0,79	

Таблица 7 - Связь (r) между экологическими условиями мест произрастания и биометрическими параметрами *S. caucasicum*

Морфологические параметры	Высота н. у. м.	Температура за март-август	Сумма осадков за март-август	Общая пористость	Влажность	pH _{KCl}	Гумус	Ca	P ₂ O ₅	K ₂ O
H	0,02	0,89	0,17	0,91	0,94	0,59	0,41	0,11	0,26	0,18
N _п	0,10	0,74	0,23	0,93	0,91	0,60	0,37	0,10	0,37	0,15
D _н	0,14	0,81	0,15	0,97	0,84	0,55	0,54	0,14	0,29	0,10
D _с	0,08	0,72	0,34	0,92	0,75	0,65	0,42	0,07	0,34	0,16
N _л	0,24	0,78	0,22	0,85	0,96	0,51	0,39	0,14	0,45	0,12
L _л	0,06	0,73	0,35	0,92	0,94	0,64	0,54	0,10	0,28	0,06
W _л	0,16	0,77	-0,22	0,94	0,92	0,43	0,65	0,13	0,41	0,17
N _ц	0,12	0,86	-0,29	0,95	0,86	0,58	0,46	0,10	0,32	0,11
L _в	0,09	0,80	-0,35	0,76	0,95	0,68	0,37	0,09	0,37	0,12
L _э	0,21	0,72	-0,21	0,75	0,91	0,61	0,11	0,10	0,41	0,08
W _э	0,23	0,80	-0,31	0,86	0,82	0,65	0,13	0,15	0,49	0,05

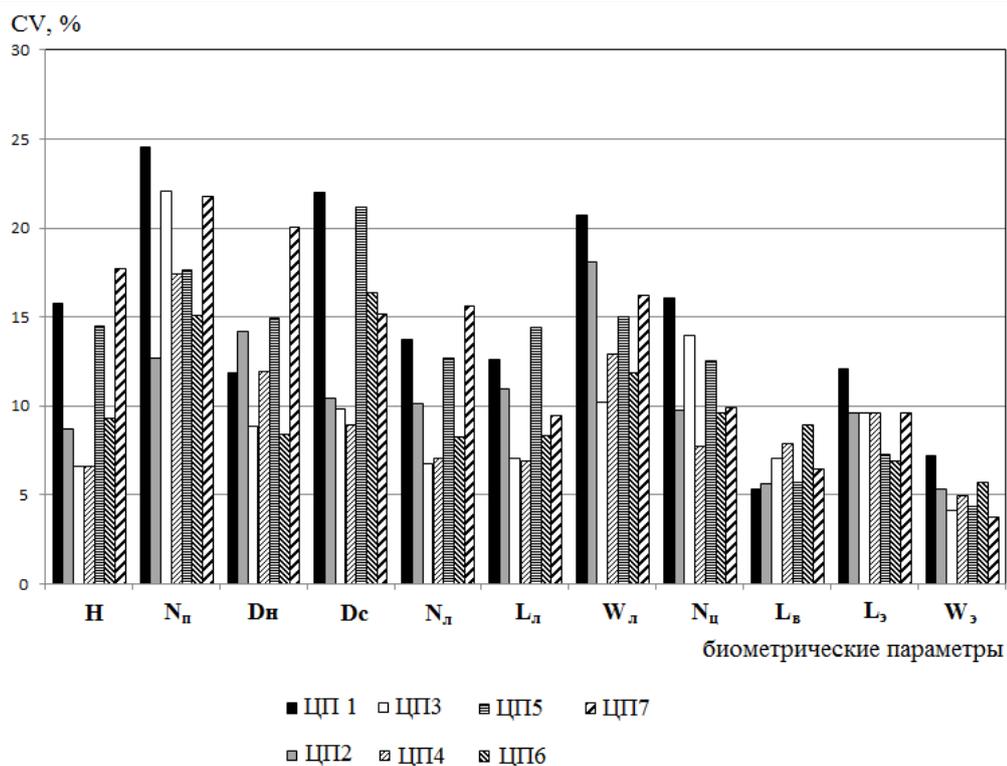


Рис. 11. Морфологическая изменчивость биометрических параметров в ЦП *S. caucasicum*.

В структуре изменчивости морфологических признаков *S. caucasicum* выделены три группы индикаторов: эколого-биологические (ЭБ, высокие общая и согласованная изменчивость) - высота побегов; экологические (Э, наиболее варьируемые и чувствительные) – диаметр стебля, количество цветков и побегов; генетические (Г) – длина венчика, количество и длина листьев, длина и ширина эремов; биологические (Б) – ширина листьев (рис. 12).

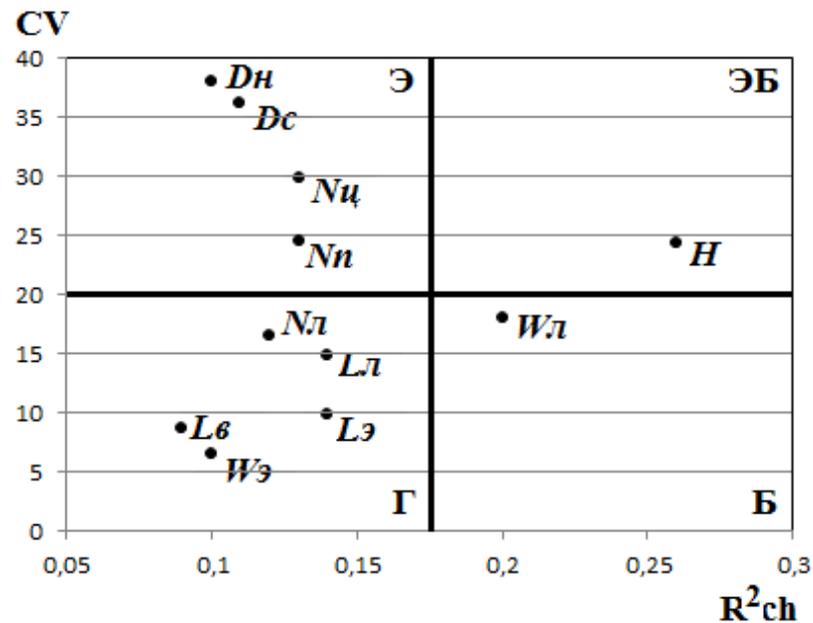


Рис. 12. Структура изменчивости морфологических признаков ЦП *S. caucasicum*.

IVC коррелирует с экологическими факторами в разной степени: очень слабая (IVC - высота н. у. м., Ca), слабая (IVC - осадки, гумус, P_2O_5), средняя (IVC - pH, K_2O), высокая (IVC - температура), очень высокая корреляция (IVC - общая пористость и влажность почвы) (рис. 13).

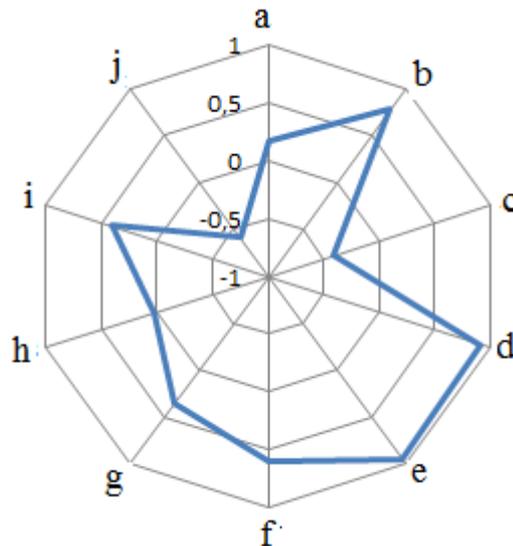


Рис. 13. Сила корреляционной связи IVC с экологическими факторами: а – высота н. у. м., b – температура, с – осадки, d – общая пористость, е – влажность почвы, f – pH, g – гумус, h – Ca, i - P₂O₅, j - K₂O.

Следовательно, основными лимитирующими факторами, ограничивающими ареал *S. caucasicum* на территории КБР, являются плотность, влажность почвы и температура воздуха. При уплотнении и снижении влажности почвы на фоне повышения температуры воздуха отмечается исчерпание адаптивного потенциала *S. caucasicum*, уменьшение размеров вегетативных органов, повышение изменчивости морфометрических параметров (высота побега, количество листьев и цветков, диаметр стеблей).

Для *S. caucasicum* установлена защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия, которая соответствует С (виолент) типу стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии. В оптимальных условиях усиливается выраженность виолентности и повышается координированность развития растений на морфологическом уровне (реализация защитной С-компоненты). При усилении стресса происходит дезинтеграция морфологической структуры растений, корреляции между признаками резко ослабевают и снижаются (R-компонент онтогенетической стратегии) (рис. 14).

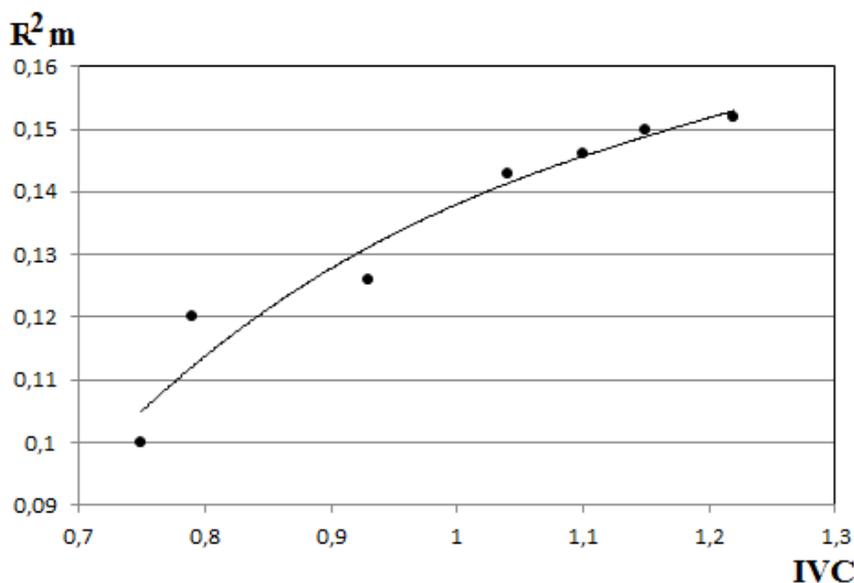


Рис. 14. Зависимость IVC от R^2m в онтогенетической стратегии *S. caucasicum*.

Проявление CR онтогенетической стратегии *S. caucasicum* происходит с преобладанием защитной компоненты. Признаки виолентности *S. caucasicum* проявляются в крупных размерах особей и достаточном высоком доле участия в растительных сообществах. Результаты исследований показывают, что морфологический статус о. кавказского может быть показателем уровня стресса, а сам вид можно использовать в качестве биоиндикатора для оценки качества эдафических условий экотопов.

Базовый онтогенетический спектр ЦП *S. caucasicum* одновершинный правосторонний с максимумом на средневозрастных генеративных особях (рис. 15). В онтогенетических спектрах ЦП 2, 3, 4, 6 ($IVC > 1$) доля прегенеративных особей составляет соответственно 33, 35, 19 и 15%, что свидетельствует об успешном семенном размножении растений окопника. В спектрах ЦП 1, 5 и 7 доля прегенеративных особей снижается до 4-9%, что обусловлено уплотнением и снижением влажности почвы.

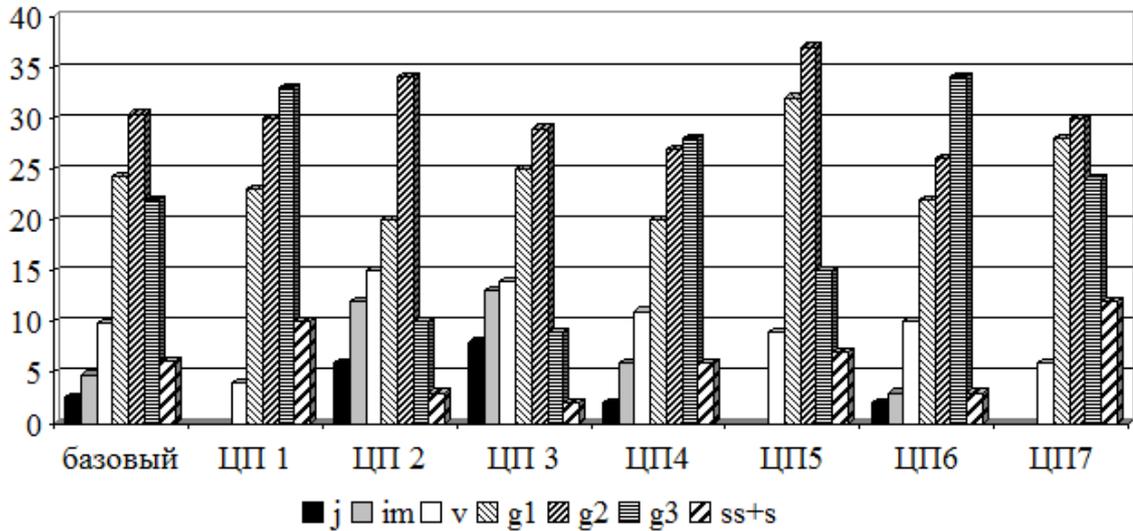


Рис. 15. Онтогенетический спектр ЦП *S. caucasicum*.

Наличие в спектрах исследованных ЦП прегенеративных особей свидетельствует об успешном семенном размножении *S. caucasicum* в границах первичного ареала при условии слабого уплотнения почвы, что отмечено рядом авторов (Медведев, Сметанникова, 1981). В этих условиях активизируется вегетативное возобновление. По данным Ю. М. Фролова (1994) соотношение онтогенетических состояний в спектре *S. caucasicum* зависит от погодных условий в период формирования семян. Так, в условиях интродукции в среднетаёжной подзоне Республики Коми доля растений, перешедших в генеративное состояние из ювенильного, минуя имматурное, составила около 16%. Данный тип биоморф наряду с ювенильными особями в условиях Севера имели пониженную зимостойкость. Почвенно-климатические условия КБР (мягкие зимы и достаточное количество осадков) благоприятны для выживания прегенеративных особей *S. caucasicum*.

Исследованные ЦП о. кавказского относятся к зрелым (ЦП 1, 4-7), переходным (ЦП 2) и зреющим (ЦП 3) типам (табл. 8). В зрелых ЦП индекс восстановления и замещения снижается соответственно до 0,05-0,23 и 0,04-0,23, а в переходных и зреющих - повышается соответственно до 0,52-0,53 и 0,49-0,53. Таким образом, в пессимальных условиях реализуется тактика растения, направленная на выживание за счёт вегетативного размножения, а в

оптимальных – семенного. В благоприятных условиях усиливается С-составляющая стратегии вида.

Таблица 8 – Характеристика возрастного состояния ЦП о. кавказского

ЦП	Iв	Iз	Δ	ω	Тип ЦП
1	0,05	0,04	0,55	0,79	зрелая
2	0,52	0,49	0,35	0,67	переходная
3	0,53	0,53	0,32	0,63	зреющая
4	0,23	0,23	0,46	0,72	зрелая
5	0,11	0,10	0,45	0,80	зрелая
6	0,18	0,18	0,48	0,76	зрелая
7	0,07	0,06	0,52	0,77	зрелая

В градиенте повышения IVC наблюдается повышение индекса восстановления, снижение значений Δ и ω (рис. 16).

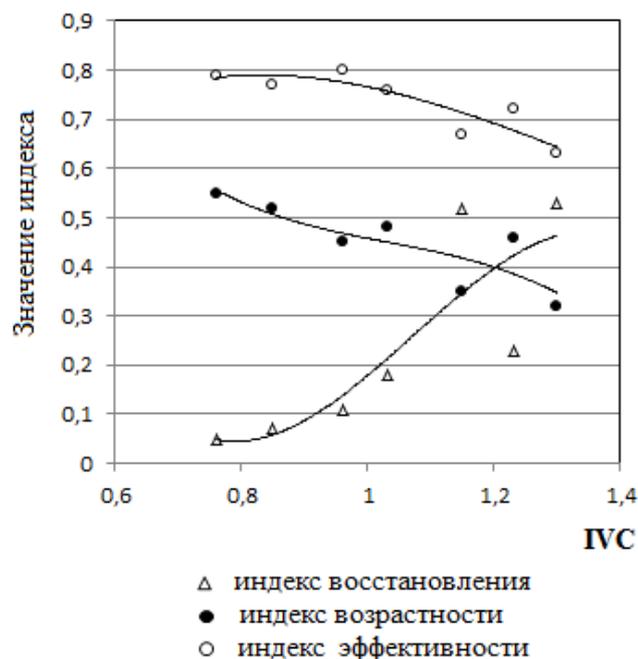


Рис. 16. Изменение показателей возрастной структуры ЦП *S. caucasicum*. в градиенте повышения IVC.

Таким образом, на территории КБР ареал *S. caucasicum* является дизъюнктивным и охватывает нижнегорную и степную зоны с умеренно тёплым климатом. Индекс размерной пластичности равен 1,63. Для о. кавказского

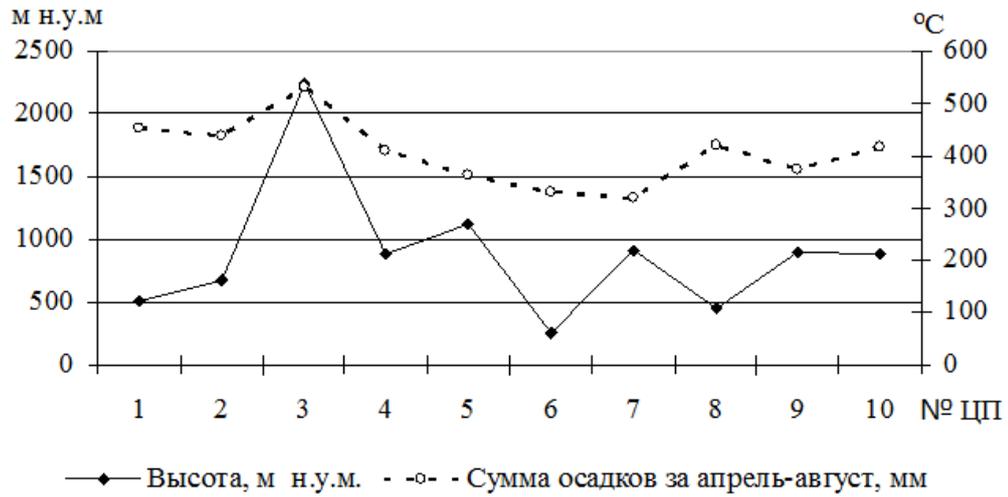
установлена защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия. Лимитирующими факторами для вида являются плотность и влажность почвы. Основные типы ценопопуляций зрелые. Индикаторы состояния ценопопуляций - высота и число побегов, диаметр стебля, количество цветков.

3.3 Состояние ценопопуляций окопника шершавого

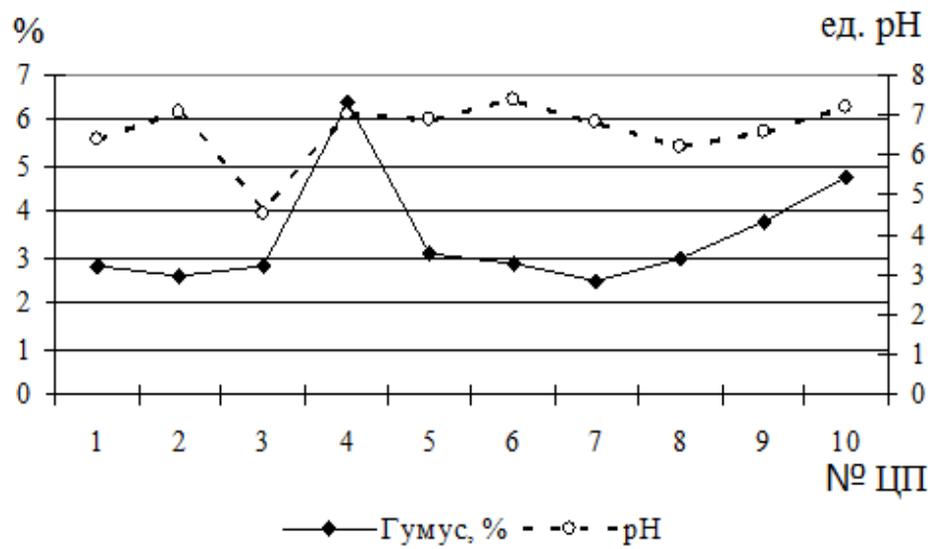
По результатам геоботанических исследований ценопопуляции *S. asperum* отмечены в полурудеральных и рудеральных сообществах предгорной и среднегорной зонах КБР, входящих в Лескено-Лашкутинский, Чегемо-Черeko-Суканский флористические подрайоны и подрайон Юрской депрессии до высоты 2400 м н. у. м. Рассеянно встречается на территории КБГВЗ, и Приэльбрусья на высоте 2600 м над у. м.

Места произрастания *S. asperum* различаются по климатическим условиям: ЦП 1 - влажный умеренный с мягкой зимой, ЦП 2, 4, 8, 10 - влажный умеренный с тёплым летом и прохладной зимой; ЦП 3, 5 – высокогорный с пониженным давлением, повышенной инсоляцией и низким термическим режимом; ЦП 6, 9 - умеренный, с жарким летом и мягкой зимой, ЦП 7 – умеренный с осадками преимущественно весной и летом.

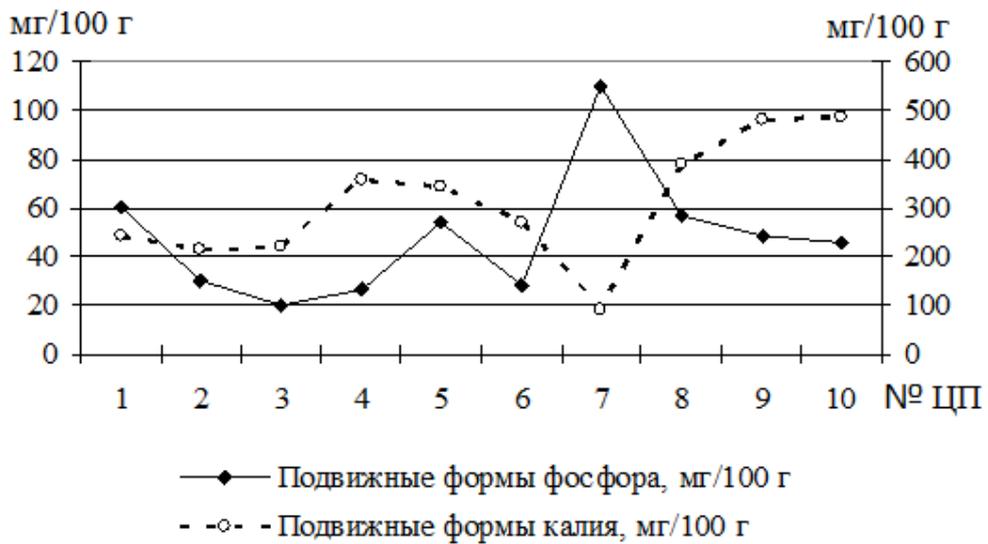
Основными типами почв исследованных экотопов являются выщелоченный чернозём (ЦП 1, 4, 5, 8), серая лесная (ЦП 2), горно-луговая (ЦП 3), луговая чернозёмная карбонатная (ЦП 6, 7), чернозём обыкновенный (ЦП 9, 10). Содержание гумуса варьирует от низкого (ЦП 1, 2, 5-9) до высокого (ЦП 3, 4). В большинстве экотопов почвы нейтральные (исключение - сильнокислая в месте произрастания ЦП 3). Содержание подвижных соединений фосфора варьирует от очень низкого (ЦП 3) до среднего (ЦП 1, 5, 8), калия – от низкого (ЦП 3) до повышенного (ЦП 7) и очень высокого (остальные экотопы) (рис. 17).



а)



б)



в)

Рис. 17. Орографические, климатические (а) и эдафические факторы-условия (б, в) мест произрастания *S. asperum*.

Типичными растительными ассоциациями для о. шершавого являются девясило-окопниково-крапивная, разнотравно-злаковая и бурьянистая пикульниково-крапивная.

Наибольшее проективное покрытие (30%) *S. asperum* отмечено в составе девясило-окопниково-крапивной ассоциации (ЦП 1) с общим проективным покрытием 90%. Площадь ЦП 1 составляет 98,4 м², плотность особей *S. asperum* 3,5 шт./м², а высота растений 1,36–1,90 м.

В разнотравно-злаковой ассоциации (ЦП 2) проективное покрытие *S. asperum* составляет 20% при общем проективном покрытии 70%. Площадь ЦП 2 82,6 м², плотность особей *S. asperum* 2,4 шт./м², а высота растений 1,24–1,56 м.

В нитрофильной бурьянистой пикульниково-крапивной ассоциации (ЦП 3) общее проективное покрытие составляет 60%, а проективное покрытие *S. asperum* 10%. Площадь ЦП 3 63,4 м², плотность *S. asperum* 2,5 шт./м², высота растений 0,93–1,42 м.

ЦП 1 с наиболее благоприятными условиями для роста и развития растений характеризуется максимальным IVC. В ЦП 2 IVC снижается вследствие интенсивной пастбищной нагрузки и неблагоприятными эдафическими и климатическими условиями (низкие температуры и сжатые сроки вегетации, слабо-кислая рН и др.). Высокий индекс размерной пластичности (ISP=1,47) свидетельствует о рудеральности и широкой экологической амплитуде *S. asperum*.

Морфометрические параметры *S. asperum* представлены в таблице 9.

Таблица 9 – Морфометрические параметры растений *S. asperum* (в знаменателе – CV, %)

Показатель	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10	НСР ₀₅
Н	$\frac{153,09 \pm 7,50}{15,49}$	$\frac{135,87 \pm 4,81}{11,21}$	$\frac{102,69 \pm 4,65}{14,33}$	$\frac{132,58 \pm 4,66}{11,08}$	$\frac{135,21 \pm 3,26}{7,62}$	$\frac{105,42 \pm 3,09}{9,26}$	$\frac{106,92 \pm 4,14}{12,26}$	$\frac{131,02 \pm 4,18}{10,08}$	$\frac{115,50 \pm 4,10}{11,23}$	$\frac{137,17 \pm 4,13}{9,52}$	13,48
Нп	$\frac{5,80 \pm 0,36}{19,57}$	$\frac{5,60 \pm 0,43}{24,11}$	$\frac{4,60 \pm 0,27}{18,33}$	$\frac{5,30 \pm 0,30}{17,91}$	$\frac{5,00 \pm 0,45}{8,28}$	$\frac{4,40 \pm 0,31}{21,96}$	$\frac{4,30 \pm 0,33}{24,65}$	$\frac{4,90 \pm 0,38}{24,43}$	$\frac{4,50 \pm 0,34}{24,00}$	$\frac{5,20 \pm 0,36}{21,83}$	1,03
Дн	$\frac{1,78 \pm 0,06}{10,61}$	$\frac{1,73 \pm 0,07}{12,82}$	$\frac{0,90 \pm 0,09}{30,05}$	$\frac{1,65 \pm 0,08}{10,89}$	$\frac{1,62 \pm 0,07}{12,42}$	$\frac{0,94 \pm 0,12}{30,64}$	$\frac{0,91 \pm 0,06}{21,63}$	$\frac{1,68 \pm 0,07}{11,22}$	$\frac{1,29 \pm 0,09}{22,87}$	$\frac{1,51 \pm 0,07}{12,91}$	0,22
Дс	$\frac{1,16 \pm 0,07}{18,35}$	$\frac{1,14 \pm 0,06}{15,86}$	$\frac{0,60 \pm 0,04}{20,13}$	$\frac{1,07 \pm 0,06}{17,37}$	$\frac{1,15 \pm 0,05}{14,95}$	$\frac{0,62 \pm 0,03}{17,66}$	$\frac{0,67 \pm 0,04}{20,01}$	$\frac{1,13 \pm 0,05}{14,98}$	$\frac{0,80 \pm 0,03}{11,93}$	$\frac{1,14 \pm 0,05}{13,19}$	0,14
Нл	$\frac{78,1 \pm 3,22}{13,02}$	$\frac{74,8 \pm 2,77}{11,72}$	$\frac{56,5 \pm 2,08}{11,63}$	$\frac{73,5 \pm 2,49}{10,70}$	$\frac{75,8 \pm 3,52}{14,70}$	$\frac{59,3 \pm 1,81}{9,67}$	$\frac{60,50 \pm 2,34}{12,25}$	$\frac{75,3 \pm 2,81}{11,81}$	$\frac{66,0 \pm 2,96}{14,19}$	$\frac{74,0 \pm 2,59}{11,05}$	7,88
Лл	$\frac{18,66 \pm 0,79}{12,73}$	$\frac{18,56 \pm 0,34}{5,84}$	$\frac{10,43 \pm 0,40}{12,23}$	$\frac{17,78 \pm 0,78}{13,77}$	$\frac{18,27 \pm 0,50}{8,58}$	$\frac{10,46 \pm 0,39}{11,75}$	$\frac{10,72 \pm 0,50}{14,64}$	$\frac{18,69 \pm 0,38}{6,46}$	$\frac{17,52 \pm 0,52}{9,32}$	$\frac{18,58 \pm 0,57}{9,76}$	1,51
Wл	$\frac{6,35 \pm 0,22}{10,75}$	$\frac{6,11 \pm 0,24}{12,66}$	$\frac{3,10 \pm 0,15}{15,06}$	$\frac{6,18 \pm 0,25}{12,52}$	$\frac{6,19 \pm 0,26}{13,40}$	$\frac{3,12 \pm 0,16}{16,27}$	$\frac{3,18 \pm 0,19}{19,19}$	$\frac{6,16 \pm 0,22}{11,34}$	$\frac{4,14 \pm 0,31}{23,91}$	$\frac{6,05 \pm 0,18}{9,21}$	0,66
Нц	$\frac{107,1 \pm 3,13}{9,24}$	$\frac{105,7 \pm 2,53}{7,57}$	$\frac{75,6 \pm 4,09}{17,01}$	$\frac{102,6 \pm 3,45}{10,65}$	$\frac{104,4 \pm 4,18}{12,67}$	$\frac{77,0 \pm 5,17}{21,22}$	$\frac{76,8 \pm 4,93}{20,30}$	$\frac{104,4 \pm 2,98}{9,02}$	$\frac{87,8 \pm 3,89}{14,02}$	$\frac{103,2 \pm 3,31}{10,14}$	11,34
Лв	$\frac{14,87 \pm 0,15}{3,22}$	$\frac{14,56 \pm 0,19}{4,03}$	$\frac{14,38 \pm 0,18}{5,13}$	$\frac{14,71 \pm 0,17}{4,01}$	$\frac{14,66 \pm 0,19}{4,03}$	$\frac{14,40 \pm 0,18}{5,10}$	$\frac{14,42 \pm 0,17}{4,16}$	$\frac{14,73 \pm 0,20}{5,03}$	$\frac{14,55 \pm 0,19}{4,05}$	$\frac{14,57 \pm 0,21}{5,07}$	0,54
Лэ	$\frac{3,81 \pm 0,03}{2,74}$	$\frac{3,80 \pm 0,06}{5,24}$	$\frac{3,26 \pm 0,11}{10,32}$	$\frac{3,59 \pm 0,05}{4,12}$	$\frac{3,64 \pm 0,04}{3,19}$	$\frac{3,32 \pm 0,12}{11,51}$	$\frac{3,30 \pm 0,12}{11,50}$	$\frac{3,74 \pm 0,08}{6,67}$	$\frac{3,61 \pm 0,07}{6,32}$	$\frac{3,73 \pm 0,05}{4,11}$	0,24
Wэ	$\frac{3,52 \pm 0,01}{2,38}$	$\frac{3,52 \pm 0,02}{2,23}$	$\frac{2,91 \pm 0,02}{3,47}$	$\frac{3,43 \pm 0,05}{5,09}$	$\frac{3,47 \pm 0,06}{5,12}$	$\frac{2,93 \pm 0,02}{2,06}$	$\frac{2,95 \pm 0,03}{3,69}$	$\frac{3,45 \pm 0,05}{4,70}$	$\frac{3,36 \pm 0,10}{6,83}$	$\frac{3,46 \pm 0,04}{3,46}$	0,14
IVC	1,16	1,12	0,79	1,08	1,10	0,80	0,85	1,10	0,95	1,09	

Морфометрические параметры растений характеризуются различными уровнями варьирования: от небольшого до среднего – высота стебля, длина и ширина листьев, число цветков, от среднего до большого – число побегов, диаметр у основания стебля; средний - диаметр стебля на середине высоты, число листьев, небольшой – длина венчика, длина и ширина эремов (рис. 18). Большинство морфометрических параметров растений горной и предгорной зон достоверно различаются.

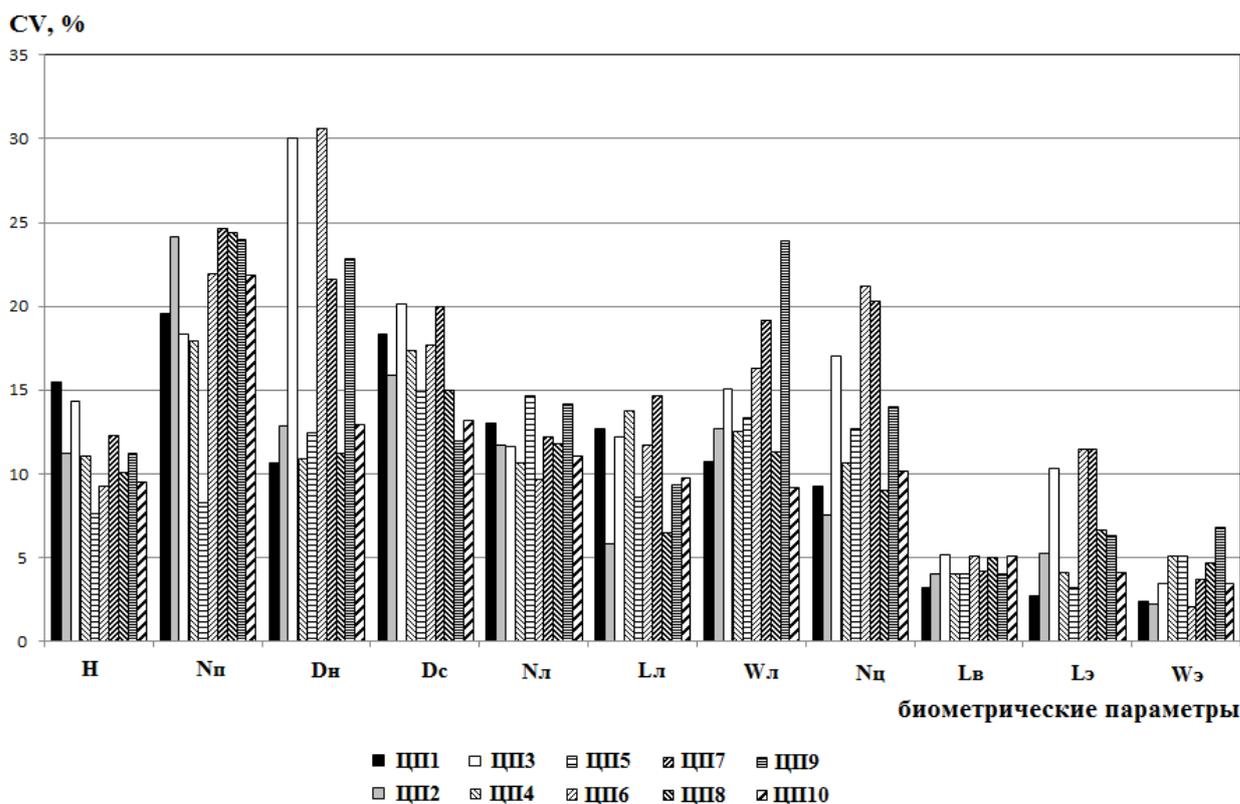


Рис. 18. Уровень морфологической изменчивости ЦП *S. asperum*.

Наибольшее влияние на морфометрические параметры растений оказывают температура воздуха ($r_{cp}=0,42$), pH почвы ($r=0,40$) и содержание подвижного калия ($r_{cp}=0,52$). Остальные экологические факторы слабо влияют на величину морфометрических параметров *S. asperum* (рис. 19).

В группу экологических (Э) индикаторов о. шершавого в исследуемых экотопах отнесены высота и число побегов, количество цветков, диаметр основания побега, длина пластинки листа; к эколого-биологическим (ЭБ) - ширина листовой пластинки и диаметр побега на середине высоты; к биологи-

ческим (Б) – количество листьев и ширина эремов; к генетическим (Г) – высота венчика и длина эремов (рис. 20).

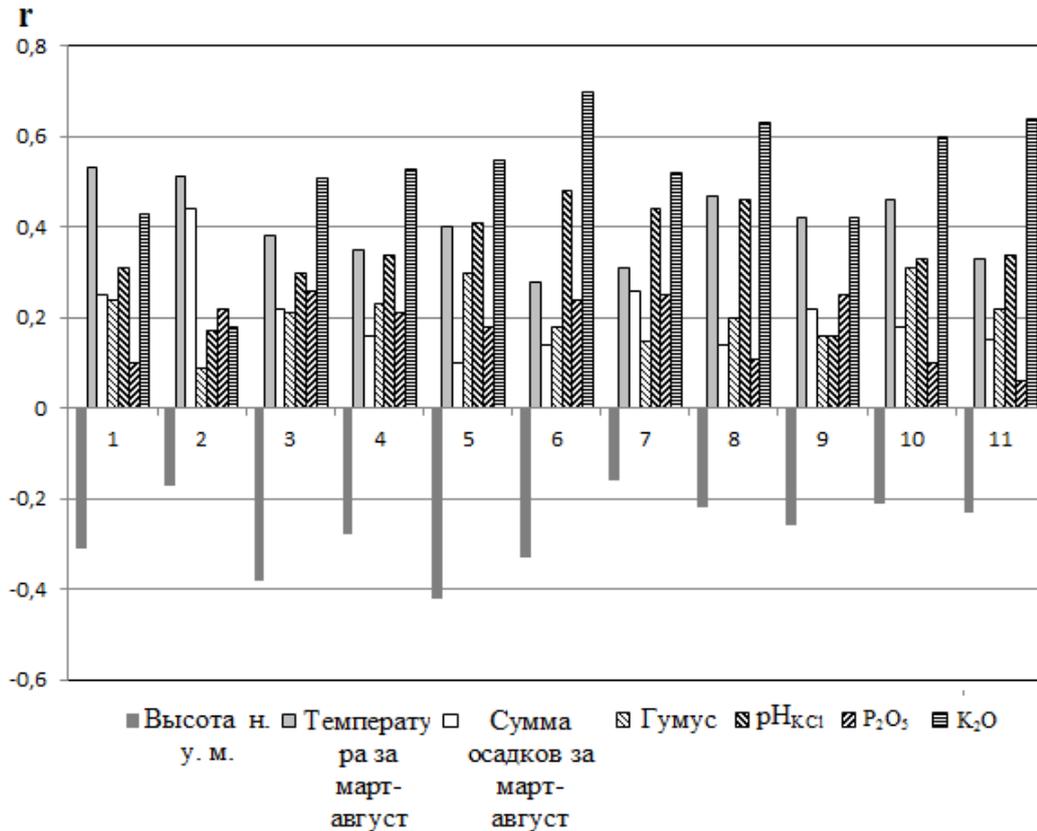


Рис. 19. Связь между экологическими условиями мест произрастания и биометрическими параметрами *S. asperum*: 1 – Н, 2 – Нп, 3 – Дн, 4 – Дс, 5 – Нл, 6 – Лл, 7 – Wл, 8 – Нц, 9 – Лв, 10 – Лэ, 11 – Wэ.

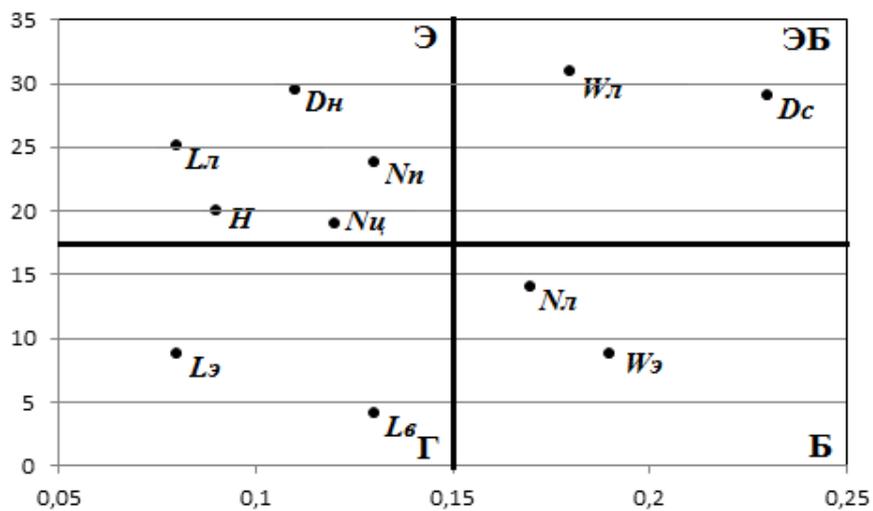


Рис. 20. Структура изменчивости морфологических признаков ЦП *S. asperum*.

Корреляционная связь между IVC ценопопуляций и экологическими факторами варьирует от очень слабой (осадки, содержание подвижного фосфора) до слабой (содержание гумуса) и средней (высота н. у. м, температурный режим, рН, K_2O) (рис. 21).

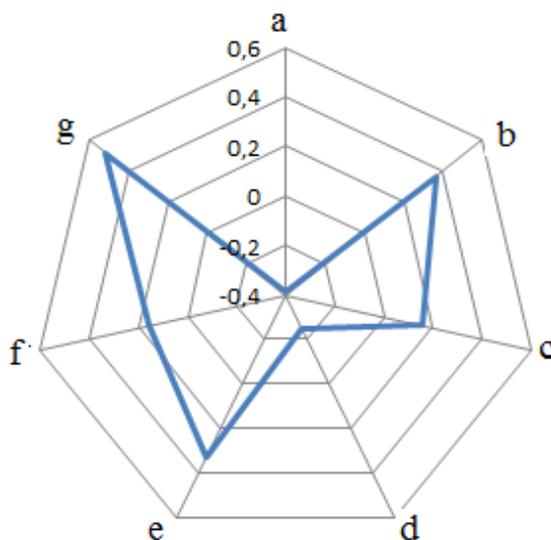


Рис. 21. Сила корреляционной связи (r) IVC *S. asperum* с экологическими факторами: а – высота н. у. м., б – температура, с – осадки, d – гумус, е – рН, f - P_2O_5 , g - K_2O .

Следовательно, основными лимитирующими факторами, ограничивающими ареал *S. asperum* на территории КБР, являются высота н.у.м., температурный режим, рН и содержание подвижного калия в почве.

Проявлением стрессово-защитной онтогенетической стратегии *S. asperum* является снижение морфологической целостности при ухудшении условий роста. При дальнейшем усилении стресса повышение R^2m обусловлено включением защитных механизмов, компенсирующих неблагоприятные эколого-ценотические воздействия (рис. 22).

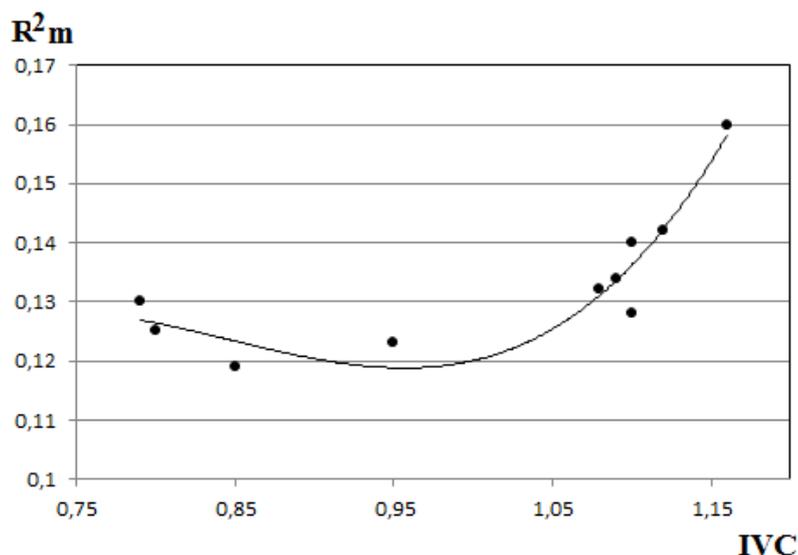


Рис. 22. Тренд онтогенетической стратегии ЦП *S. asperum*.

В эколого-ценотической стратегии *S. asperum* выражена стратегия стресс-толерантности (пациентности), о чем свидетельствует усиление морфологической интеграции органов растений при крайнем ухудшении условий роста. Реакцией на экологический стресс является снижение энергетических расходов на ростовые процессы. SR-составляющая стратегии вида на организменном уровне проявляется в формировании мощной корневой системы, благодаря которой *S. asperum* переносит дефицит влаги, жёстком опушении вегетативных органов. На популяционном уровне S-компонента выражается в наличии нормальных возрастных спектров независимо от степени ценотического или антропогенного стресса. Эксплерентность *S. asperum* проявляется в высокой скорости захвата территорий в нарушенных сообществах (разреженная растительность, низкая межвидовая конкуренция).

Базовый онтогенетический спектр ЦП *S. asperum* одновершинный левосторонний с максимумом на средневозрастных генеративных особях (рис. 23). В онтогенетических спектрах ЦП 1, 2, 4, 5, 8, 10 ($IVC > 1$) доля прегенеративных особей составляет соответственно 42, 36, 30, 25, 32 и 34%, что свидетельствует об успешном семенном размножении растений окопника. В спектрах ЦП 3, 6, 7 и 9 доля прегенеративных особей снижается до 15-20%.

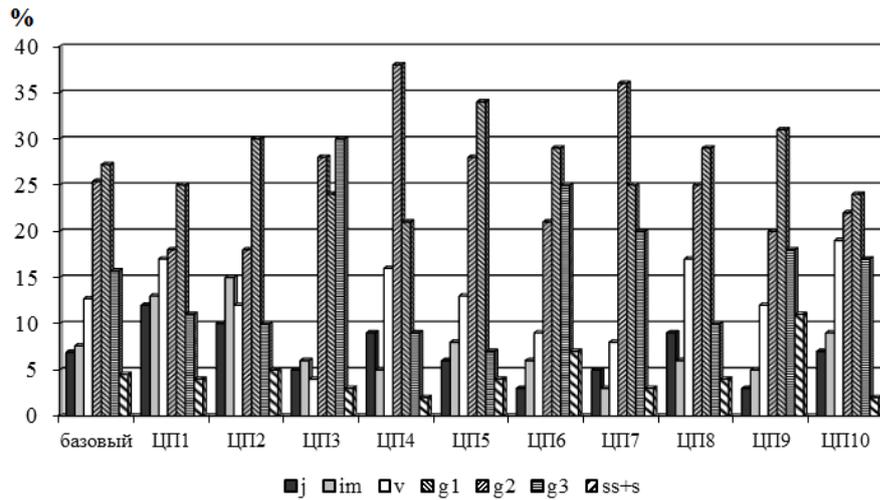


Рис. 23. Онтогенетический спектр ЦП *S. asperum*.

Наличие в спектрах всех исследованных ЦП прегенеративной фракции свидетельствует об успешности семенного размножения в условиях экологического оптимума. Однако в неблагоприятных условиях (ЦП 3, 6, 9) отмечена активизация вегетативного возобновления и формирования рыхлых зарослей за счёт прироста корневищ и образования вегетативных зачатков.

Основными типами ЦП *S. asperum* являются зрелые (ЦП 3, 5-7, 9) и зреющие (ЦП 2, 4, 10) (табл. 10). В зрелых ЦП $I_{в}$ и $I_{з}$ составляют соответственно 0,18-0,39 и 0,18-0,37, а в зреющих - повышаются соответственно до 0,44-0,64 и 0,43-0,59.

Таблица 10 – Характеристика возрастного состояния ЦП *S. asperum*

ЦП	$I_{в}$	$I_{з}$	Δ	ω	Тип ЦП
1	0,78	0,72	0,24	0,59	молодая
2	0,64	0,59	0,34	0,62	зреющая
3	0,18	0,18	0,45	0,74	зрелая
4	0,44	0,43	0,31	0,67	зреющая
5	0,39	0,37	0,36	0,84	зрелая
6	0,24	0,22	0,46	0,72	
7	0,20	0,19	0,41	0,74	
8	0,50	0,47	0,35	0,67	переходная
9	0,29	0,25	0,49	0,71	зрелая
10	0,55	0,54	0,34	0,65	зреющая

Повышение IVC положительно коррелирует с I_v , при этом значения Δ и ω незначительно снижаются (рис. 24).

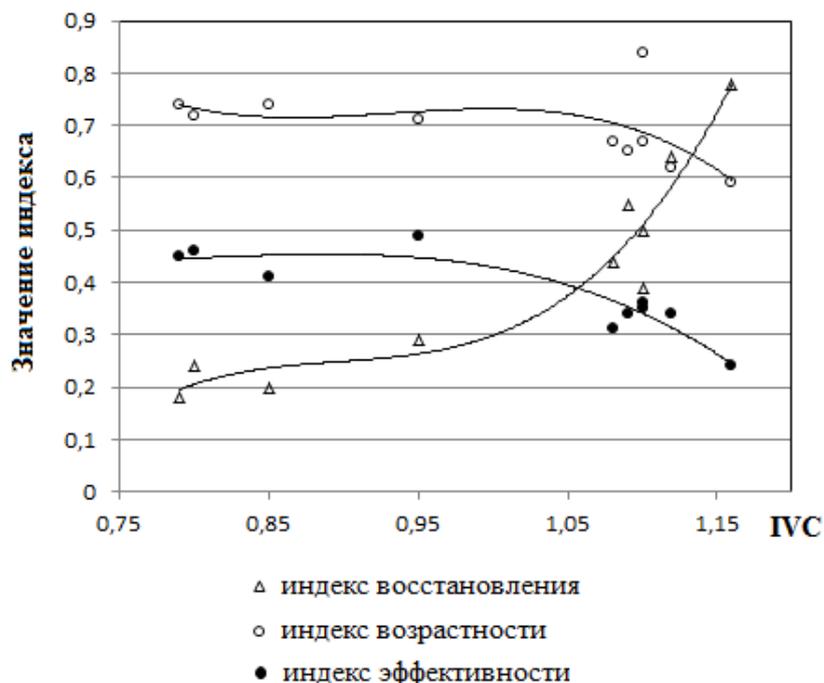


Рис. 24. Показатели возрастной структуры ЦП *S. caucasicum*.
в градиенте повышения IVC.

Таким образом, ареал *S. asperum* охватывает предгорную и горную зоны КБР до высоты 2600 м над у. м. Лимитирующими факторами для *S. asperum* являются высота над уровнем моря, температурный режим, рН почвы, содержание подвижного калия. Вид проявляет рудеральную стратегию, основными признаками которой являются стабильное семенное возобновление, высокое значение ISP. Для *S. asperum* характерна стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. Основные типы ценопопуляций зрелые и зреющие. Индикаторы состояния ценопопуляций - высота и число генеративных побегов, диаметр стебля, количество цветков, ширина листа.

Значительное отличие горных и предгорных экотопов является предпосылкой формирования горных и предгорных экотипов *S. asperum*, существенно различающихся по морфометрическим признакам.

3.4 Состояние ценопопуляций медуницы мягкой

На территории КБР медуница мягкая является типичным представителем травянистой флоры дубовых, дубово-сосновых и буковых лесов. По результатам исследования ценопопуляции *P. mollis* приурочены к лесостепной зоне КБР (пойменные дубравы в нижней части пойм, разнотравные дубняки, буковые леса). В растительных сообществах обилие *P. mollis* невысокое (sp, sol). Средняя плотность особей 1-4 шт./м².

В травяном ярусе разнотравного дубняка (лесостепной пояс КБР) при отсутствии чётких доминантов или с доминированием сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) *P. mollis* входит в состав фитоценозов с разнообразным видовым составом (чистотел большой, купена гладкая, ландыш майский, гравилат городской, колокольчик рапунцеливидный, герани Роберта и лесная, подмаренник цепкий, фиалка душистая, земляника лесная и др.).

В травянистых фитоценозах пойменных дубрав с участием *P. mollis* доминируют злаковые (полевица тонкая, мятлик болотный, овсяница высочайшая), обычны ситник развесистый, осока раздвинутая, мелколепестник однолетний, лапчатка лежачая, незабудка лесная, лютики ядовитый и ползучий, вероники поточная и ключевая, первоцвет крупночашечный, люцерна хмелевидная, зюзник европейский, подмаренник цепкий, мята кавказская, хвоци зимующий и большой, белокопытник белый и др.

Типичными местами произрастания *P. mollis* являются букняк страусниковый и букняк-кисличник. Здесь м. мягкая выступает в роли субдоминанта наряду с ветреницей лютиковидной, хохлатками Маршалла и кавказской, фиалкой душистой и незабудкой лесной.

Экотопы с ЦП *P. mollis* по степени нарушенности были разделены на слабонарушенные (ЦП 1, 2), умеренно нарушенные (ЦП 3, 4) и сильно нарушенные (ЦП 5, 6, 7).

В ненарушенных экотопах плотность ЦП составляет 4,45 шт./м², а площадь - 40-70 м². В умеренно нарушенных экотопах плотность особей снижается до 3,26 шт. / м², а площадь 30-46 м². В сильно нарушенных

экотопах плотность особей составляет 1,75-2,25 шт./м², а площадь – соответственно 35-58 м².

Исследованные экотопы различаются по климатическим условиям: ЦП 1, 4-6 - влажный умеренный (ЦП 1,4-7) и умеренно континентальный (ЦП 6) климат. Почвы мест произрастания м. мягкой характеризуются низким содержанием гумуса, нейтральной (ЦП 1, 4-7) и слабощелочной (ЦП 2, 3) рН. Содержание подвижных форм фосфора среднее (ЦП 2, 3) и очень высокое (ЦП 1, 4-7), обменного калия – высокое. По климатическим условиям (температура и сумма осадков за вегетационный период) близки экотопы ЦП 1, 4-6. Климатические условия экотопа с ЦП 2 характеризуются пониженной температурой и повышенным количеством осадков в течение вегетационного периода. Для экотопа ЦП3 характерно пониженное количество осадков и более высокая средняя температура вегетационного периода. Наиболее сильно подвержены антропогенному влиянию экотопы окр. Сосруко и Аушигера (табл. 11).

Таблица 11 - Характеристика экологических условий мест произрастания *P. mollis*

Номер ценопопуляции	Высота н.у. м., м	Средняя температура за апрель-август, °С	Сумма осадков за апрель-август, мм	Гумус, %	рН _{KCl}	P ₂ O ₅ , мг/кг	K ₂ O, мг/кг	Антропогенная нагрузка
ЦП1	840	+17,2	440	2,8	6,4	60,5	241,2	1
ЦП5	840	+17,2	440	2,8	6,4	60,5	241,2	4
ЦП6	840	+17,2	440	2,8	6,4	60,5	241,2	5
ЦП2	2380	+12,5	540	3,0	7,5	25,0	268,3	1
ЦП3	264	+18,6	380	3,2	7,2	25,5	265,8	3
ЦП4	510	+17,1	450	3,5	6,7	63,8	248,6	3
ЦП7	620	+14,4	397	3,8	6,6	100,2	105,0	5

Морфометрические параметры *P. mollis* представлены в таблице 12.

Таблица 12 – Морфометрические параметры растений *P. mollis* (в числителе – значение параметра, в знаменателе – CV)

Показатель	ЦП1	ПЦ2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	НСР ₀₅
Н, см	$\frac{23,55 \pm 1,43}{15,46}$	$\frac{29,25 \pm 1,80}{14,12}$	$\frac{18,24 \pm 4,81}{13,38}$	$\frac{17,28 \pm 3,59}{14,41}$	$\frac{17,23 \pm 5,52}{15,34}$	$\frac{14,33 \pm 4,31}{11,40}$	$\frac{14,87 \pm 4,15}{12,82}$	2,60
Нп	$\frac{4,12 \pm 0,42}{29,05}$	$\frac{5,13 \pm 0,34}{20,41}$	$\frac{2,65 \pm 0,52}{33,30}$	$\frac{2,56 \pm 0,24}{32,40}$	$\frac{2,02 \pm 0,62}{33,12}$	$\frac{1,43 \pm 0,18}{47,97}$	$\frac{1,56 \pm 0,22}{37,81}$	0,79
Дн, мм	$\frac{5,31 \pm 0,04}{5,44}$	$\frac{6,12 \pm 0,03}{3,46}$	$\frac{5,21 \pm 0,05}{4,16}$	$\frac{5,04 \pm 0,06}{2,76}$	$\frac{4,45 \pm 0,04}{4,38}$	$\frac{4,02 \pm 0,05}{3,56}$	$\frac{4,69 \pm 0,08}{5,72}$	0,18
Дс, мм	$\frac{3,21 \pm 0,06}{7,66}$	$\frac{4,52 \pm 0,05}{6,32}$	$\frac{3,13 \pm 0,07}{6,87}$	$\frac{3,22 \pm 0,04}{6,46}$	$\frac{3,07 \pm 0,05}{5,76}$	$\frac{2,62 \pm 0,02}{16,93}$	$\frac{2,73 \pm 0,03}{10,58}$	0,24
Нл	$\frac{13,41 \pm 0,32}{8,66}$	$\frac{14,81 \pm 0,27}{8,24}$	$\frac{9,97 \pm 0,11}{17,35}$	$\frac{9,40 \pm 0,42}{16,06}$	$\frac{7,31 \pm 0,11}{19,67}$	$\frac{6,14 \pm 0,06}{16,26}$	$\frac{7,11 \pm 0,12}{15,17}$	1,21
Лл, см	$\frac{8,65 \pm 0,36}{8,15}$	$\frac{9,04 \pm 0,24}{5,24}$	$\frac{8,64 \pm 0,33}{5,80}$	$\frac{8,16 \pm 0,32}{6,12}$	$\frac{6,94 \pm 0,40}{4,35}$	$\frac{3,90 \pm 0,21}{8,10}$	$\frac{4,52 \pm 0,38}{6,03}$	0,43
Wл, см	$\frac{3,26 \pm 0,06}{6,32}$	$\frac{3,75 \pm 0,11}{9,07}$	$\frac{3,24 \pm 0,05}{4,91}$	$\frac{3,55 \pm 0,03}{3,07}$	$\frac{3,29 \pm 0,11}{14,71}$	$\frac{2,09 \pm 0,07}{10,30}$	$\frac{3,12 \pm 0,08}{13,45}$	0,35
Нц	$\frac{40,10 \pm 0,89}{7,00}$	$\frac{45,20 \pm 0,08}{5,60}$	$\frac{38,10 \pm 0,75}{6,24}$	$\frac{31,00 \pm 1,23}{9,54}$	$\frac{26,50 \pm 0,82}{9,77}$	$\frac{24,50 \pm 0,70}{9,08}$	$\frac{25,26 \pm 0,73}{9,72}$	2,47
Лв, мм	$\frac{16,34 \pm 0,18}{3,52}$	$\frac{17,32 \pm 0,21}{3,86}$	$\frac{16,28 \pm 0,12}{2,38}$	$\frac{15,65 \pm 0,14}{2,93}$	$\frac{14,35 \pm 0,13}{2,79}$	$\frac{14,37 \pm 0,15}{3,36}$	$\frac{14,86 \pm 0,13}{2,95}$	0,45
IVC	1,14	1,35	1,07	0,98	0,89	0,68	0,73	

Отмечена значительная связь большинства морфометрических признаков с антропогенной нагрузкой ($r=-0,6\dots-0,90$), высотой н.у.м. ($r=0,2\dots0,8$), температурой ($r=-0,3\dots-0,8$), режимом увлажнения ($r=0,2-0,7$), рН ($r=0,5-0,75$), содержанием подвижных форм фосфора ($r=-0,4\dots-0,7$) и калия ($r=0,5-0,7$) (рис. 25).

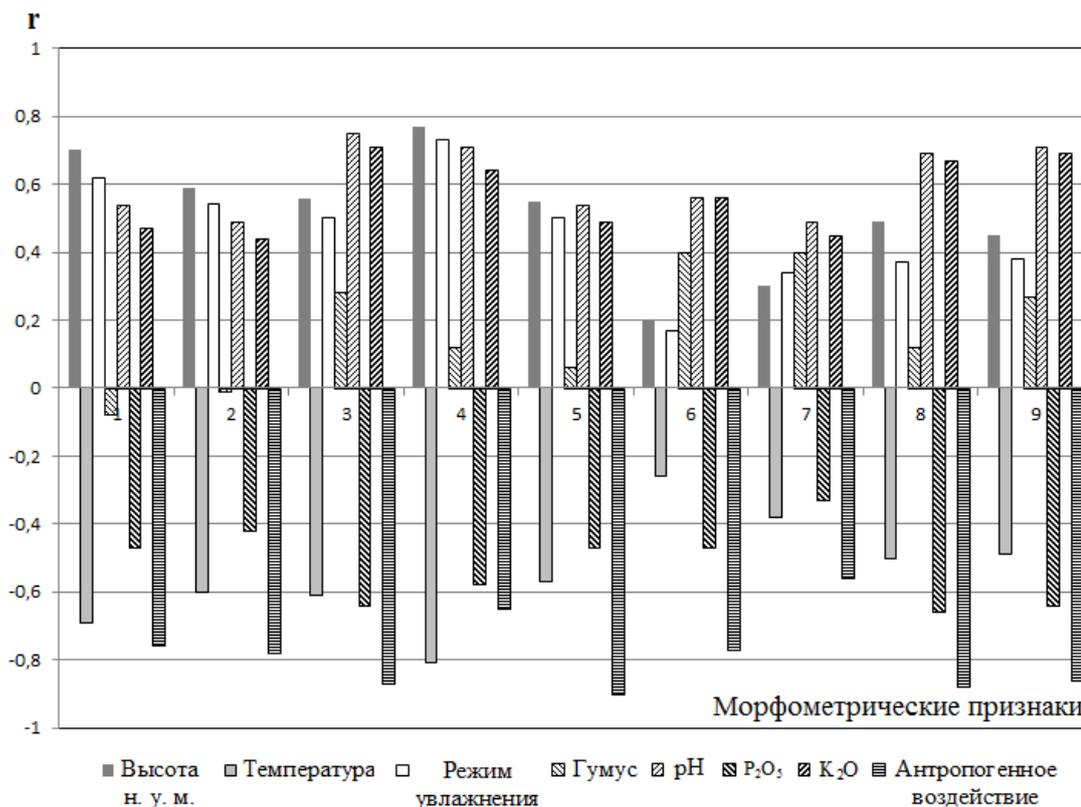


Рис. 25. Сила связи между факторами среды и морфометрическими признаками *P. mollis*: 1 – Н, 2 - N_п, 3 – D_н, 4 – D_с, 5 – N_л, 6 - L_л, 7 - W_л, 8 - N_ц, 10 - L_в.

Морфометрические признаки ЦП *P. mollis* характеризуются различными уровнями варьирования: низкий ($CV < 10\%$) - количество цветков на побеге, длина листа, диаметр стебля (ЦП 1-5), ширина листа (ЦП 1-4), количество листьев (ЦП 1, 2), длина венчика; средний ($CV = 11-20\%$) – высота побегов; высокий ($CV > 20\%$) - количество побегов (рис. 26).

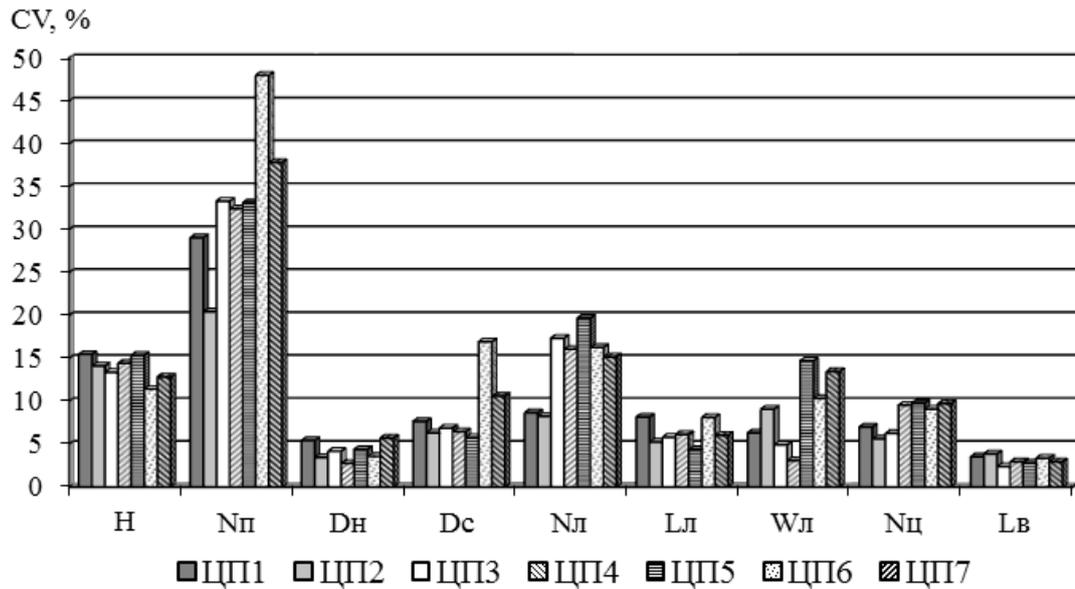


Рис. 26. Межпопуляционная изменчивость морфометрических признаков *P. mollis*.

Значение *IVC P. mollis* в ненарушенных местообитаниях равно 1,35, а в условиях антропогенного воздействия снижается в 2 раза (0,68).

Корреляция *IVC* с содержанием гумуса, калия, рН и антропогенной нагрузкой средняя, с остальными факторами – слабая (рис. 27).

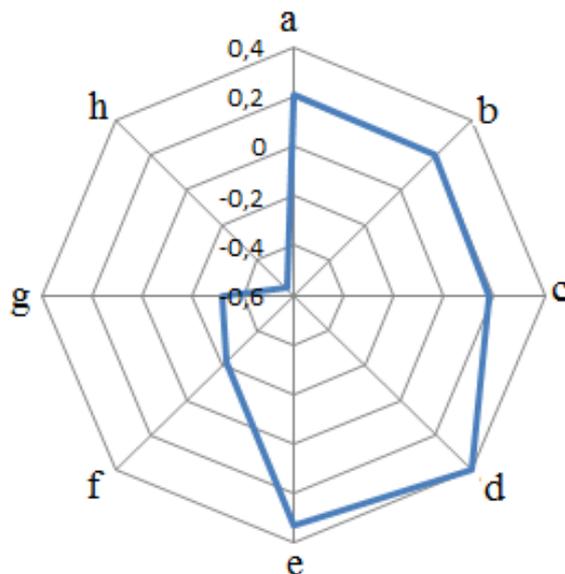


Рис. 27. Сила корреляционной связи (*r*) *IVC P. mollis* высотой н. у. м. (a), температурой (b), осадками (c), содержанием гумуса (d), рН (e), P₂O₅, (f), K₂O (g), антропогенной нагрузкой (h).

Для ЦП *P. mollis*, как типичного пациента, характерен высокий индекс размерной пластичности ($ISP=1,98$). В стрессовых условиях отмечается уменьшение размеров вегетативных органов, повышение уровня варьирования высоты и количества побегов и листьев.

Генотипическими (Г) индикаторами *P. mollis* являются диаметр стебля, длина и ширина листа, длина венчика; экологическими (Э) - высота побега; эколого-биологическими (ЭБ) - количество генеративных побегов; биологическими (Б) - количество цветков и листьев (рис. 28).

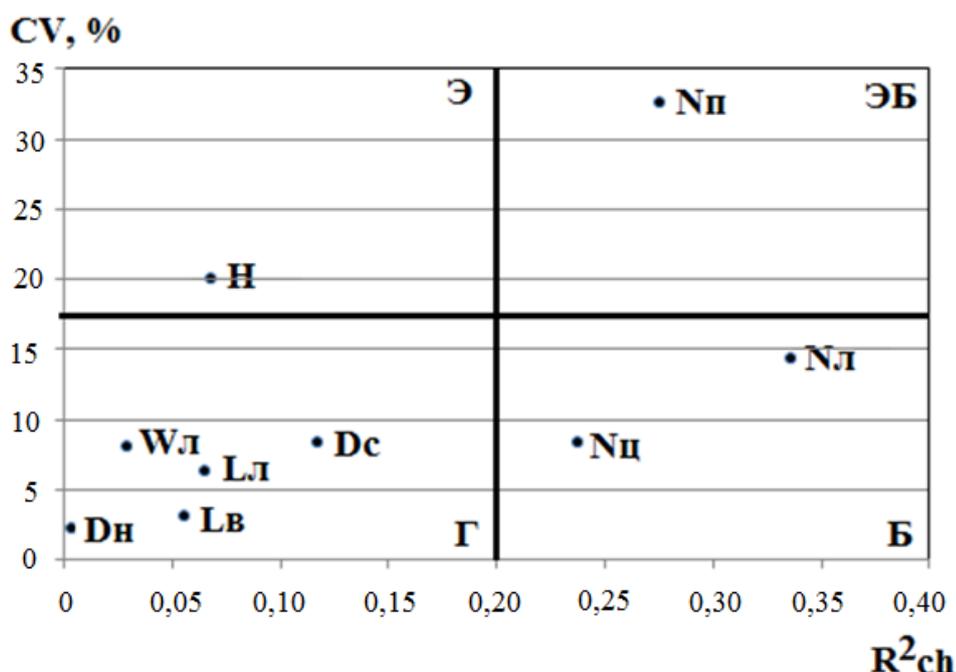


Рис. 28. Структура изменчивости морфологических признаков

ЦП *P. mollis*.

Базовый онтогенетический спектр ЦП *P. mollis* является полночленным центрированным (рис. 29). В слабонарушенных экотопах установлено увеличение удельного веса прегенеративных, субсенильных и сенильных особей, умеренно нарушенных экотопов - молодых и средневозрастных генеративных особей, сильно-нарушенных - средневозрастных и старых генеративных растений.

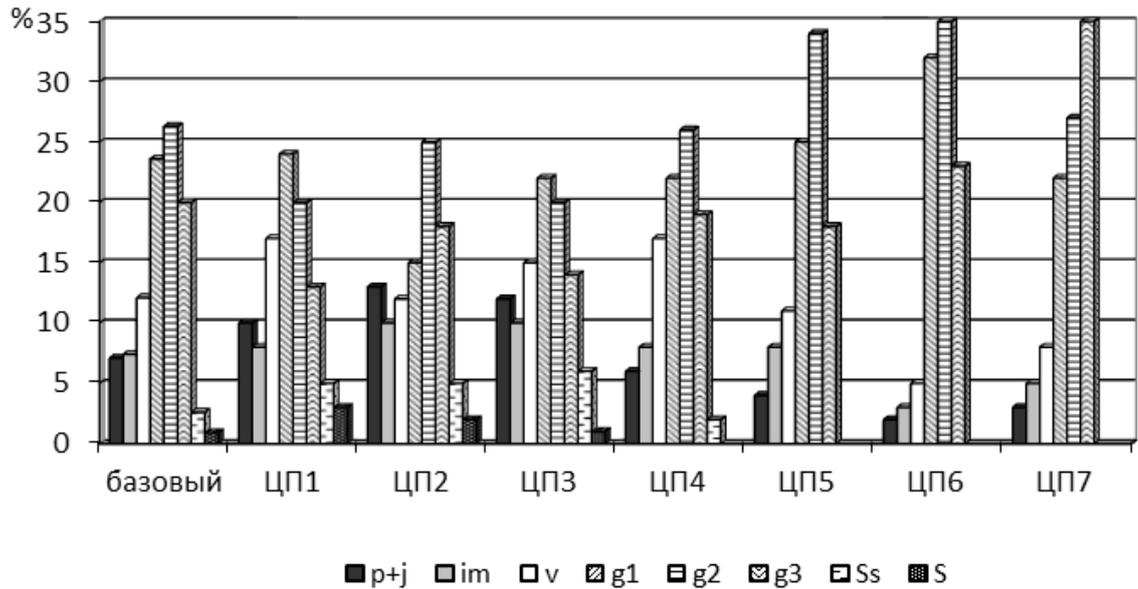


Рис. 29. Онтогенетические спектры ЦП *P. mollis*.

Основными типами ЦП *P. mollis* являются переходные к зрелым. Зрелые ЦП отмечены в сильно нарушенных экотопах (табл. 13).

Таблица 13 – Характеристика и типы ЦП *P. mollis* флоры КБР

	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7
Ив	0,61	0,64	0,66	0,46	0,30	0,11	0,19
Из	0,54	0,55	0,59	0,45	0,30	0,11	0,19
Δ	0,36	0,33	0,35	0,37	0,40	0,44	0,46
ω	0,61	0,60	0,63	0,68	0,71	0,81	0,76
Тип ЦП	Переходная к зрелой				Зрелая		

Увеличение IVC сопровождается снижением Δ и ω, повышением Ив (рис. 30).

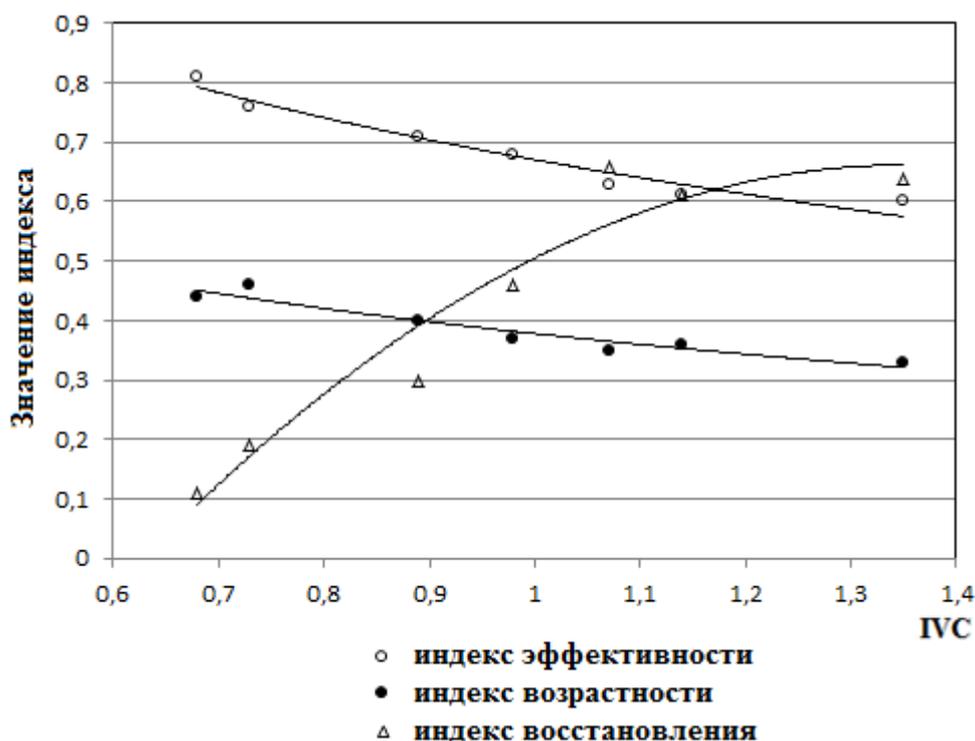


Рис. 30. Показатели возрастной структуры ЦП *P. mollis* в градиенте IVC.

Онтогенетическая адаптация ЦП *P. mollis* к эколого-фитоценотическим параметрам местообитаний выражается в повышении удельного веса генеративной и снижении прегенеративной фракции в условиях повышения фитоценотической конкуренции с дерновинными и корневищными растениями и антропогенной нагрузки (ЦП 5-7). На фоне возрастания индексов возрастности и эффективности возможность семенного размножения снижается.

Для *P. mollis* характерна стрессово-защитная онтогенетическая стратегия: снижение морфологической целостности при ухудшении условий произрастания и понижение R^2m . При усилении стресса значение R^2m повышается за счет включения защитных механизмов, компенсирующих неблагоприятные эколого-ценотические воздействия (рис. 31).

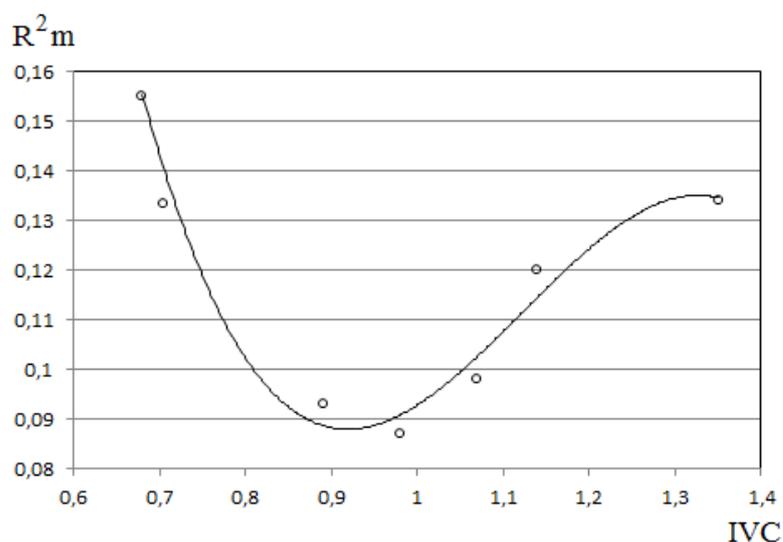


Рис. 31. Тренд онтогенетической стратегии ЦП *P. mollis*.

Усиление морфологической интеграции органов растений *P. mollis*. при крайнем ухудшении условий роста характеризуют растения м. мягкой, как стресс-толерантов.

Для *P. mollis* характерна SR-эколого-фитоценотическая стратегия. Признаками S-стратегии являются смешанный способ размножения, длительный онтогенез и прегенеративный период, формирование прегенеративной фракции (im) в неблагоприятных условиях, миниатюризация размеров, формирование нормальных возрастных спектров. Признаками R-стратегии являются высокая скорость захвата территории в нарушенных сообществах с разреженной растительностью и низкой фитоценотической конкуренцией. В песимальных условиях реализуется тактика растения, направленная на выживание, а в оптимальных — на размножение.

Таким образом, ареал *P. mollis* флоры КБР является очаговым, охватывает три флористических подрайона (Чегемо-Черемо-Суканский, Юрской депрессии, Лескено-Лашкутинский) на высоте от 500 до 1600 м над уровнем моря. Высокий индекс размерной пластичности (1,98) свидетельствует о пациентности вида. Для *P. mollis* характерен стрессово-защитный тип онтогенетической стратегии. Лимитирующими факторами для вида являются эдафические (содержание гумуса, подвижного калия, pH почвенного раствора) и

антропогенная нагрузка. Основные типы ценопопуляций переходные к зрелым и зрелые. Индикаторы состояния ценопопуляций - высота и количество генеративных побегов.

В связи с тем, что ценопопуляции медуницы мягкой встречаются на территории КБР рассеянно или одиночно, места их произрастания часто труднодоступны, особенно на высокогорных участках, жизненная стратегия построена на совместном произрастании с другими видами под пологом лесных древесных растений, интродукция в абсолютном большинстве случаев не проводится, так как представляет серьёзные трудности. В связи с этим целесообразно периодически проводить ревизию и эколого-биологический контроль состояния известных популяций, осуществлять поиск новых местонахождений и, при необходимости, организовывать их охрану путём организации микрозаказников. В местах произрастания *P. mollis* возможен запрет рубки леса главного пользования, проведение основных лесотехнических мероприятий при установлении устойчивого снежного покрова. Ввиду малочисленности вида целесообразно создание лекарственных плантаций *P. mollis*.

Выводы по главе 3

Ареал *E. vulgare* и *S. asperum* на территории КБР охватывает равнинную, предгорную, средне- и высокогорную зоны. Для *S. caucasicum* и *P. mollis* характерно очаговое произрастание в экотопах с определёнными эколого-фитоценоотическими условиями. Высокий индекс размерной пластичности *E. vulgare* (1,89) и *P. mollis* (1,98) свидетельствует об их пациентности (SR-эколого-фитоценоотическая стратегия), широкой экологической амплитуде. Более низкие индексы размерной пластичности *S. asperum* и *S. caucasicum* (соответственно 1,47 и 1,63) свидетельствуют о проявлении в экологической стратегии видов С- и R-компонент. Лимитирующими факторами, ограничивающими распространение видов являются фитоценоотическая конкуренция (*E. vulgare*), высота н. у. м., температурный режим, рН почвы, содержание

подвижного калия (*S. asperum*), плотность, влажность почвы и температура воздуха (*S. caucasicum*), содержание гумуса, подвижного калия, рН почвенного раствора и антропогенная нагрузка (*P. mollis*). Основными типами ЦП *S. asperum*, *S. caucasicum*, *P. mollis* и *E. vulgare* являются зрелые, зреющие и переходные к зрелым. Выявлены индикаторы состояния ЦП, среди которых общими для изучаемых видов являются высота побегов, количество генеративных побегов, диаметр стебля.

Глава 4. Биоресурсный потенциал бурачниковых в биологическом поглощении тяжёлых металлов

Почвы исследованных экотопов (ключевые участки) характеризуются умеренным или слабым загрязнением ТМ. Только в субстрате нижней террасы хвостохранилища отмечено превышение допустимого уровня Cu, Zn, Pb и Mo (валовые формы) в 1,2-47,8 раза, Pb и Mo (подвижные формы) в 4,6-13,8 раза (рис. 32, ПРИЛОЖЕНИЕ 9).

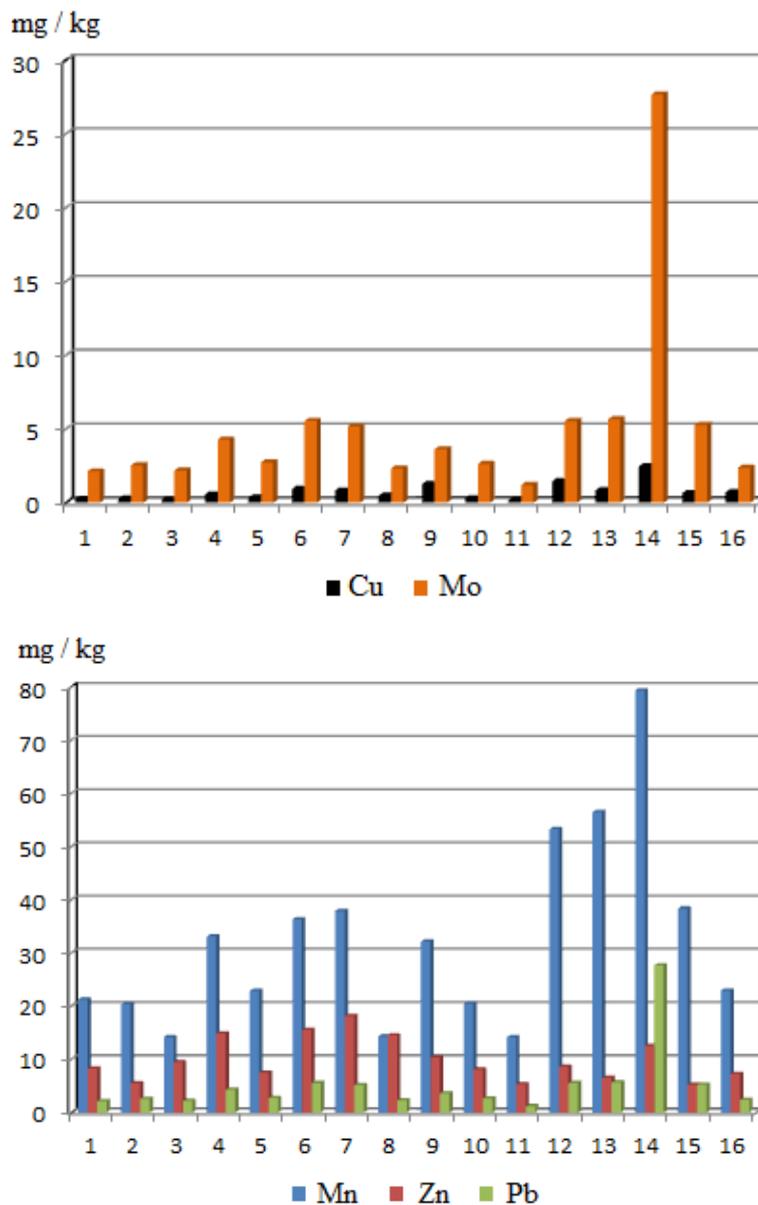


Рис. 32. Содержание подвижных форм меди, молибдена, марганца, цинка и свинца в почве участков (NN 1-16), мг/кг сухого веса.

Биологическое поглощение ТМ характеризуется видоспецифичными особенностями (ПРИЛОЖЕНИЕ 10).

В надземной фитомассе *P. mollis* вариабельность содержания меди, марганца, цинка и свинца высокая, молибдена – очень высокая. В подземной фитомассе отмечена средняя вариабельность содержания меди, высокая - марганца, цинка и свинца, очень высокая – молибдена (табл. 14).

Таблица 14 - Содержание ТМ в надземной (нф) и подземной (пф) фитомассе *P. mollis* в зависимости от места произрастания мг/кг с. в.

№ участка	Cu		Mn		Zn		Pb		Mo	
	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф
1	9,51	7,65	30,15	23,12	39,15	24,83	0,09	0,14	0,19	0,12
2	10,94	8,42	27,76	20,34	28,82	20,15	0,08	0,10	0,25	0,18
3	8,45	6,78	19,95	14,57	45,37	30,61	0,05	0,12	0,20	0,12
4	13,86	10,15	41,32	28,35	62,48	34,22	0,12	0,23	0,52	0,32
$\bar{X} \pm m$	10,69±	8,25±	29,79±	21,59±	43,95±	27,45±	0,08±	0,15±	0,29±	0,18±
	1,17	0,72	4,42	2,87	7,05	3,11	0,01	0,03	0,08	0,05
CV,%	21,98	17,02	29,64	26,59	32,10	22,66	34,12	38,77	53,79	50,81

Аккумуляция растениями медуницы ТМ коррелирует с содержанием их мобильных ($r = 0,79$) и валовых ($r=0,53$) форм в почве.

КБП ранжируется в ряду: Cu > Zn > Mo > Mn > Pb. Медуница активно аккумулирует подвижные формы меди, цинка, марганца и молибдена, о чем свидетельствует КБП > 1. КТ снижается в ряду: Zn > Mo > Mn > Cu > Pb (табл. 15).

В фитомассе медуницы коэффициент аккумуляции снижается в ряду Pb>Cu>Mn>Mo=Zn. Высокое значение КА (>1) по свинцу свидетельствует о защитной роли корней медуницы в отношении данного металла. Элементами сильного накопления надземной и подземной фитомассой медуницы являются цинк и медь, среднего – молибден и марганец, слабого - свинец.

Таблица 15 - Интенсивность биологического поглощения ТМ фитомассой *P. mollis*

Эле- мент	№	КБП	КТ	КА	КБНнф	КБНпф
Cu	1	46,58	1,24	0,79	2,81	2,26
	2	39,07	1,30	0,77	4,24	3,26
	3	38,40	1,25	0,80	2,62	2,10
	4	24,75	1,36	0,73	3,98	2,92
$\bar{X} \pm m$		37,20±4,54	1,29±0,03	0,77±0,01	3,41±0,41	2,63±0,27
Mn	1	1,42	1,30	0,77	0,26	0,20
	2	1,36	1,36	0,73	0,31	0,23
	3	1,41	1,37	0,72	0,19	0,14
	4	1,25	1,46	0,69	0,36	0,25
$\bar{X} \pm m$		1,36±0,04	1,37±0,03	0,73±0,02	0,28±0,04	0,20±0,02
Zn	1	4,74	1,58	0,63	1,76	1,12
	2	5,22	1,43	0,70	1,30	0,91
	3	4,80	1,49	0,67	2,23	1,50
	4	4,20	1,83	0,55	2,59	1,42
$\bar{X} \pm m$		4,74±0,21	1,58±0,09	0,64±0,03	1,97±0,28	1,24±0,14
Pb	1	0,04	0,64	1,55	0,02	0,03
	2	0,03	0,80	1,25	0,02	0,03
	3	0,02	0,42	2,40	0,01	0,02
	4	0,03	0,52	1,92	0,01	0,02
$\bar{X} \pm m$		0,03±0,004	0,59±0,08	1,78±0,25	0,015±0,003	0,025±0,003
Mo	1	2,11	1,58	0,63	0,16	0,10
	2	2,27	1,39	0,72	0,16	0,12
	3	1,67	1,67	0,60	0,13	0,08
	4	2,89	1,62	0,61	0,36	0,22
$\bar{X} \pm m$		2,23±0,25	1,56±0,06	0,64±0,03	0,20±0,05	0,13±0,03

Вариабельность по содержанию меди, марганца и свинца в фитомассе о. кавказского высокая, по цинку - средняя, по молибдену – очень высокая

(табл. 16).

Аккумуляция растениями о. кавказского ТМ тесно коррелирует с содержанием их подвижных ($r = 0,84$) и валовых форм ($r=0,63$) в почве ключевых участков.

Таблица 16 - Содержание ТМ в надземной (нф) и подземной (пф) фитомассе *S. caucasicum* в зависимости от места произрастания, мг/кг с. в.

№ участка	Cu		Mn		Zn		Pb		Mo	
	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф
5	8,18	5,62	36,12	28,48	40,25	27,28	0,42	0,81	0,42	0,38
6	12,64	8,49	54,56	37,25	50,63	30,88	1,02	2,16	0,89	0,76
7	16,75	10,15	58,73	35,19	56,46	39,62	0,88	1,59	1,12	0,95
8	11,31	9,22	24,18	22,42	48,74	26,71	0,53	1,22	0,58	0,47
$\bar{X} \pm m$	12,22±	8,37±	43,40±	30,83±	49,02±	31,12±	0,71±	1,44±	0,75±	0,64±
	1,78	0,98	8,07	3,37	3,35	2,98	0,14	0,29	0,16	0,13
CV,%	29,05	23,36	32,19	21,20	13,67	19,14	40,00	39,67	41,64	40,62

Для о. кавказского биогеохимическая подвижность металлов (КБП) ранжируется в убывающей последовательности: $Cu > Mo > Zn > Mn > Pb$. О. кавказский активно аккумулирует подвижные формы меди, цинка, марганца и молибдена (КБП > 1). Транслокационный коэффициент растений окопника снижается в ряду: $Zn > Cu > Mn > Mo > Pb$ (табл. 17).

Коэффициент аккумуляции ранжируется в ряду: $Pb > Mo > Mn > Cu > Zn$. Высокие значения КА (> 1) по свинцу свидетельствует о защитной роли корней окопника кавказского в отношении данного металла. Элементами сильного накопления надземной и подземной фитомассой о. кавказского являются медь и цинк, среднего – марганец и молибден, слабого - свинец.

Вариабельность по содержанию меди, марганца и молибдена в фитомассе окопника шершавого высокая, по цинку – от низкой до средней, по свинцу – очень высокая.

Отмечены тесная связь между аккумуляцией ТМ в фитомассе и содержанием их подвижных ($r=0,83$) и валовых ($r=0,59$) форм в почве.

Таблица 17 - Интенсивность биологического поглощения ТМ фитомассой *S. caucasicum*

Элемент	№	КБП	КТ	КА	КБНнф	КБНпф
Cu	5	24,05	1,45	0,69	1,33	0,91
	6	13,59	1,49	0,67	2,56	1,72
	7	20,43	1,65	0,61	2,95	1,79
	8	23,56	1,23	0,81	3,48	2,84
$\bar{X} \pm m$		20,41±2,40	1,45±0,09	0,69±0,04	2,58±0,46	1,81±0,40
Mn	5	1,58	1,27	0,79	0,36	0,28
	6	1,50	1,46	0,68	0,47	0,32
	7	1,55	1,67	0,60	0,75	0,45
	8	1,69	1,08	0,93	0,23	0,21
$\bar{X} \pm m$		1,58±0,04	1,37±0,13	0,75±0,07	0,45±0,11	0,31±0,05
Zn	5	5,39	1,47	0,68	1,00	0,68
	6	3,26	1,64	0,61	1,91	1,16
	7	3,12	1,42	0,65	1,52	1,07
	8	3,37	1,82	0,55	2,42	1,32
$\bar{X} \pm m$		3,78±0,54	1,59±0,09	0,62±0,03	1,71±0,30	1,06±0,14
Pb	5	0,15	0,52	1,93	0,07	0,13
	6	0,18	0,47	2,12	0,05	0,11
	7	0,17	0,55	1,81	0,03	0,06
	8	0,23	0,43	2,30	0,13	0,29
$\bar{X} \pm m$		0,18±0,02	0,49±0,03	2,04±0,11	0,07±0,02	0,15±0,05
Mo	5	5,25	1,10	0,90	0,27	0,24
	6	5,56	1,17	0,85	0,61	0,52
	7	5,60	1,18	0,85	0,74	0,63
	8	5,27	1,23	0,81	0,45	0,36
$\bar{X} \pm m$		5,42±0,09	1,17±0,03	0,85±0,02	0,52±0,10	0,44±0,09

Для окопника шершавого КБП ранжируется в ряду: Cu > Zn > Mo > Mn > Pb. О. шершавый активно аккумулирует подвижные формы меди, цинка, марганца, молибдена (КБП > 1). Транслокационный коэффициент растений окопника снижается в ряду: Cu > Mn > Mo > Zn > Pb (табл. 18, 19).

Таблица 18 - Содержание ТМ в надземной (нф) и подземной (пф) фитомассе *S. asperum* в зависимости от места произрастания, мг/кг с. в.

№ участка	Cu		Mn		Zn		Pb		Mo	
	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф
9	16,71	10,02	67,48	52,33	51,38	40,13	1,06	2,12	1,15	0,93
10	10,25	7,31	51,16	33,48	40,67	28,65	0,87	1,15	0,68	0,40
11	8,14	6,23	46,83	35,46	45,19	31,22	0,38	0,92	1,12	0,89
12	18,24	10,67	78,45	56,72	50,42	43,44	1,12	2,37	0,98	0,73
$\bar{X} \pm m$	13,33±	8,56±	60,98±	44,50±	46,91±	35,86±	0,86±	1,64±	0,98±	0,74±
	2,45	1,06	7,33	5,87	2,49	3,53	0,17	0,36	0,11	0,12
CV,%	32,74	24,89	24,02	26,38	10,59	19,66	39,15	43,41	21,88	32,57

Таблица 19 - Интенсивность биологического поглощения ТМ фитомассой *S. asperum*

Элемент	№	КБП	КТ	КА	КБНнф	КБНпф
Cu	9	13,26	1,67	0,60	1,34	0,80
	10	35,34	1,40	0,71	0,70	0,50
	11	42,84	1,31	0,76	0,95	0,73
	12	12,49	1,71	0,58	1,19	0,70
$\bar{X} \pm m$		25,98±7,72	1,52±0,10	0,66±0,04	1,04±0,14	0,68±0,06
Mn	9	2,10	1,29	0,77	0,56	0,43
	10	2,50	1,53	0,65	0,50	0,33
	11	3,32	1,32	0,76	0,61	0,46
	12	1,47	1,38	0,72	0,62	0,45
$\bar{X} \pm m$		2,35±0,39	1,38±0,05	0,72±0,03	0,57±0,03	0,42±0,03
Zn	9	4,97	1,28	0,78	1,96	1,53
	10	5,01	1,42	0,70	0,99	0,70
	11	8,45	1,45	0,69	2,59	1,79
	12	5,86	1,16	0,86	2,31	1,99
$\bar{X} \pm m$		6,07±0,82	1,33±0,07	0,76±0,04	1,96±0,35	1,50±0,28
Pb	9	0,29	0,50	2,00	0,08	0,17
	10	0,33	0,76	1,32	0,18	0,24
	11	0,32	0,41	2,42	0,09	0,21
	12	0,20	0,47	2,12	0,06	0,13
$\bar{X} \pm m$		0,28±0,03	0,53±0,08	1,96±0,23	0,10±0,03	0,19±0,02
Mo	9	6,05	1,24	0,81	0,76	0,61
	10	4,25	1,70	0,59	0,47	0,27
	11	5,60	1,26	0,79	0,72	0,57
	12	5,44	1,32	0,75	0,65	0,49
$\bar{X} \pm m$		5,33±0,38	1,38±0,11	0,73±0,05	0,65±0,06	0,48±0,07

Коэффициент аккумуляции снижается в ряду $Pb > Zn > Mo > Mn > Cu$. Высокое значения КА (>1) по свинцу свидетельствует о защитной роли корней окопника шершавого в отношении данного металла. Элементами сильного накопления надземной и подземной фитомассой о. шершавого являются цинк и медь, среднего – марганец и молибден, слабого - свинец.

В надземной фитомассе *E. vulgare* вариабельность по меди и цинку высокая, по марганцу, свинцу и молибдену-очень высокая. В корнях вариабельность по меди низкая, по марганцу – высокая, по молибдену, свинцу и цинку – очень высокая (табл. 20).

Таблица 20 - Содержание ТМ в надземной (нф) и подземной (пф) фитомассе *E. vulgare* в зависимости от места произрастания, мг/кг с. в.

Участок №	Cu		Mn		Zn		Pb		Mo	
	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф	нф	пф
13	8,50	8,22	43,83	90,53	36,82	13,53	1,52	4,12	0,53	1,46
14	15,72	9,93	74,24	130,62	59,43	32,84	4,35	9,76	3,64	5,61
15	10,53	8,85	38,12	62,46	35,25	11,44	1,62	3,82	1,08	2,67
16	11,12	8,64	24,45	64,71	31,74	12,32	1,28	3,12	0,85	2,15
$\bar{X} \pm m$	11,47±	8,91±	45,16±	87,08±	40,81±	17,53±	2,19±	5,20±	1,52±	2,97±
	1,52	0,36	10,51	15,85	6,30	5,12	0,72	1,53	0,71	0,91
CV,%	26,60	8,17	46,55	36,40	30,85	58,40	65,91	58,85	93,63	61,15

Для синяка биогеохимическая подвижность металлов, оценённая по КБП, ранжируется в ряду: $Cu > Zn > Mo > Mn > Pb$. *E. vulgare* активно аккумулирует подвижные формы Zn, Cu и Mo (КБП > 1) (табл. 21).

Таблица 21 – Интенсивность биологического поглощения ТМ фитомассой *E. vulgare*

Эле- мент	№	КБП	КТ	КА	КБНнф	КБНпф
Cu	13	10,12	1,03	0,97	1,22	1,18
	14	6,34	1,58	0,63	0,24	0,15
	15	16,45	1,19	0,84	1,68	1,41
	16	15,44	1,29	0,78	0,78	0,61
$\bar{X} \pm m$		12,09±2,37	1,27±0,12	0,80±0,07	0,98±0,31	0,84±0,28
Mn	13	0,77	0,48	2,06	0,34	0,69
	14	0,93	0,57	1,76	0,16	0,28
	15	0,99	0,54	1,64	0,48	0,79
	16	1,06	0,38	2,65	0,25	0,66
$\bar{X} \pm m$		0,94±0,06	0,49±0,04	2,03±0,22	0,31±0,07	0,60±0,11
Zn	13	5,66	1,77	0,37	1,55	0,57
	14	4,74	2,10	0,55	0,46	0,25
	15	6,69	3,08	0,32	0,90	0,29
	16	4,37	2,58	0,39	0,83	0,32
$\bar{X} \pm m$		5,36±0,52	2,38±0,26	0,41±0,05	0,93±0,23	0,36±0,07
Pb	13	0,27	0,37	2,71	0,08	0,22
	14	0,16	0,56	2,24	0,10	0,23
	15	0,31	0,42	2,36	0,07	0,16
	16	0,54	0,41	2,44	0,12	0,29
$\bar{X} \pm m$		0,32±0,08	0,44±0,04	2,44±0,10	0,09±0,01	0,22±0,03
Mo	13	4,42	0,36	2,75	0,37	1,01
	14	1,32	0,65	1,54	0,07	0,11
	15	5,68	0,40	2,47	0,71	1,76
	16	5,00	0,39	2,53	0,57	1,44
$\bar{X} \pm m$		4,10±0,96	0,45±0,07	2,32±0,27	0,43±0,14	1,08±0,36

Транслокационный коэффициент ТМ растениями синяка снижается в ряду: Zn > Cu > Mn > Mo > Pb, а коэффициент аккумуляции - Pb > Mo > Mn > Cu > Zn. Высокие значения КА свидетельствуют о защитной роли корней синяка в отношении свинца и молибдена. Аккумуляция растениями синяка ТМ тесно коррелирует с содержанием подвижных форм металлов в почве ($r = 0,89$).

Элементами сильного накопления надземной и подземной фитомассой синяка являются медь, цинк, молибден и марганец, а к группе элементов слабого (корни) и очень слабого (побеги) захвата - свинец.

На загрязненном ТМ участке (участок №14) отмечено возрастание био-

логического поглощения свинца, который накапливается в корнях и слабо перемещается в другие органы (Минкина, 2011). Связь между валовым содержанием эссенциальных элементов в почве и в растениях синяка средняя ($r=0,62$).

Общими для изученных видов в условиях слабого загрязнения почв являются высокая зависимость накопления растениями ТМ от содержания их подвижных форм в почве, активное поглощение ($КБП>1$) подвижных меди, цинка, марганца и молибдена, ранжирование КБП в ряду $Cu>Zn>Mo>Mn>Pb$, сильное накопление меди и цинка, среднее – марганца и молибдена, слабое – свинца, большее накопление ТМ в надземной фитомассе по сравнению с подземной.

Выявлена видовая специфичность аккумулирующих способностей по отношению к изученным ТМ (рис. 33). КБП меди снижается в ряду: *P. mollis*>*S. asperum* > *S. caucasicum*> *E. vulgare*; КБП марганца - *S. asperum*> *S. caucasicum*> *P. mollis*> *E. vulgare*; КБП цинка - *S. asperum*> *E. vulgare*> *P. mollis*> *S. caucasicum*; КБП свинца – *S. asperum*> *E. vulgare*> *S. caucasicum*> *P. mollis*; КБП молибдена - *S. caucasicum*> *S. asperum*> *E. vulgare*> *P. mollis* > *P. mollis*. КТ меди и марганца ранжируются в порядке убывания *S. asperum*> *S. caucasicum*> *P. mollis*> *E. vulgare*; КТ цинка - *E. vulgare*> *S. caucasicum*> *P. mollis*> *S. asperum*; КТ свинца и молибдена - *P. mollis*> *S. asperum*> *S. caucasicum*> *E. vulgare*. КА меди снижается в ряду *E. vulgare*> *P. mollis*> *S. caucasicum*> *S. asperum*; КА марганца - *E. vulgare*> *S. caucasicum*> *P. mollis*> *S. asperum*, КА цинка - *S. asperum*> *P. mollis*> *S. caucasicum*> *E. vulgare*, КА свинца и молибдена - *E. vulgare*> *S. caucasicum*> *S. asperum*> *P. mollis*.

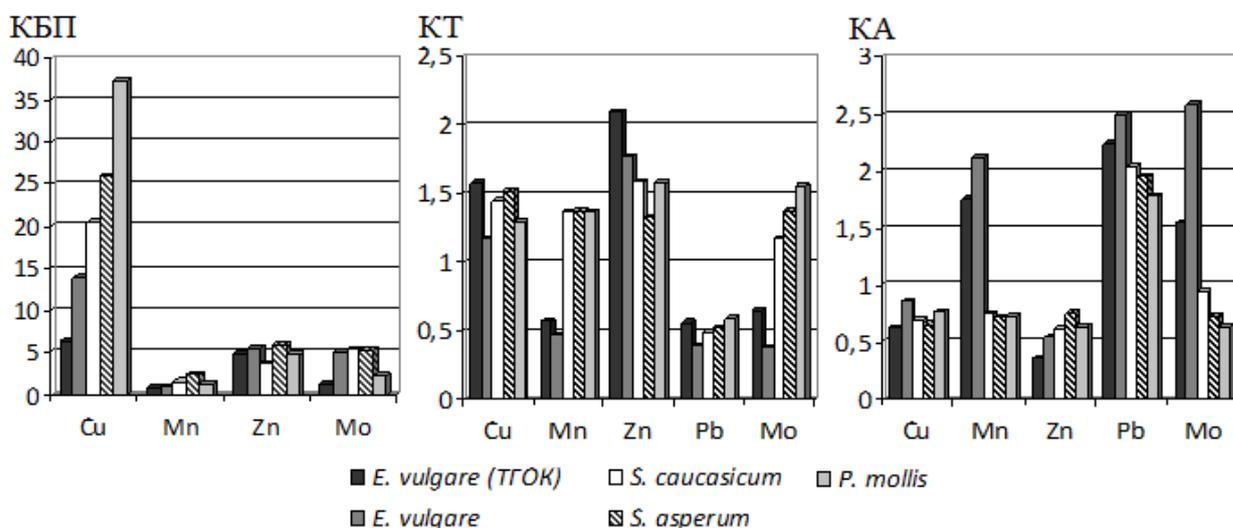


Рис. 33. Показатели биологического поглощения в условиях нетоксичных и токсичных (ТГОК) концентраций ТМ в почве.

В условиях повышенного загрязнения почвы ТМ (ТГОК) по сравнению с другими участками отмечено снижение КБП Cu в 2,21, Zn – в 1,20, Pb – в 2,31, Mo - в 3,81 раза; КА Mn - в 1,20, Zn - в 1,53, Pb - в 1,12, Mo в 1,67 раза; повышение КТ Cu - в 1,35, Mn - в 1,21, Zn – в 1,19, Pb – в 1,4 и Mo в 1,71 раза. Высокие значения КБП (КБП>1), КТ и отсутствие признаков угнетения растений свидетельствуют о значительном потенциале *E. vulgare* в фиторемедиации почв, загрязнённых Cu, Zn и Mo.

В условиях слабого загрязнения почв КБНнф Cu убывает в ряду *P. mollis* > *S. caucasicum* > *E. vulgare* > *S. asperum*; Mn - *S. asperum* > *S. caucasicum* > *E. vulgare* > *P. mollis*; Zn - *P. mollis* > *S. asperum* > *S. caucasicum* > *E. vulgare*; Pb и Mo - *S. asperum* > *E. vulgare* > *S. caucasicum* > *P. mollis*. В подземной фитомассе КБНпф Cu убывает в ряду *P. mollis* > *S. caucasicum* > *E. vulgare* > *S. asperum*; Mn - *E. vulgare* > *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis*; Zn - *S. asperum* > *P. mollis* > *S. caucasicum* > *E. vulgare*; Pb и Mo - *E. vulgare* > *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis*. В условиях повышенного загрязнения почвы ТМ (ТГОК) по сравнению с фоновыми местами произрастания *E. vulgare* отмечено снижение КБНнф Cu, Mn, Zn, Mo соответственно в 5,12; 2,25; 2,18 и 7,86 раз, а КБНпф – соответственно в 7,80; 2,54; 1,56; 10,00 раз (рис. 34). Это сви-

детельствует о наличии защитных механизмов, регулирующих поступление ТМ в листья и стебли, способствующих детоксикации и защите надземных органов от избытка тяжёлых металлов.

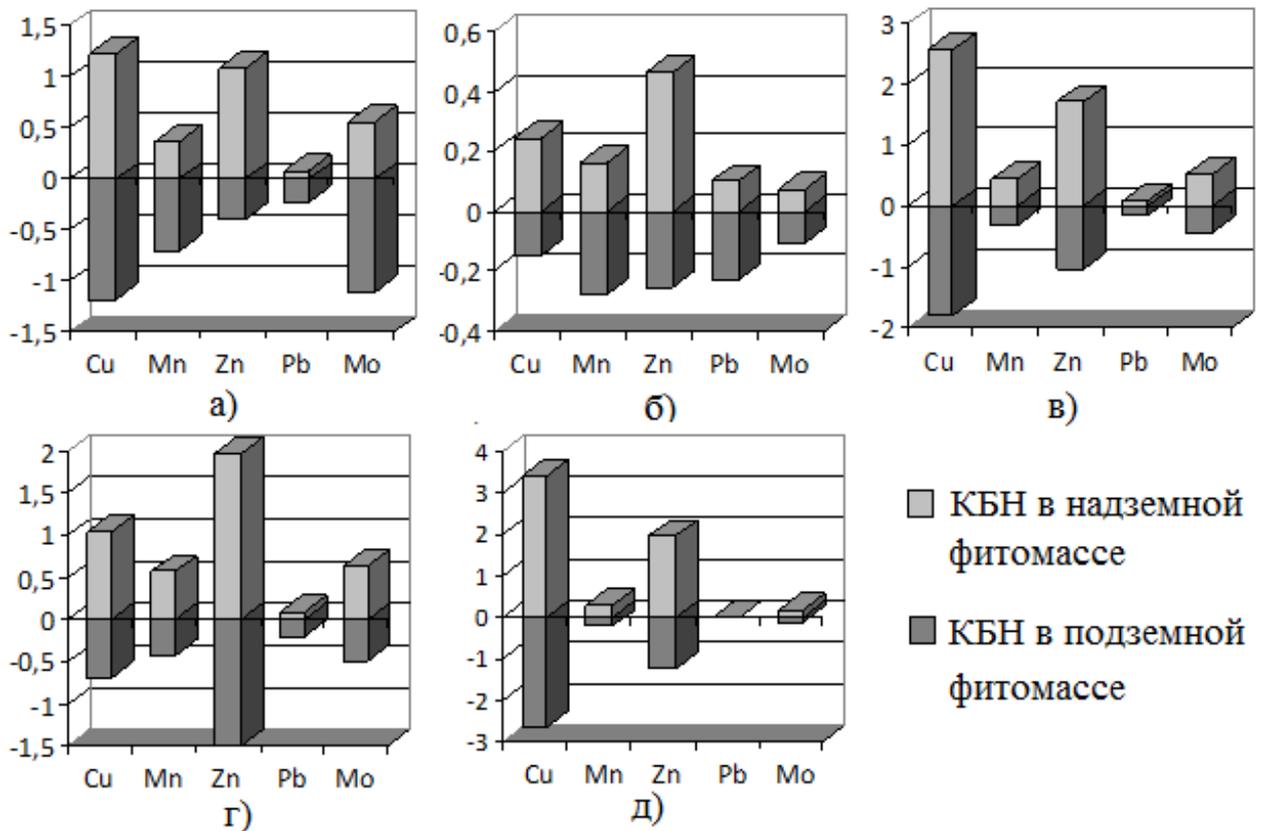


Рис. 34. КБН ТМ в надземной и подземной частях *E. vulgare* (а), *E. vulgare* ТГОК (б), *S. caucasicum* (в), *S. asperum* (г), *P. mollis* (д).

Выводы по главе 4

Для видов сем. Boraginaceae выявлена умеренная вариабельность аккумуляции фитомассой свинца и слабая - биогенных элементов. Изученные виды активно аккумулируют подвижные формы меди, цинка, марганца и молибдена. В условиях слабого загрязнения почв для изученных видов отмечена высокая зависимость накопления растениями ТМ от содержания подвижных и валовых форм. Установлено ранжирование коэффициента биологического поглощения в ряду медь > цинк > молибден > марганец > свинец.

В условиях экстремально загрязненных почв ТМ (ТГОК) по сравнению с фоновыми местами произрастания *E. vulgare* отмечено снижение КБП, КА

и КБН. Это свидетельствует о наличии защитных механизмов, регулирующих поступление ТМ в листья и стебли, способствующих детоксикации и защите надземных органов от избытка ТМ. Высокие значения КБП (КБП>1), КТ и отсутствие признаков угнетения растений свидетельствуют о значительном потенциале *E. vulgare* в фиторемедиации почв, загрязнённых Cu, Zn и Mo.

Глава 5. Особенности морфологической и биохимической адаптации видов *Boraginaceae*

5.1 Адаптивные особенности эпидермы листьев

По результатам световой микроскопии выявлены анатомо-морфологические особенности листьев изучаемых видов.

На абаксиальной и адаксиальной поверхности листьев м. мягкой основные эпидермальные клетки соответственно слабоизвилистые и округлые. Аномоцитные устьица формируются на абаксиальной поверхности. Кроющие и железистые трихомы отмечены на обеих поверхностях листа. Одноклеточные кроющие трихомы представлены колпачковидными, остроконечными, серповидно изогнутыми и длинными остроконечными волосками, а многоклеточные сформированы из 3–4-клеток шнуровидной тупоконечной формы. Длина одноклеточных волосков варьирует от 45 до 82 мкм, а многоклеточных – от 260 до 314 мкм. Железистые трихомы на ранней стадии развития имеют 1-2-х-клеточную ножку и одноклеточную головку, затем формируется многоклеточная ножка и шаровидная 1-2-х-клеточная головка. Плотность железистых трихом на абаксиальной поверхности листовой пластинки выше, чем на адаксиальной. соотношение числа волосков адаксиальной поверхности листа к аналогичному показателю абаксиальной поверхности $1,0 : 2,4$ (в условиях стресса $1 : 1,9$); клетки эпидермиса края листа расположены в три-четыре ряда, имеют вытянутую форму, утолщённые стенки и выраженный слой кутикулы; по краю листа расположены агранулярные и железистые трихомы различной длины; друзы оксалата кальция расположены в неспециализированных клетках мезофилла по краям листа и в межжилковых пространствах (ПРИЛОЖЕНИЕ 11). По результатам гистохимического окрашивания в тканях листьев м. мягкой выявлены дубильные вещества и антраценпроизводные, которые локализованы в основании и розетках простых волосков, в цитоплазме эпидермальных клеток проводящих пучков. Эфирное масло обнаружено в головках железистых трихом и в содержимом

ряда простых волосков, а жиры – в клетках эпидермы и в жилках листа. Слизь локализована в проводящих пучках листьев. Сахара обнаружены в мезенхиме листа, причём качественная реакция на углеводы с запаздыванием окрашивания на 15-20 минут свидетельствует об отсутствии в листьях моносахаридов и наличии сахаров иной природы.

Обе поверхности листьев *S. asperum* и *S. caucasicum* покрыты однослойным эпидермисом. На адаксиальной поверхности основные эпидермальные клетки многоугольной формы, а на абаксиальной сильно извилистые. Устьица аномоцитные, реже анизоцитные. Трихомы формируются на обеих поверхностях листа. Выявлено несколько видов кроющих трихом: одноклеточные крючковидные, простые одноклеточные и двухклеточные. Железистые трихомы головчатые на одно- или многоклеточной ножке. Опушение абаксиальной поверхности и края листовой пластинки представлено простыми 1-2-х-клеточными волосками с расширенным основанием (ПРИЛОЖЕНИЕ 12). Мезофитными признаками листьев окопника являются: густая сеть жилок; тонкостенные клетки эпидермы, покрытые тонкой кутикулой; выступающие устьица; обширные межклетники, создающие общую большую испаряющую поверхность. Вместе с тем, такие признаки листьев, как обильное двухстороннее опушение, густая сеть жилок, высокая интенсивность транспирации, характерны для гемиксерофитов. В листьях о. шершавого и кавказского выявлена локализация полисахаридной слизи (в эпидермальных клетках оснований и содержимого волосков обеих поверхностей листа). В состав слизи входят полисахариды с высокой молекулярной массой (галактоза, рамноза, глюкоза, арабиноза, ксилоза), терпеноиды, алкалоиды (Рощина В.В., Рощина В.Д., 2012). Аналогичная особенность выделительной системы характерна для близкородственного вида *S. officinale*, у которого в составе полисахаридной слизи обнаружены алкалоиды симфитин и эхимидин (Couet et al., 1996). Дубильные вещества локализованы в области клеток оснований волосков, в цитоплазме проводящих пучков. В клетках мезофилла, вокруг жилок, по краю листа выявлены неспециализированные клетки с друзами и

кристаллическим песком оксалата кальция.

На адаксиальной поверхности листовой пластинки *E. vulgare* основные эпидермальные клетки овально-прямоугольной и округло-многоугольной формы, на абаксиальной – сильно извилистые. Устьица аномоцитные, расположены с обеих сторон листа, но их плотность несколько выше на абаксиальной поверхности. Кроющие трихомы жёсткие одноклеточные конусовидной формы длиной 12-18 мкм, покрывают обе поверхности листа. Нитевидные волоски длиной 67-112 мкм покрывают многоклеточные выросты эпидермы. Количество трихом абаксиальной поверхности в 1,5-1,8 раза выше, чем адаксиальной. Железистые головчатые трихомы отмечены по краю листовой пластинки (Тамахина, Ахкубекова, 2017) (ПРИЛОЖЕНИЕ 13). В эпидермальных клетках листьев с. обыкновенного обнаружены мелко-капельные скопления липофильных веществ (в их составе идентифицированы эфирные масла), таннины, глобулы каучука, алкалоиды, неспециализированные кристаллоносные клетки с друзами и песком оксалата кальция. В основании волосков обнаружены цистолиты (карбонат или силикат кальция) (Тамахина, Ахкубекова, 2018).

Результаты качественной реакции на продукты вторичного метаболизма (табл. 22) свидетельствуют о биохимической адаптации видов бумажниковых к стресс-факторам.

Таблица 22 - Качественный анализ продуктов вторичного метаболизма в листьях видов *Boraginaceae*

Вторичные метаболиты	<i>P. mollis</i>	<i>E. vulgare</i>	<i>S. caucasicum</i>	<i>S. asperum</i>
Дубильные вещества	+	++	+	++
Эфирные масла	+	±	+	+
Алкалоиды	±	+	++	++
Антраценпроизводные	+	++	+	++
Слизи	++	+	+	+
Флавоноиды	+	+	±	+

Идентифицированные вторичные метаболиты играют важную роль в

адаптации бурачниковых к стресс-факторам окружающей среды: за счет испарения эфирных масел снижается теплопоглощение мезофиллом листа, каучук предотвращает проникновение фитопатогенов, оксалат кальция защищает от поедания, танины обладают бактерицидными, фунгицидными, антиоксидантными свойствами, слизь играет важную роль в защите растений от высыхания, повреждения листьев паразитами, а также в повышении морозоустойчивости, флавоноиды защищают растения от избыточной радиации и благодаря широкому спектру действия повышают толерантность к неблагоприятным условиям среды (Рощина В.В., Рощина В.Д., 2012).

В условиях стресса наблюдается редукция листовой пластинки (табл. 23).

Таблица 23 – Параметры листьев в зависимости от условий экотопа

Вид	Длина листьев, см		Ширина листьев, см	
	оптимум	стресс	оптимум	стресс
<i>P. mollis</i>	9,05±0,26	3,88±0,19	3,77±0,13	2,10±0,08
<i>S. asperum</i>	18,66±0,79	10,43±0,40	6,35±0,22	3,10±0,15
<i>S. caucasicum</i>	14,89±0,33	10,56±0,42	4,89±0,16	3,44±0,23
<i>E. vulgare</i>	4,86±0,25	2,87±0,33	1,31±0,17	0,71±0,14

Размах вариации длины листа *P. mollis*, *S. asperum*, *S. caucasicum*, *E. vulgare* составляет соответственно 5,2; 8,2; 4,2 и 2,0 см, а ширины – соответственно 1,7; 3,2; 1,4 и 0,6 см. Более детальный морфометрический анализ выявил изменение количества основных эпидермальных клеток, устьиц и трихом, длины кроющих волосков в условиях стресса (табл. 24).

Таблица 24 – Морфометрические показатели эпидермиса листьев видов бурачниковых в зависимости от условий мест произрастания растений

Параметр	Экологический оптимум								Экологический стресс							
	Адаксиальная поверхность				Абаксиальная поверхность				Адаксиальная поверхность				Абаксиальная поверхность			
	<i>P. mol-lis</i>	<i>S. as-perum</i>	<i>S. cau-casicum</i>	<i>E. vul-gare</i>	<i>P. mol-lis</i>	<i>S. as-perum</i>	<i>S. cau-casicum</i>	<i>E. vul-gare</i>	<i>P. mol-lis</i>	<i>S. as-perum</i>	<i>S. cau-casicum</i>	<i>E. vul-gare</i>	<i>P. mol-lis</i>	<i>S. as-perum</i>	<i>S. cau-casicum</i>	<i>E. vul-gare</i>
Число основных клеток эпидермиса, шт./мм ²	621,81± 36,72	480,42± 28,61	453,72± 14,28	773,65± 20,44	780,43± 28,48	544,70± 23,23	534,51± 28,19	823,73± 23,2	768,22± 42,30	637,48± 24,39	610,52± 14,71	989,40± 28,6	936,52± 29,67	712,66± 20,48	689,45± 21,26	1140,22 ±25,7
Число устьиц, шт./мм ²	46,32± 2,45	-	96,25± 7,14	120,42± 2,92	255,37± 10,17	163,60± 13,42	149,61± 8,50	159,12± 3,40	128,34± 12,68	-	74,51± 5,36	86,43± 2,15	519,57± 28,42	135,48± 17,31	110,17± 8,02	110,57± 10,41
Общее количество трихом, шт./мм ²	33,69± 8,24	18,24± 2,33	16,36± 3,12	8,71± 2,30	122,52± 19,56	118,51± 12,8	29,92± 4,38	13,54± 2,73	86,75± 7,31	28,53± 5,24	30,27± 4,02	18,74± 1,72	126,94± 12,58	140,22± 6,33	50,63± 7,41	26,55± 6,13
Количество железистых трихом, шт./мм ²	5,18± 1,33	4,03± 1,10	3,47± 1,20	2,42± 1,20	12,48± 3,81	7,27± 1,07	8,56± 2,23	2,43± 1,20	9,92± 2,16	10,97± 2,04	8,32± 3,11	8,62± 2,45	19,17± 3,73	19,59± 2,15	15,76± 3,82	9,62± 2,96
Количество кроющих трихом, шт./мм ²	48,50± 9,25	14,48± 4,51	13,02± 3,74	6,70± 1,82	110,03± 9,62	101,11± 9,86	21,66± 5,30	11,22± 2,56	76,83± 8,49	18,68± 7,34	22,48± 6,26	10,37± 2,18	107,77± 10,15	120,63± 5,62	35,13± 5,43	17,56± 3,67
Средняя длина волосков, мкм	45,26± 11,47	142,82± 17,38	129,75± 12,03	83,45± 9,61	165,73± 20,84	36,17± 9,52	85,06± 6,82	52,27± 13,12	98,12± 16,45	163,16± 14,16	153,31± 17,02	112,63± 18,46	254,84± 23,18	52,64± 12,72	98,22± 7,74	67,24±1 5,18
U _i	1,20	-	17,50	13,47	7,42	23,10	23,08	16,19	2,72	-	10,88	7,35	11,59	15,97	13,78	8,84
КГП	-	-	-	-	24,65	-	60,8	56,9	-	-	-	-	35,68	-	59,7	56,1

В стрессовых условиях количество основных эпидермальных клеток возрастает на адаксиальной поверхности листовой пластинки в 1,23-1,41, а на абаксиальной в 1,2-1,31 раза. Индекс гипостоматности листьев *S. caucasicum* и *E. vulgare* в стрессовых условиях снижается соответственно на 1,1 и 0,8%, а у *P. mollis* повышается на 11,03% за счет повышения плотности устьиц.

На обеих поверхностях листовой пластинки *P. mollis* в стрессовых условиях отмечается повышение плотности устьиц в 2-2,8 раза, возрастание устьичного индекса в 2,3-1,6 раза. Это обусловлено оптимизацией продуктивности фотосинтеза и торможением роста клеток (Кузнецова, 2015). Возрастание числа устьиц в стрессовых условиях свидетельствует о невысокой толерантности *P. mollis*. Об этом свидетельствует и повышение КГП.

В условиях стресса на листьях других видов бумажниковых отмечено снижение количества устьиц (на адаксиальной поверхности в 1,3-1,4, на абаксиальной - в 1,2-1,4 раза), устьичного индекса (на адаксиальной поверхности в 1,6-1,8, а на абаксиальной – в 1,4-1,8 раза).

Общими реакциями на стресс являются:

1) увеличение длины кроющих волосков: *P. mollis* - в 1,5-2,2 раза, *S. asperum* – в 1,14-1,45, *S. caucasicum* – в 1,15-1,2, *E. vulgare* – в 1,29-1,35 раза.

Данный факт свидетельствует о ксероморфности растений;

2) возрастание общего количества трихом: *P. mollis* – в 1,62, *S. asperum* – в 1,2- 2,6, *S. caucasicum* – в 1,7-1,9, *E. vulgare* – в 1,96-2,15 раза (рис. 35);

3) увеличение количества железистых трихом (*P. mollis* – в 1,54-1,91, *S. asperum* – в 2,4-2,7, *S. caucasicum* – в 1,84-3,55, *E. vulgare* – в 3,5-4 раза). Доля железистых трихом в условиях стресса возрастает у *S. asperum* и *E. vulgare* - преимущественно на адаксиальной, у *S. caucasicum* и *P. mollis* – на абаксиальной поверхности листовой пластинки (рис. 36). Данный факт свидетельствует о включении механизма защиты листьев от стресс-факторов путём усиления синтеза эфирного масла, а также алкалоидов и других продуктов вторичного метаболизма.

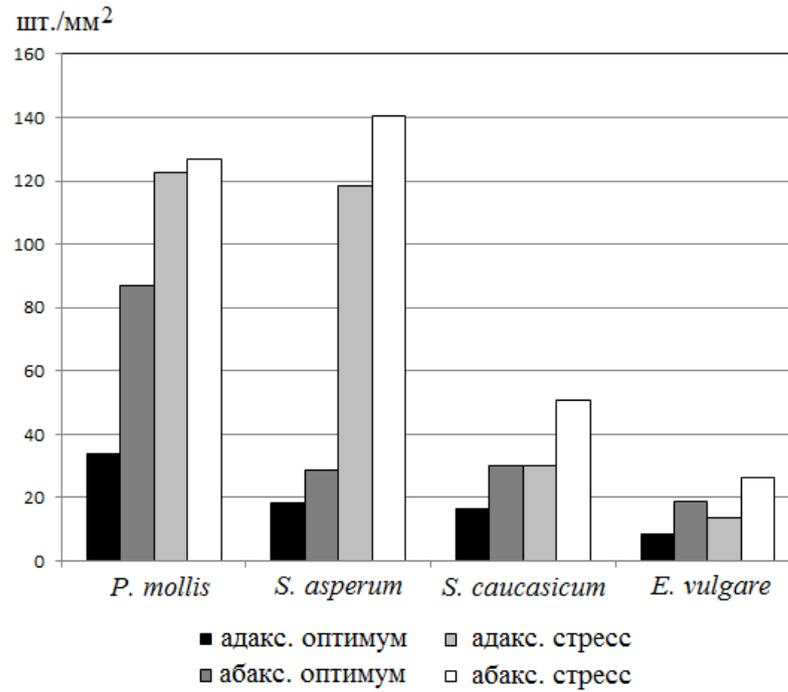


Рис. 35. Общее количество трихом на адаксиальной и абаксиальной поверхностях листовой пластинки бурачниковых в оптимальных и стрессовых экологических условиях.

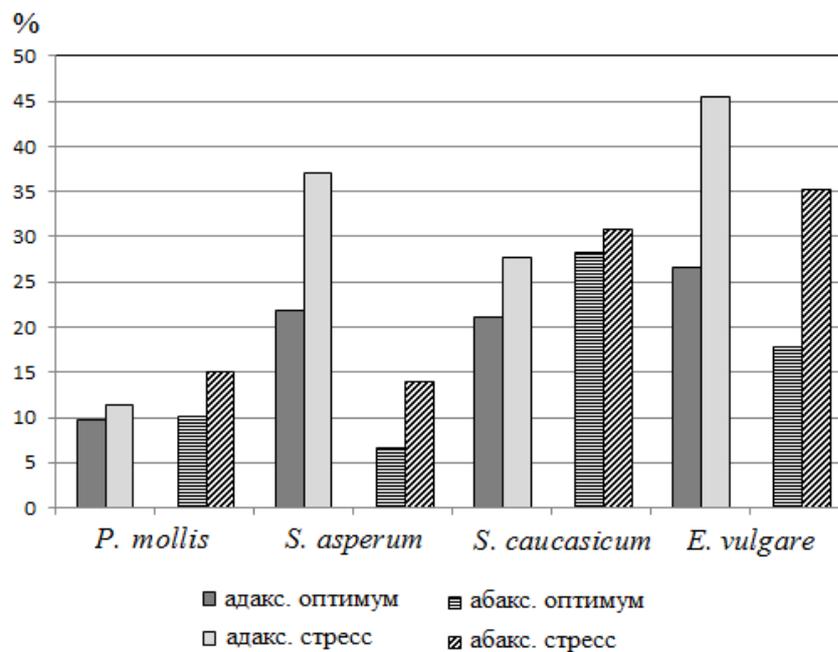


Рис. 36. Удельный вес железистых трихом на поверхности листьев бурачниковых в условиях экологического оптимума и стресса, %.

В условиях экологического оптимума вариабельность большинства структурных элементов эпидермиса листа низкая (количество основных кле-

ток эпидермиса, длина и число кроющих волосков на абаксиальной поверхности) и средняя (число устьиц на абаксиальной поверхности, железистых трихом на обеих поверхностях, кроющих волосков на адаксиальной поверхности). В стрессовых условиях вариабельность повышается от высокой до очень высокой (рис. 37). В порядке уменьшения CV изученные признаки расположены в следующей последовательности: длина кроющих трихом > количество кроющих трихом > количество устьиц > количество железистых трихом > количество основных эпидермальных клеток.

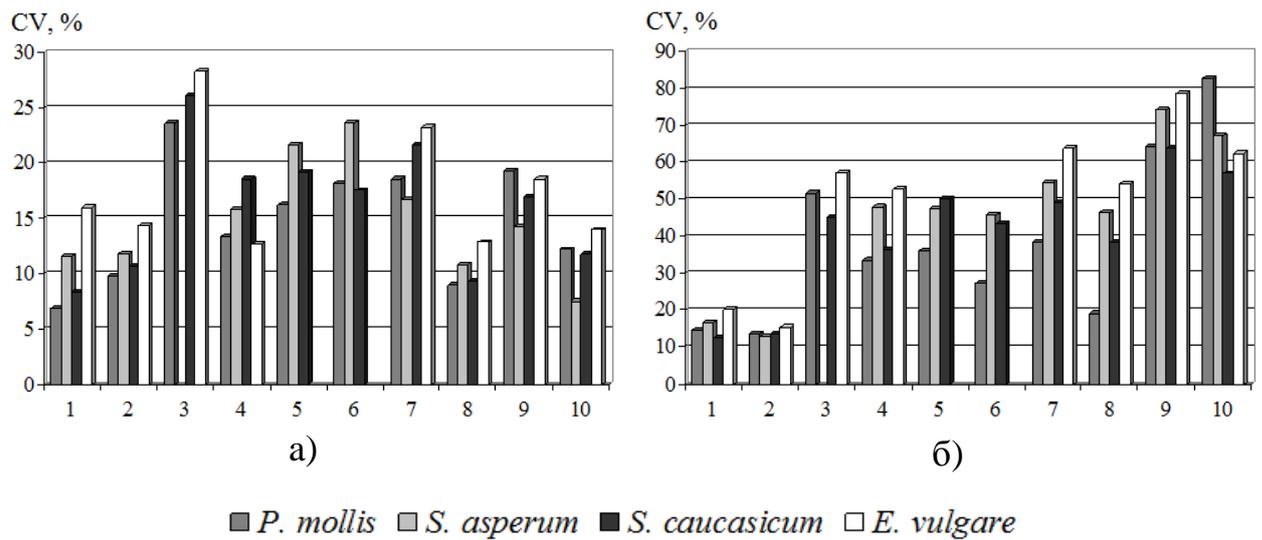


Рис. 37. Изменчивость структурных элементов эпидермиса листа в условиях экологического оптимума (а) и стресса (б): количество основных клеток эпидермиса адаксиальной (1) и абаксиальной (2), устьиц адаксиальной (3) и абаксиальной (4), железистых трихом адаксиальной (5) и абаксиальной (6), кроющих трихом адаксиальной (7) и абаксиальной (8), длина кроющих трихом адаксиальной (9) и абаксиальной (10) поверхности листовой пластинки.

Показатели с широкой амплитудой изменчивости не имеют таксономической значимости, однако именно они отражают адаптационный потенциал вида (Нехайченко, 2014). Поэтому такие параметры, как длина кроющих волосков, количество трихом и устьиц (на адаксиальной поверхности) отражают адаптационный потенциал видов семейства бурачниковых.

Парный корреляционный анализ выявил сильные связи между количе-

ством основных эпидермальных клеток и устьиц, индексом опушения и количеством основных эпидермальных клеток адаксиальной поверхности.

Установлена средняя корреляционная связь между индексом опушения адаксиальной поверхности и количеством основных эпидермальных клеток обеих поверхностей листа, между индексами опушения абаксиальной и адаксиальной поверхностей листовой пластинки, сильная обратная корреляционная связь между количеством устьиц абаксиальной поверхности, количеством основных эпидермальных клеток, индексом опушения и количеством устьиц обеих поверхностей листа (ПРИЛОЖЕНИЕ 14).

Наиболее тесная связь в условиях экологического оптимума отмечена между общим количеством трихом и количеством кроющих волосков на адаксиальной поверхности листовой пластинки. Связи между морфометрическими параметрами листа повышаются в следующем порядке: число устьиц абаксиальной эпидермы - количество кроющих трихом адаксиальной поверхности, общее число трихом адаксиальной поверхности, число железистых трихом обеих поверхностей листа, длина трихом абаксиальной поверхности листовой пластинки. В отдельный кластер объединены количество основных клеток эпидермы обеих поверхностей листовой пластинки. Длина кроющих трихом адаксиального эпидермиса меньше всего связана с остальными морфометрическими признаками листа.

В условиях стресса отмечается более чёткое объединение признаков в отдельные кластеры. Наиболее тесная связь отмечена для общего количества трихом и кроющих трихом адаксиального и абаксиального эпидермиса. Усиливается зависимость между длиной кроющих трихом, общим количеством трихом и кроющих трихом на адаксиальной поверхности эпидермы листа, а также между общим количеством трихом, кроющих и железистых трихом абаксиальной поверхности листа. Слабая связь между длиной кроющих трихом адаксиального эпидермиса и остальными морфометрическими признаками листа сохраняется (ПРИЛОЖЕНИЕ 15).

Резюмируя вышеизложенное, можно утверждать о проявлении ксеро-

морфизма листьев в процессе адаптации к стрессу: редукция общей поверхности испарения, увеличение числа трихом и длины кроющих волосков, снижение устьичного индекса и индекса гипостоматности. Полиморфизм морфометрических признаков эпидермы листа, отражает адаптационный потенциал и экологическую пластичность *P. mollis*, *S. asperum*, *S. caucasicum* и *E. vulgare*. Увеличение количества железистых и нежелезистых трихом, обнаружение в них продуктов вторичного метаболизма (эфирные масла, алкалоиды – в железистых трихомах, дубильные вещества, антраценпроизводные – в основании кроющих волосков) свидетельствуют о включении биохимических механизмов адаптации видов Boraginaceae к стрессу.

В оптимальных условиях происходит ослабление системы взаимосвязи морфометрических признаков листа, а в условиях стресса – рост размаха варьирования признаков и повышение корреляции между ними. Поэтому в оптимальных условиях величина коэффициента детерминации (R^2_m) признаков листа ниже, чем в условиях стресса. Более выражена зависимость согласованности признаков от факторов среды у *E. vulgare* и *S. asperum*, а наименьшая – у *P. mollis* (рис. 38).

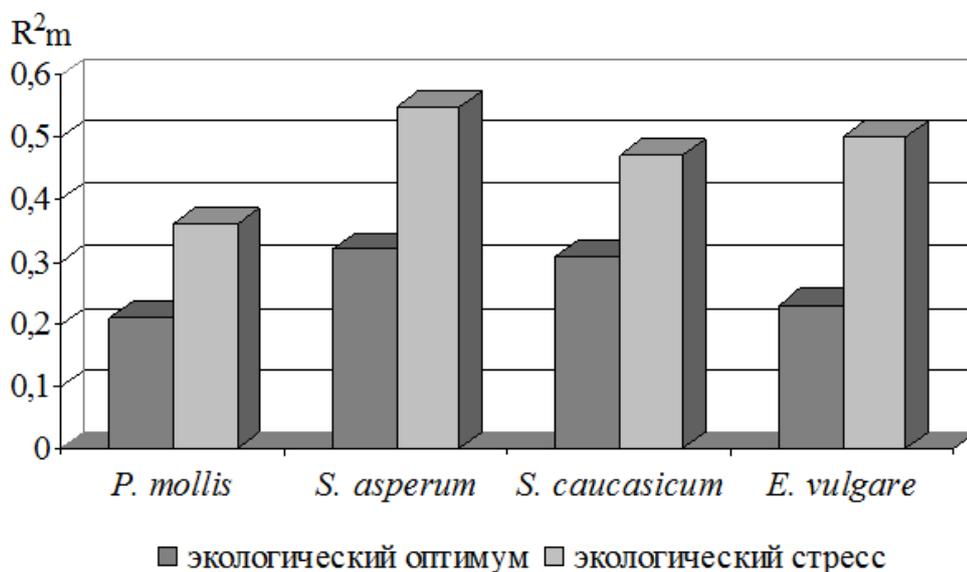


Рис. 38. Коэффициент детерминации признаков листьев бурачниковых в различных условиях.

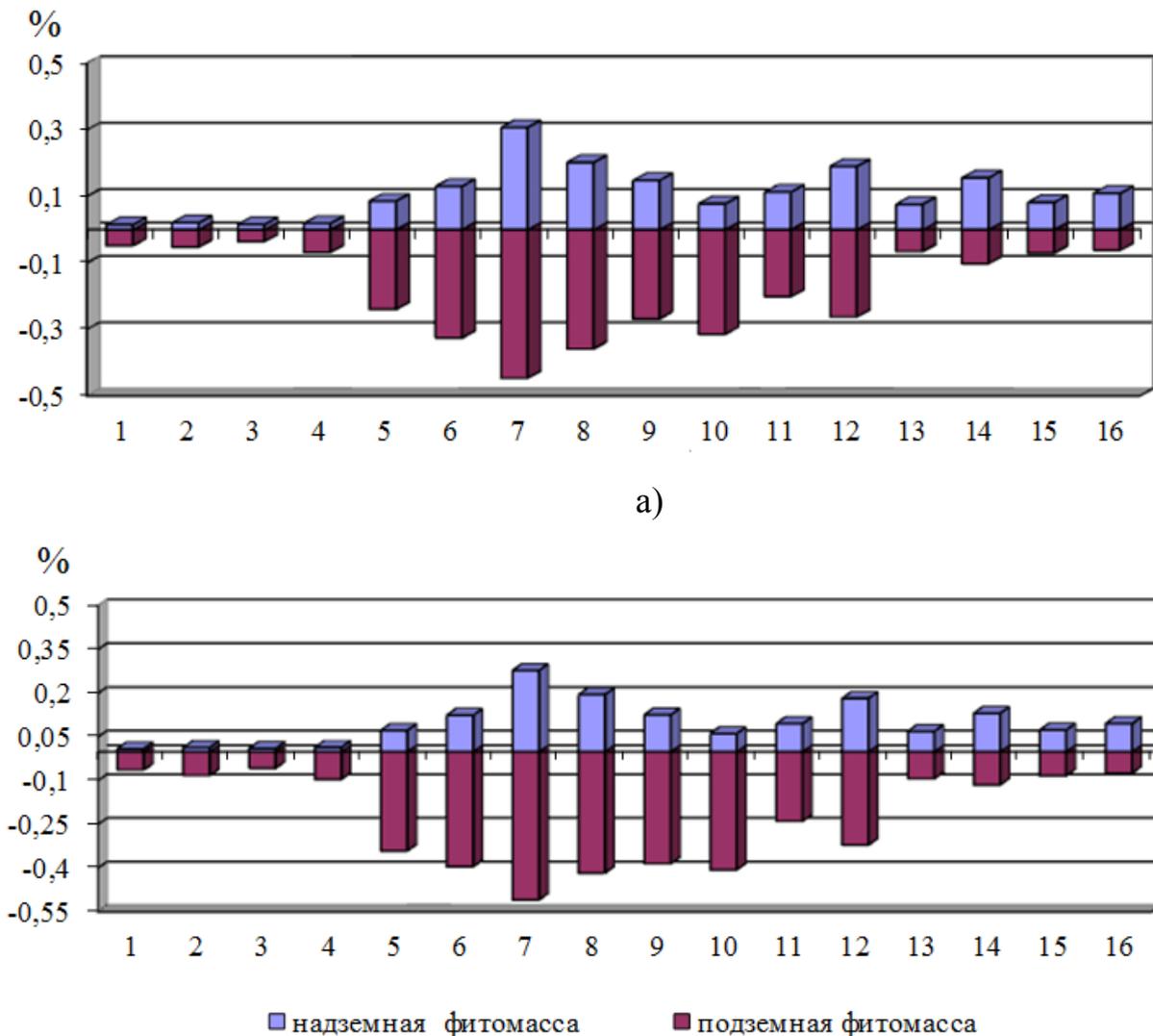
Такой характер изменения морфологической интеграции на экологическом градиенте свойствен стресс-толерантам (Ростова, 2002). Следовательно, можно утверждать, что среди исследованных видов стресс-толерантность наиболее выражена у *E. vulgare* и *S. asperum*.

Таким образом, адаптация листьев исследованных видов к условиям стресса проявляется в редукации листовой пластинки, возрастании числа и уменьшении размеров основных клеток эпидермиса и устьиц, увеличении общего количества трихом, в т. ч. железистых, и длины кроющих волосков. Таксономическое значение имеют форма основных клеток эпидермиса, тип и строение трихом.

5.2 Особенности накопления пирролизидиновых алкалоидов

Растения исследуемых видов характеризуются относительно невысоким содержанием алкалоидов, в пределах 1% (ПРИЛОЖЕНИЕ 16). Уровень накопления алкалоидов в надземной фитомассе снижается в ряду *S. caucasicum* > *S. asperum* > *E. vulgare* > *P. mollis* а в подземной - *S. caucasicum* > *S. asperum* > *E. vulgare* > *P. mollis* (рис. 39).

Содержание алкалоидов в подземной фитомассе *P. mollis*, *S. caucasicum* и *S. asperum* превышает аналогичный показатель в надземной части как в фазу цветения, так и в фазу плодоношения. В конце вегетации отмечается увеличение суммарного содержания алкалоидов в корнях соответственно на 43,14; 21,0 и 29,2% и снижение в стеблях с листьями соответственно на 41,67; 7,20 и 12,8%. В растениях *E. vulgare* в фазу плодоношения содержание алкалоидов в стеблях с листьями снижается на 11,6%, а в корнях возрастает на 20,0%.



а)

б)

Рис. 39. Содержание алкалоидов, % от массы абсолютно сухого сырья, в фазу цветения (а) и плодоношения (б).

Содержание алкалоидов в надземной фитомассе *P. mollis* характеризуется средней, *S. asperum*, *E. vulgare*, *S. caucasicum* (в фазе цветения)– высокой, *S. caucasicum* (в конце вегетации) – очень высокой вариабельностью. В подземной фитомассе отмечено снижение размаха вариации. Уровень вариации содержания алкалоидов от среднего (*E. vulgare*, *S. caucasicum* в конце вегетации, *S. asperum* в фазе цветения) до высокого.

Между накоплением алкалоидов в побегах, температурой и суммой осадков выявлены соответственно средняя ($r=0,53\dots0,55$) и высокая отрица-

тельная ($r=-0,81\dots-0,83$) связи. Корреляционная связь между содержанием алкалоидов в подземной фитомассе и температурой слабая ($r=0,39\dots0,41$), а осадками - средняя отрицательная ($r=-0,53\dots-0,55$). В целом, высокая температура воздуха и снижение количества осадков способствуют увеличению накопления алкалоидов в корнях и побегах, что подтверждает роль алкалоидов в адаптации растений к климатическим стресс-факторам. Температура и влажность воздуха оказывают большее влияние на содержание алкалоидов в надземных органах растений, чем в подземных (Бабыкина, Анцупова, 2012).

Высота над уровнем моря очень слабо коррелирует с содержанием алкалоидов в побегах и корнях ($r=0,16$). Вероятнее всего, это объясняется расположением большинства обследованных участков ниже области с преимущественным содержанием коротковолновой радиации в солнечном освещении. По данным ряда учёных на высоте 2000–2200 м н. у. м. отмечено увеличение содержания алкалоидов в растениях *Senecio rhombifolius*, обусловленное возрастанием дозы коротковолновой радиации и, как следствие, повышением интенсивности фотосинтеза и поглощающей способности листьев. Важную роль в накоплении алкалоидов в субальпийской зоне Кавказа играет место произрастания растений. Усиленный синтез алкалоидов отмечен у растений, произрастающих на открытых местах субальпийского пояса (Кузнецова, 2001). На участке 2 (урочище Джилы-Су, 2380 м н. у. м.) у растений медуницы не выявлено увеличения содержания алкалоидов, причиной чего является произрастание растений под пологом леса.

Сила связи между накоплением алкалоидов в подземной фитомассе исследуемых видов и содержанием подвижных форм металлов в почве снижается в ряду $\text{Cu}>\text{Zn}>\text{Mn}>\text{Mo}>\text{Pb}$, а в надземной – $\text{Cu}>\text{Zn}>\text{Mo}=\text{Pb}>\text{Mn}$. Накопление алкалоидов в корнях коррелирует с содержанием металлов в подземной фитомассе ($\text{Cu}>\text{Mo}>\text{Mn}>\text{Zn}>\text{Pb}$), а в побегах – с содержанием металлов в надземной фитомассе ($\text{Cu}>\text{Zn}>\text{Mo}>\text{Mn}>\text{Pb}$). Уровень корреляции между накоплением алкалоидов и содержанием микроэлементов в растениях варьирует от высокого (Cu, Zn, Mo) до среднего (Mn, Pb) (рис. 40).

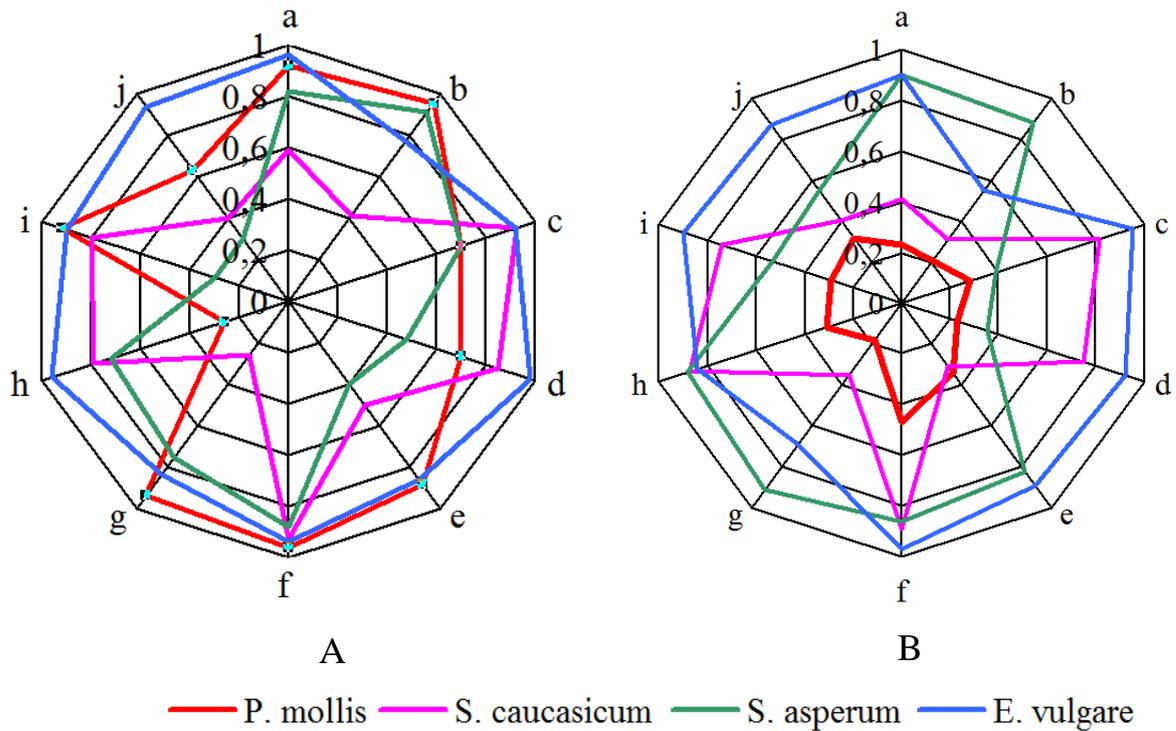


Рис. 40. Корреляционные связи между накоплением алкалоидов и содержанием подвижных форм Cu (a), Mn (b), Zn(c), Mo (d), Pb (e) в почве, Cu (f), Mn (g), Zn (h), Mo (i), Pb (j) в подземной (A) и надземной (B) фитомассе.

Растения *E. vulgare*, произрастающие на участке 14 с чрезвычайно высоким уровнем загрязнения свинцом и молибденом, отличаются повышенным содержанием алкалоидов (ПРИЛОЖЕНИЕ 17). Зависимость накопления алкалоидов от содержания Pb и Mo в почве и фитомассе *E. vulgare* подтверждается очень высокой корреляционной связью ($r=0,86-0,98$). Данный факт свидетельствует о защитной роли алкалоидов в адаптации растений, произрастающих в условиях металлического стресса (Hassanein et al, 2013).

Выявленные различия в количественных соотношениях между элементами, концентрирующимися в надземной и подземной фитомассе исследуемых видов, очевидно, зависят от типа синтезируемых ими алкалоидов. В надземной массе *S. asperum* главными алкалоидами являются эхимидин, симпитин, асперумин, эхинатин, гелиосупин, ацетилэхимидин (или его изомеры), этиллиопсамин (или его изомеры), симвиридин, а *S. caucasicum* – ас-

перумин, эхимидин, эхинатин, гелиотрин, лазиокарпин (Salehi et al, 2019). В корнях *S. asperum* идентифицированы эхимидин, N-оксиды ликопсамина, 7-ацетилликопсамин, 3-ацетилликопсамин, интермедин, N-оксиды симпитина, 7-ацетилсимландин, симвиридин, 7-ацетилсимвиридин, миоскорпин, триангуларин и гелиосупин (Onduso et al, 2017). В корнях *S. caucasicum* Vieb. выделены асперумин, N-оксид эхимидина, эхинатин и лазиокарпин (Salehi et al, 2019). В надземной части растений *E. vulgare* идентифицировано 27 алкалоидов, главным среди которых является эхимидин (Voppre et al, 2005). Сведения об алкалоидах *P. mollis* отсутствуют, однако в корнях и корневищах родственного вида *Pulmonaria obscura* обнаружены интермедин, ликопсамин и их о(7)-производные (Haberer et al, 2002).

Полученные результаты согласуются с данными о генетической детерминированности связей алкалоидов и элементов. Так, в растениях *Papaver somniferum* L. активаторами синтеза алкалоидов являются Co, Mo, W, Cr и Cu, а ингибиторами – B, Fe, V, Mn и Ca (Ловкова и др., 2006), в *Atropa belladonna* L. – Sr, Ba, в *Glaucium flavum* Grantz. – K и Ni (Ловкова и др., 2009), в растениях рода *Veratrum* L. – Mn, Zn, Cr (Фефелова и др., 2006). В целом, растения, продуцирующие алкалоиды, избирательно накапливают медь, кобальт, цинк и марганец (Ловкова, Бузук, 2011).

Таким образом, основными местами локализации алкалоидов изученных видов являются корневища с корнями, железистые трихомы листьев и стеблей, эпидермальные клетки, прилегающие к основанию отдельных многоклеточных кроющих волосков (окопники и синяк). М. мягкая, окопники и с. обыкновенный являются относительно слабыми накопителями алкалоидов (<1%). Содержание алкалоидов в надземной фитомассе снижается в ряду *S. asperum* > *S. asperum* > *E. vulgare*, а в подземной – *S. caucasicum* > *S. asperum* > *E. vulgare* > *P. mollis*. Уровень накопления алкалоидов в корневищах и корнях *S. caucasicum* и *S. asperum* превышает таковой в побегах; в конце вегетации отмечается увеличение суммарного содержания алкалоидов в корнях (на 21,0–29,2%) и снижение – в стеблях с листьями (на 7,2–12,8%). В рас-

тениях *E. vulgare* содержание алкалоидов выше в надземной части; в фазу плодоношения накопление алкалоидов в стеблях с листьями снижается на 11,6%, а в корнях возрастает на 20,0%. Содержание алкалоидов в надземной фитомассе *S. asperum*, *E. vulgare* характеризуется умеренной, а *S. caucasicum* - заметной вариабельностью.

В подземной фитомассе исследованных видов уровень накопления алкалоидов варьирует слабо. Корреляционная связь между накоплением алкалоидов в побегах, температурой и суммой осадков от средней до высокой, а в корнях – от слабой до средней. Высота над уровнем моря не оказывает существенного влияния на накопление алкалоидов в фитомассе изученных видов. Накопление алкалоидов в корнях и побегах коррелирует с содержанием металлов в подземной и надземной фитомассе. Сила связи между накоплением алкалоидов и содержанием микроэлементов в фитомассе варьирует от высокой (Cu, Zn, Mo) до средней (Mn, Pb).

Полученные результаты свидетельствуют о необходимости учёта экологических факторов (температура воздуха, количество осадков, загрязнение почвы тяжёлыми металлами) при осуществлении лекарственных сборов и заготовке зелёной массы для производства силоса (*S. asperum*, *S. caucasicum*). Выявленные закономерности можно рекомендовать для обнаружения ценопопуляций *S. caucasicum*, *S. asperum*, *E. vulgare* и *P. mollis* с максимальным накоплением пирролизидиновых алкалоидов и прогноза их содержания на конкретных участках.

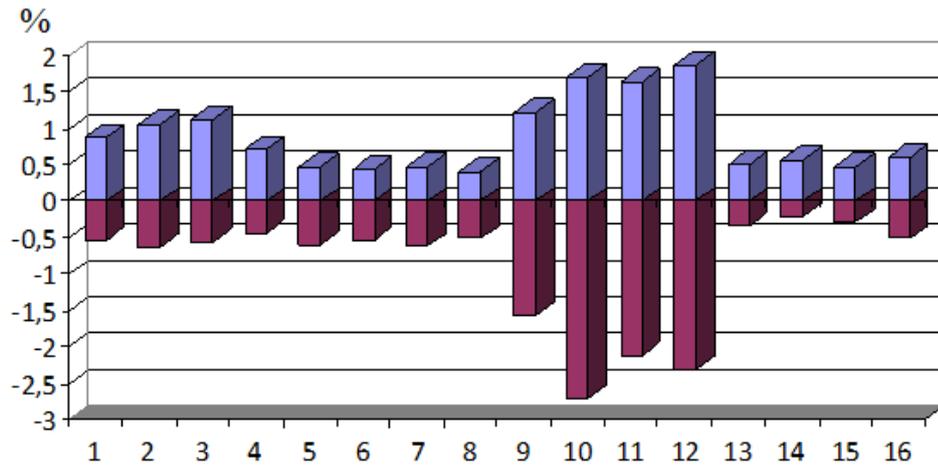
5.3 Особенности накопления аллантаина

Для выявления закономерностей накопления аллантаина в корнях и побегах растений нами выделены наиболее значимые факторы, влияющие на этот показатель по данным анализа литературы (табл. 25).

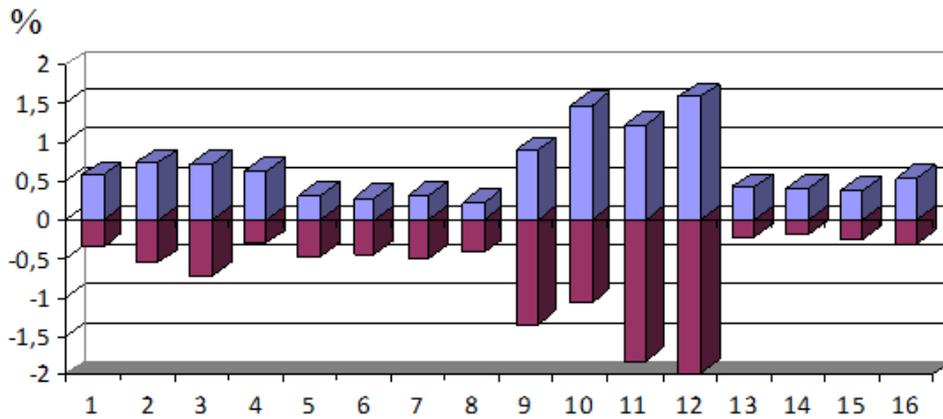
Таблица 25 – Экологические условия мест произрастания растений

Вид	№ участка	Средняя температура за период вегетации, °С	Сумма осадков за период вегетации, мм	Высота, м н. у. м.	Гумус, %
<i>P. mollis</i>	1	16,96	408,8	847	2,83
	2	10,25	346,7	2380	3,11
	3	16,62	402,6	264	3,25
	4	16,96	408,8	830	2,64
<i>S. caucasicum</i>	5	16,82	380,5	570	3,27
	6	18,28	350,6	255	3,73
	7	19,43	315,2	848	3,86
	8	19,16	327,2	680	3,32
<i>S. asperum</i>	9	18,31	320,2	514	2,80
	10	16,37	408,8	880	6,44
	11	11,30	364,1	1120	2,54
	12	18,12	332,3	260	2,23
<i>E. vulgare</i>	13	17,52	390,8	226	3,57
	14	18,38	328,4	1128	0,78
	15	14,43	397,1	620	3,02
	16	18,02	360,4	648	6,15

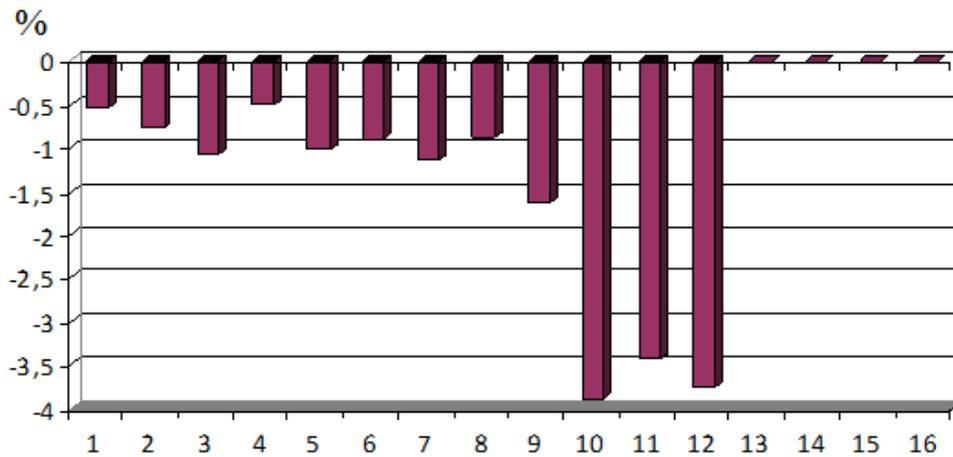
Накопление аллантина в надземной массе и корнях видоспецифично (ПРИЛОЖЕНИЕ 18). При этом общей закономерностью является снижение содержания аллантина, как в подземных, так и надземных органах растений, в фазу плодообразования и значительное увеличение в конце вегетации (конец осени). Наибольшее содержание аллантина в конце осени обнаружено в корнях *S. asperum*, а наименьшее – в корнях *P. mollis* (рис. 41, ПРИЛОЖЕНИЕ 19). Для синяка обыкновенного, как монокарпика, содержание аллантина в конце вегетации не определяли.



а)



б)



в)

■ содержание аллантиина в побегах ■ содержание аллантиина в корнях

Рис. 41. Динамика содержания аллантиина в органах растений, % от абс. с.в., в фазы цветения (а), плодоношения (б) и в конце вегетации (в): 1-4 – *P. mollis*, 5-8 – *S. caucasicum*, 9-12 – *S. asperum*, 13-16 – *E. vulgare*.

В течение вегетационного периода (от цветения до плодоношения) среднее содержание аллантаина в побегах *P. mollis*, *S. caucasicum*, *S. asperum* и *E. vulgare* снижается соответственно в 1,41; 1,60; 1,24 и 1,23, а в корнях – соответственно в 1,13; 1,23; 1,40 и 1,39 раза. В конце вегетации содержание аллантаина в корнях резко повышается по сравнению с фазой плодоношения: *P. mollis* – в 1,53, *S. caucasicum* – в 2,14, *S. asperum* – в 2,05 раза. У синяка обыкновенного, являющегося монокарпиком, данный показатель не определялся. В целом, уровень накопления аллантаина в корнях снижается в ряду *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis* > *E. vulgare*, а в побегах *S. asperum* > *P. mollis* > *E. vulgare* > *S. caucasicum*.

Результаты наших исследований подтверждают данные о накоплении аллантаина в подземной фитомассе в конце вегетации и минимальном содержании данного метаболита в фазах цветения-плодоношения (Гонтова, 2012, Зузук и др., 2004).

По результатам корреляционного анализа установлены видоспецифичные взаимосвязи содержания аллантаина в побегах и корнях с температурой, осадками, уровнем освещённости и содержанием азота (табл. 26).

Таблица 26. Сила взаимосвязи накопления аллантаина в побегах с экологическими факторами

Виды	Температура	Осадки	Освещённость	Азот
Фаза цветения				
<i>P. mollis</i>	-0,41	-0,45	0,11	0,88
<i>S. caucasicum</i>	-0,21	0,12	0,25	0,50
<i>S. asperum</i>	-0,16	0,40	0,09	0,12
<i>E. vulgare</i>	0,77	-0,72	0,41	0,39
Фаза плодоношения				
<i>P. mollis</i>	-0,66	-0,70	0,37	0,82
<i>S. caucasicum</i>	-0,31	0,23	0,15	0,45
<i>S. asperum</i>	-0,12	0,44	0,14	0,26
<i>E. vulgare</i>	0,55	-0,25	0,10	0,80

В побегах медуницы мягкой в фазу цветения взаимосвязь содержания

аллантина с температурой и осадками отрицательная умеренная, с азотом в почве – высокая. В фазу плодоношения связь накопления аллантина с температурой и освещённость усиливаются и переходят в разряд соответственно заметной и умеренной, высокая связь с азотом в почве сохраняется.

В побегах о. кавказского в фазу цветения и плодоношения взаимосвязь содержания аллантина с температурой, осадками, освещённостью слабые, а с азотом – заметная. В побегах о. шершавого в фазу цветения и плодоношения отмечена заметная взаимосвязь содержания аллантина с осадками, с остальными параметрами связь слабая. В побегах синяка обыкновенного в фазу цветения взаимосвязь содержания аллантина с температурой и осадками высокая, с освещённостью и азотом – умеренная; в фазу плодоношения связь накопления аллантина с температурой и осадками снижается соответственно до заметной и слабой, с азотом - повышается до высокой.

В корнях м. мягкой в фазу цветения взаимосвязь содержания аллантина с температурой, осадками и азотом высокая, а с освещённостью - заметная. В фазу плодоношения связь накопления аллантина с температурой и осадками снижается до умеренной, с освещённостью – до слабой, с азотом – повышается до весьма высокой (табл. 27).

Таблица 27 - Сила взаимосвязи накопления аллантина в корнях с экологическими факторами

Виды	Температура	Осадки	Освещённость	Азот
Фаза цветения				
<i>P. mollis</i>	-0,77	-0,79	0,58	0,82
<i>S. caucasicum</i>	-0,14	0,10	0,59	0,25
<i>S. asperum</i>	-0,15	0,82	0,23	0,66
<i>E. vulgare</i>	0,20	0,19	-0,43	0,92
Фаза плодоношения				
<i>P. mollis</i>	-0,30	-0,34	-0,15	0,97
<i>S. caucasicum</i>	-0,12	-0,31	-0,40	0,61
<i>S. asperum</i>	-0,24	-0,53	-0,26	0,84
<i>E. vulgare</i>	-0,14	0,34	-0,38	0,96

В корнях о. кавказского в фазу цветения связь накопления аллантина с

температурой, осадками, азотом слабая, а с освещённостью - заметная. В фазу плодоношения усиливается связь накопления аллантаина в корнях с осадками (связь отрицательная умеренная) и азотом в почве (связь заметная).

В корнях о. шершавого в фазы цветения и плодоношения связь содержания аллантаина с температурой и освещённостью слабая, с осадками и азотом от средней до высокой. В корнях с. обыкновенного в фазе цветения и плодоношения связь содержания аллантаина с температурой слабая, освещённостью умеренная, с азотом – весьма высокая, с осадками – от слабой до умеренной. По результатам расчёта коэффициента детерминации установлены видоспецифичные связи содержания аллантаина и накопления алкалоидов в корнях и надземных органах растений (рис. 42).

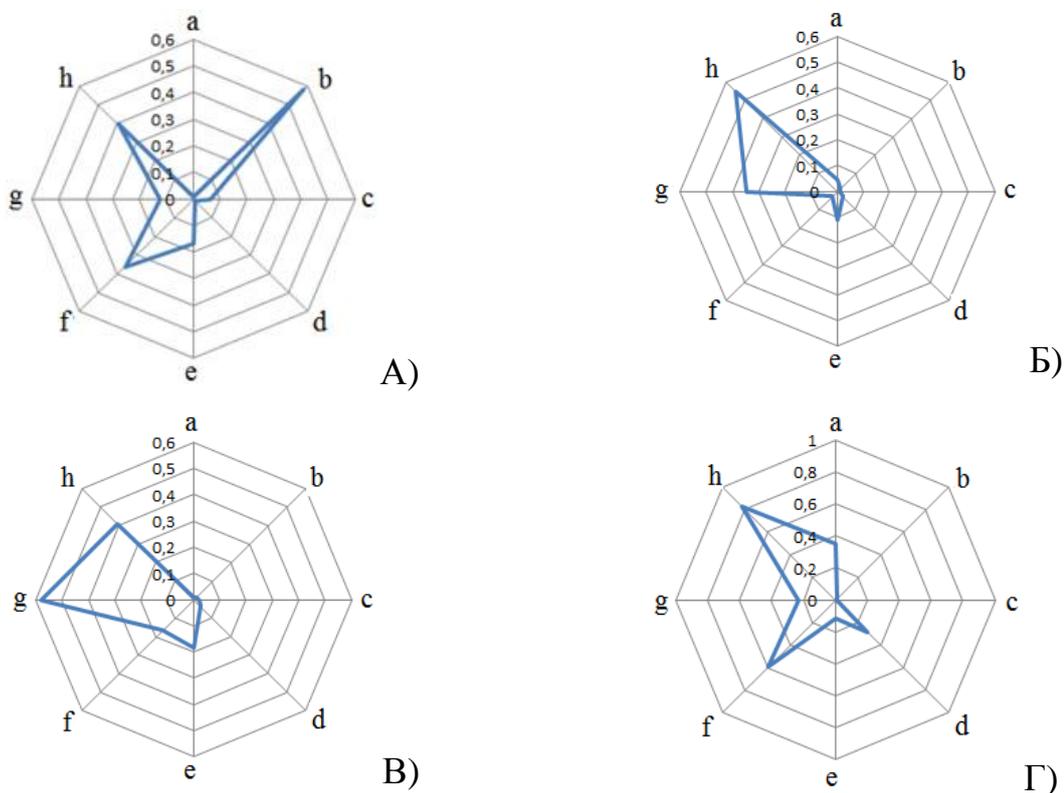


Рис. 42. Зависимость содержания аллантаина (Алн) от накопления алкалоидов (Алк) в фитомассе *P. mollis* (А), *S. caucasicum* (Б), *S. asperum* (В) и *E. vulgare* (Г). Алн в побегах в фазе цветения - Алк в побегах в фазе цветения (а), Алк в корнях в фазе цветения (б), Алк в побегах в фазе плодоношения (с), Алк в корнях в фазе плодоношения (д): Алн в корнях в фазе цветения - Алк в побегах в фазе цветения (е), в корнях в фазе цветения (ф), в побегах в фазе плодоношения (г), в корнях в фазе плодоношения (h).

В фазе цветения отмечена заметная связь синтеза аллантаина и алкалоидов в побегах у *E. vulgare* и в корнях у *P. mollis*. В фазе плодоношения умеренная связь между содержанием аллантаина в побегах и алкалоидов в корнях отмечена только для *E. vulgare*.

Наиболее выражена связь между аллантаином и алкалоидами в корнях растений. В фазе цветения такая связь выявлена для *P. mollis*, *S. asperum* и *E. vulgare*, а в фазе плодоношения – для всех видов. Связь между содержанием аллантаина в корнях и алкалоидов в побегах также усиливается в фазе плодоношения.

Общим для изученных видов является зависимость между накоплением аллантаина и алкалоидов в корнях в фазы цветения и плодоношения.

Сила связи между аллантаином и алкалоидами в надземных органах и корнях в течение вегетации снижается в ряду: *E. vulgare* > *P. mollis* > *S. asperum* > *S. caucasicum*. Эти оценки весьма приблизительные, тем не менее сила связи между аллантаином и алкалоидами играет важную роль в формировании эврибионтности и адаптивных стратегий видов.

Синтез вторичных метаболитов, в т. ч. аллантаина и алкалоидов, свидетельствует об S- (накопление вторичных метаболитов в побегах и корнях возрастает с нарастанием стресса) и R-свойствах рассматриваемых видов (повышенное содержание в листьях и стеблях азота и абсцизовой кислоты, на которую при стрессе опосредованно воздействует аллантаин) (Иванова, 2014, Пьянков и др., 2001, Casartelly et al., 2019).

Синтез аллантаина, играющего значительную роль в «неферментативной» антиоксидантной системе (Ветрова и др., 2017), и алкалоидов при адаптации растений свидетельствует в пользу гипотезы об N-окислении аллантаина и его аминокислотных производных с образованием ряда пирролизидиновых алкалоидов (Зузук и др., 2006).

Накопление аллантаина является механизмом адаптации растений к повышенной радиационной активности (Irani et al., 2018). Накопление аллантаина имеет важное значение для устойчивости растений к солевому стрессу

и дефициту влаги (Lescano et al., 2016, Fedoreyev et al, 2012), а также поддерживает рост растений в условиях ограниченного азота (Redillas et al, 2019). В условиях низкого уровня N увеличение NH_4^+ , высвобождаемого через катаболизм аллантаина, способствует поддержанию гомеостаза N, в результате чего содержание аллантаина в растениях резко снижается (Casartelly et al., 2019).

Таким образом, синтез и накопление аллантаина в органах растений видоспецифично и зависит от многих экологических факторов, в частности, от содержания азота в почве, температуры, осадков и освещённости. Содержание аллантаина в побегах и корнях минимально в фазе плодоношения, но резко увеличивается в конце вегетации. Уровень аллантаина в корнях, как месте синтеза аллантаина, превышает таковой в побегах. В целом, уровень накопления аллантаина в корнях снижается в ряду *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis* > *E. vulgare*, а в побегах *S. asperum* > *P. mollis* > *E. vulgare* > *S. caucasicum*. Установлена связь между накоплением аллантаина и алкалоидов в фитомассе растений. Связь между аллантаином и алкалоидами в надземных органах и корнях в течение вегетации снижается в ряду: *E. vulgare* > *P. mollis* > *S. asperum* > *S. caucasicum*. Накопление аллантаина и алкалоидов, по-видимому, взаимосвязано и взаимообусловлено. Определённый баланс этих компонентов «неферментативной» антиоксидантной системы в фитомассе растений обуславливает уровень их эврибионтности, тип адаптивной стратегии и повышение устойчивости к стресс-факторам.

5.4 Адаптивность фитохимического состава

Химический состав растений обусловлен многими факторами, в частности видовой спецификой биосинтеза, физиологическим состоянием и генетическими механизмами (Баяндина, Загурская, 2014). Главная роль в системе адаптации растений принадлежит биохимической устойчивости (особенность метаболизма растений, снижающая вероятность их повреждения и обеспечивающая жизнеспособность) (Пьянков и др., 2001).

Особенности минерального обмена растений разных таксонов обуславливают их химический состав и неодинаковые адаптивные возможности к неблагоприятным почвенно-геохимическим условиям. Подтверждением этому является высокая степень аккумуляции ряда металлов видами с широким диапазоном варьирования минерального состава и способностью адаптироваться к резко различающимся геохимическим условиям. Различия в содержании металлов в надземных органах растений обусловлены разной катионообменной ёмкостью поглощения корней, выраженностью транспорта металл-хелатирующих белков, скоростью транспирации, типом минерального обмена (White, Brown, 2010, Алексеева-Попова, Дроздова, 2013).

Условием успешной адаптации растений к стресс-факторам является индукция синтеза компонентов антиоксидантной системы (Баяндина, Загурская, 2014, Костикова, Шалдаева, 2016, Verpoorte et al, 2002). Различная субклеточная локализация и биохимические свойства антиоксидантных ферментов, дифференциальная индукция их активности делает антиоксидантную защитную систему многоцелевой и легко приспособляемой (Shao et al, 2008), что подтверждается индукцией биосинтеза защитных вторичных метаболитов через увеличение пула стрессовых фитогормонов (Чечеткин и др., 2001, Davies, 2003). Многие лекарственные растения в условиях стресса усиливают синтез флавоноидов (Frohnmeier and Staiger, 2003), сапонинов (De, 2011), эфирных масел и алкалоидов (Rai et al, 2005).

Фитохимический состав во многом определяется степенью выраженности первичной экологической стратегии и принадлежностью к определённой экологической группе (Пьянков и др., 2001, Сибгатуллина, Валеева, 2013).

Для анализа фитохимической адаптации исследованы растения учетных площадок (ЦП), существенно различающихся по климатическим, орграфическим и эдафическим факторам-условиям (табл. 1 п. 2.2) (ПРИЛОЖЕНИЕ 20). Установлены достаточно выраженные видовые различия в содержании компонентов химического состава (табл. 28). Изменение среднего уровня корреляций по совокупности и по отдельным факторам представлено

в ПРИЛОЖЕНИИ 21.

Сила влияния эндогенных факторов на фитохимический состав исследованных видов снижается в ряду для *P. mollis*

$Mn > K_2O > Cu > P_2O_5 > Pb > \Gamma > Zn > T > Mo > O > B$;

для *S. caucasicum*

$Mo > Zn > O > \Gamma > Cu > Pb > Mn > T > P_2O_5 > K_2O > B$;

для *S. asperum*

$\Gamma > Cu > K_2O > B > Mo > Mn = T > P_2O_5 > Zn > O > Pb$;

для *E. vulgare*

$Mo > Pb > K_2O = Cu > B > Zn > \Gamma > Mn = T > P_2O_5 > O$ (рис. 43).

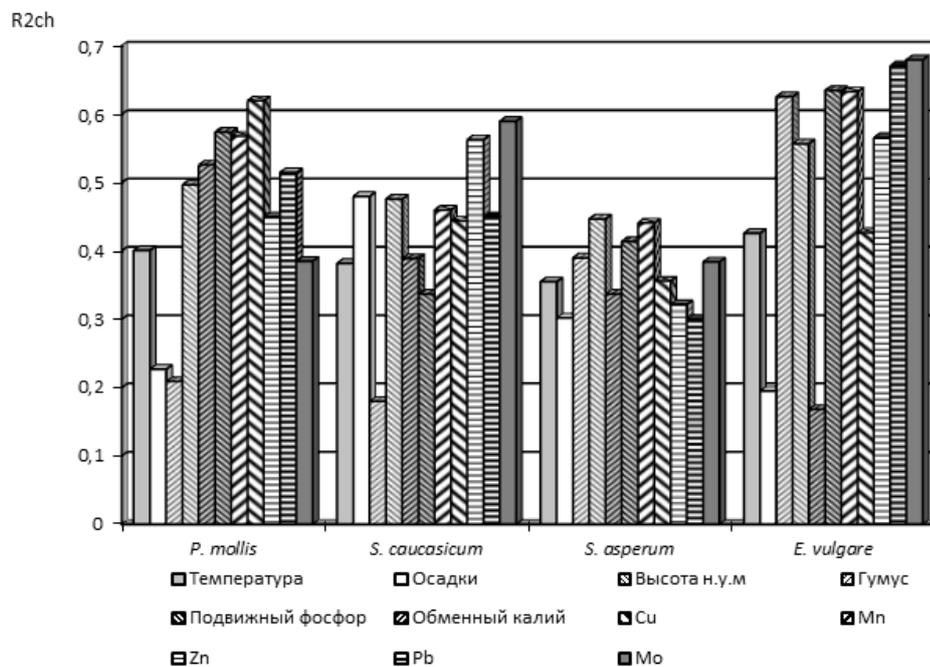


Рис. 43. Сила влияния эндогенных факторов на химический состав надземной фитомассы видов бурачниковых.

Таблица 28 - Химический состав надземной фитомассы растений в фазе цветения

№ УП	N, %	P, г/100 г	K, г/100 г	Cu, мг/кг	Mn, мг/кг	Zn, мг/кг	Pb, мг/кг	Mo, мг/кг	Вит. С., мг%	Алкалоиды, %	Аллантоин, %
1	2,10	0,80	5,36	9,51	30,15	39,15	0,09	0,19	14,20	0,015	0,878
2	2,72	0,34	6,10	10,94	27,76	28,82	0,08	0,25	28,40	0,021	1,044
3	3,10	0,40	5,72	8,45	19,95	45,37	0,05	0,20	17,60	0,016	1,129
4	2,20	0,73	4,35	13,86	41,32	62,48	0,12	0,52	20,30	0,018	0,715
$\bar{X} \pm m$	2,53± 0,23	0,57± 0,11	5,38± 0,37	10,69± 1,17	29,79± 4,42	43,95± 7,05	0,08± 0,01	0,29± 0,08	20,12± 3,03	0,017± 0,001	0,941± 0,092
CV	18,47	40,72	13,97	21,98	29,64	32,10	34,12	53,79	30,09	15,12	19,54
5	2,31	2,65	5,53	8,18	36,12	40,25	0,42	0,42	82,00	0,086	0,464
6	1,80	2,21	4,92	12,64	54,56	50,63	1,02	0,89	74,00	0,130	0,442
7	1,63	2,15	4,83	16,75	58,73	56,46	0,88	1,12	140,00	0,307	0,480
8	1,65	1,93	6,22	11,31	24,18	48,74	0,53	0,58	124,00	0,202	0,405
$\bar{X} \pm m$	1,85± 0,16	2,24± 0,15	5,37± 0,32	12,22± 1,78	43,40± 8,07	49,02± 3,35	0,71± 0,14	0,75± 0,16	105,00± 16,01	0,18± 0,05	0,45± 0,02
CV	17,20	13,51	11,97	29,07	37,20	13,68	39,82	41,62	30,50	53,25	10,26
9	2,55	6,50	4,73	16,71	67,48	51,38	1,06	1,15	150,00	0,148	1,228
10	3,43	5,14	5,52	10,25	51,16	40,67	0,87	0,68	84,00	0,078	1,701
11	2,51	4,93	4,30	8,14	46,83	45,19	0,38	1,12	130,00	0,113	1,634
12	2,76	5,18	4,76	18,24	78,45	50,42	1,12	0,98	96,00	0,190	1,863
$\bar{X} \pm m$	2,81± 0,21	5,44± 0,36	4,83± 0,25	13,33± 2,45	60,98± 7,33	46,92± 2,49	0,86± 0,17	0,98± 0,11	115,00± 11,78	0,13± 0,02	1,61± 0,14
CV	15,15	13,19	10,51	36,73	24,03	10,60	39,15	21,87	26,50	36,61	16,81
13	1,50	0,23	3,35	8,50	43,83	36,82	1,52	0,53	56,00	0,076	0,512
14	2,12	0,48	4,72	15,72	74,24	59,43	4,35	3,64	122,00	0,156	0,567
15	2,00	0,46	4,45	10,53	38,12	35,25	1,62	1,08	110,00	0,082	0,483
16	1,48	0,25	3,56	11,12	24,45	31,74	1,28	0,85	70,00	0,109	0,614
$\bar{X} \pm m$	1,77± 0,17	0,35± 0,06	4,02± 0,33	11,47± 1,52	45,16± 10,51	40,81± 6,30	2,19± 0,72	1,52± 0,71	89,50± 15,76	0,11± 0,02	0,54± 0,03
CV	18,76	37,55	16,60	26,59	46,55	30,86	65,92	93,64	35,21	34,13	10,70

Матрицы, соответствующие уровню выраженности действия экологических факторов на фитохимический состав, различаются (R^2m от 0,368 у окопника шершавого до 0,508 у синяка обыкновенного). По результатам статистического анализа изменчивость структуры связей (размах варьирования) снижается в ряду: с. обыкновенный > м. мягкая > о. кавказский > о. шершавый (рис. 44).

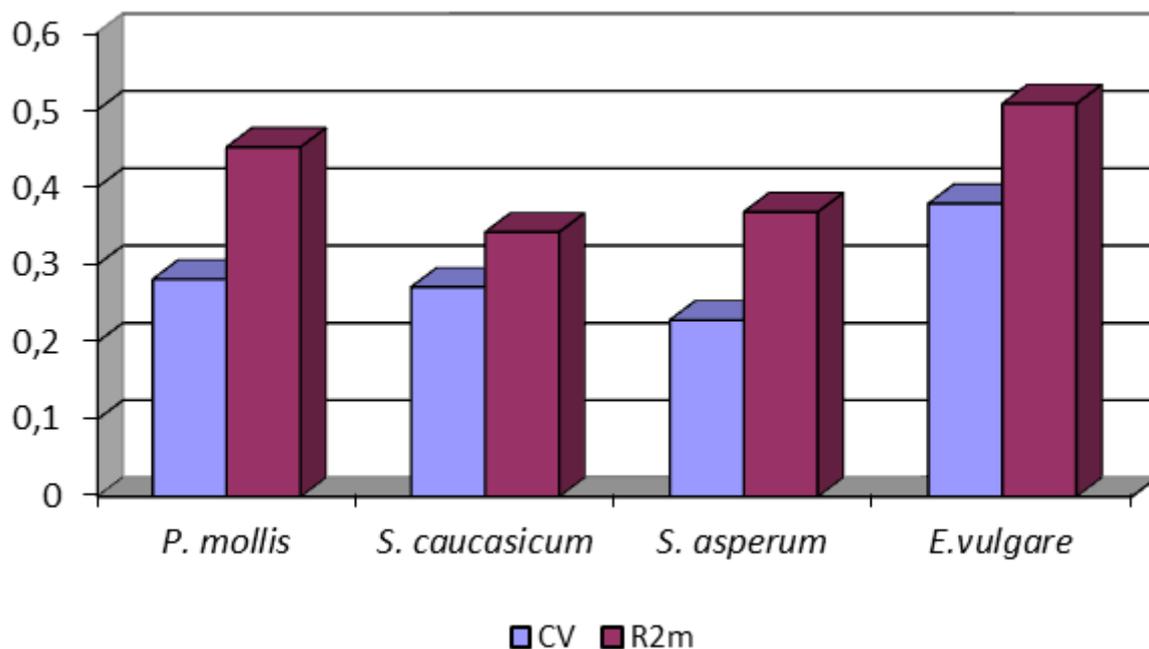


Рис. 44. Соотношение уровня варьирования компонентов фитохимического состава видов (CV) и среднего коэффициента детерминации (R^2m).

Максимальные среди исследованных видов R^2m (0,51) и CV (37,9%) имеет *E. vulgare*, минимальные (соответственно 0,37 и 22%) - *S. asperum*.

Различные уровни изменчивости компонентов фитохимического состава (N, K и аллантиина - низкая и средняя вариабельность; P, Cu, Zn, витамин C – высокая; Mn, Pb, Mo, алкалоиды - очень высокая) подтверждают генетическую детерминированность процессов поглощения элементов питания и видовую специфику накопления N, K и аллантиина (рис. 45).

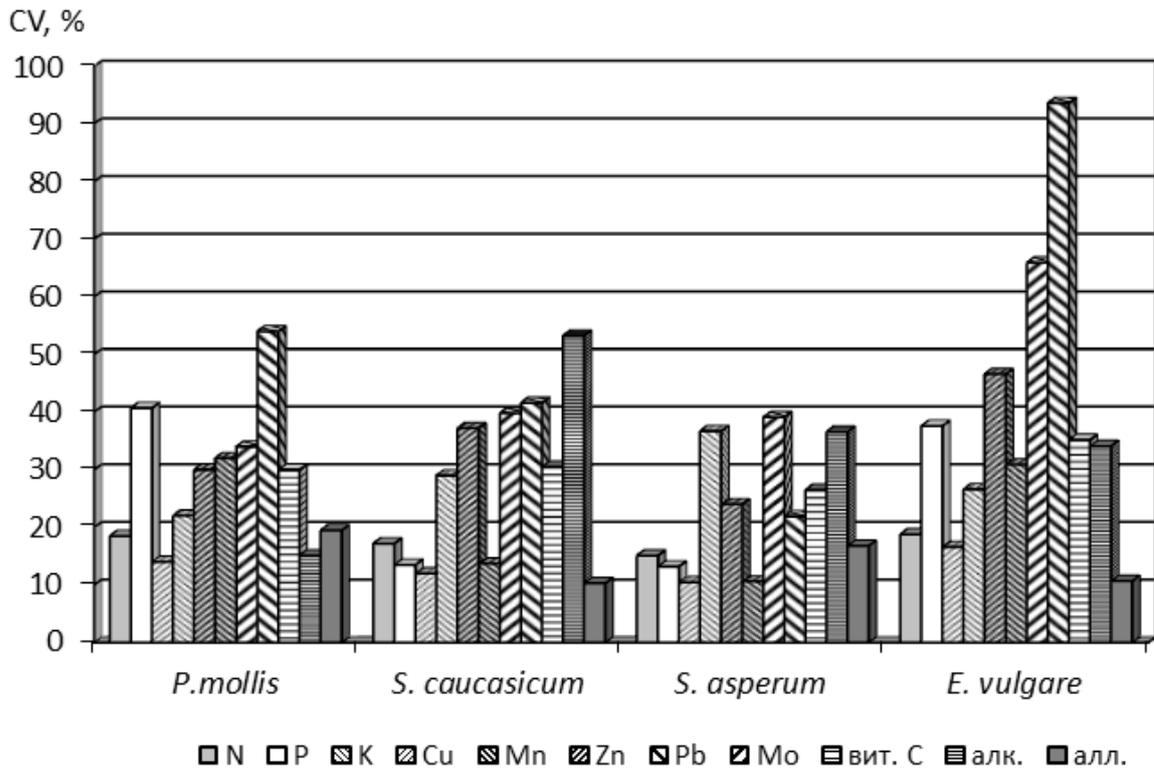


Рис. 45. Уровень межвидовой изменчивости химического состава надземной фитомассы видов бурачниковых.

Выявлена корреляционная зависимость между содержанием компонентов фитохимического состава и климатическими факторами, в частности, температурой и осадками, влияющими на содержание макро-, микроэлементов и антиоксидантов в надземной фитомассе всех исследованных видов (рис. 46, 47).

Значимая связь высоты над уровнем моря и фитохимического состава установлена только для окопника шершавого и синяка обыкновенного (рис. 48). В надземной части медуницы и окопника кавказского высотный фактор влияет только на содержание витамина С ($r^2=0,74-0,81$) и алкалоидов ($r^2=0,54-0,75$).

Уровень содержания гумуса оказывает наибольшее влияние на химический состав растений всех исследованных видов (рис. 49).

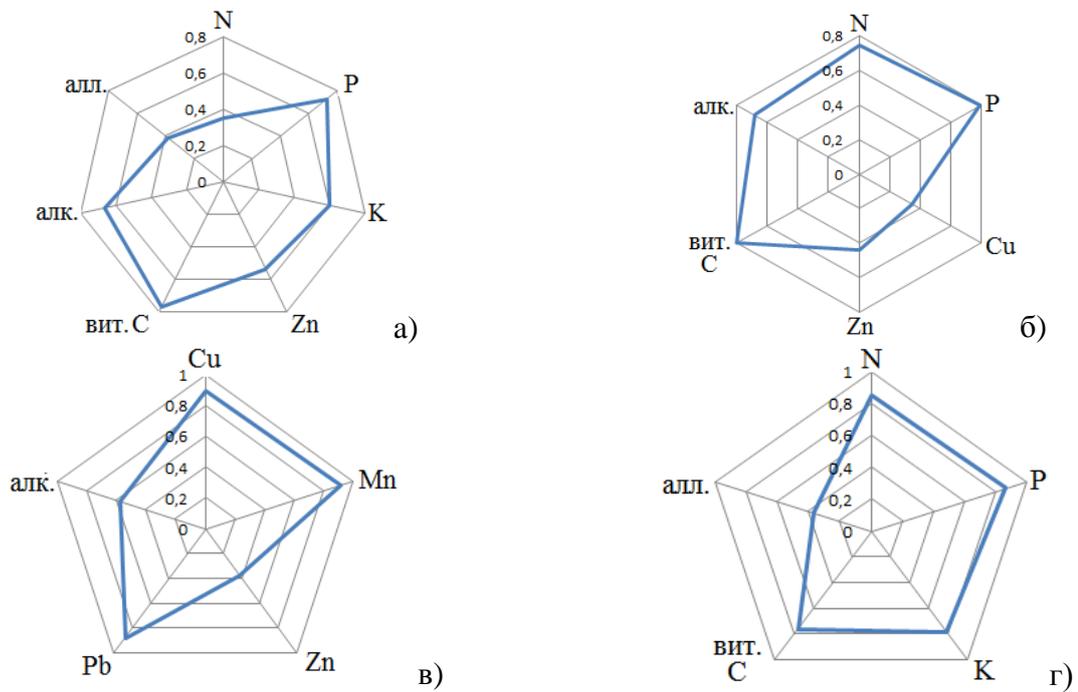


Рис. 46. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от температуры.

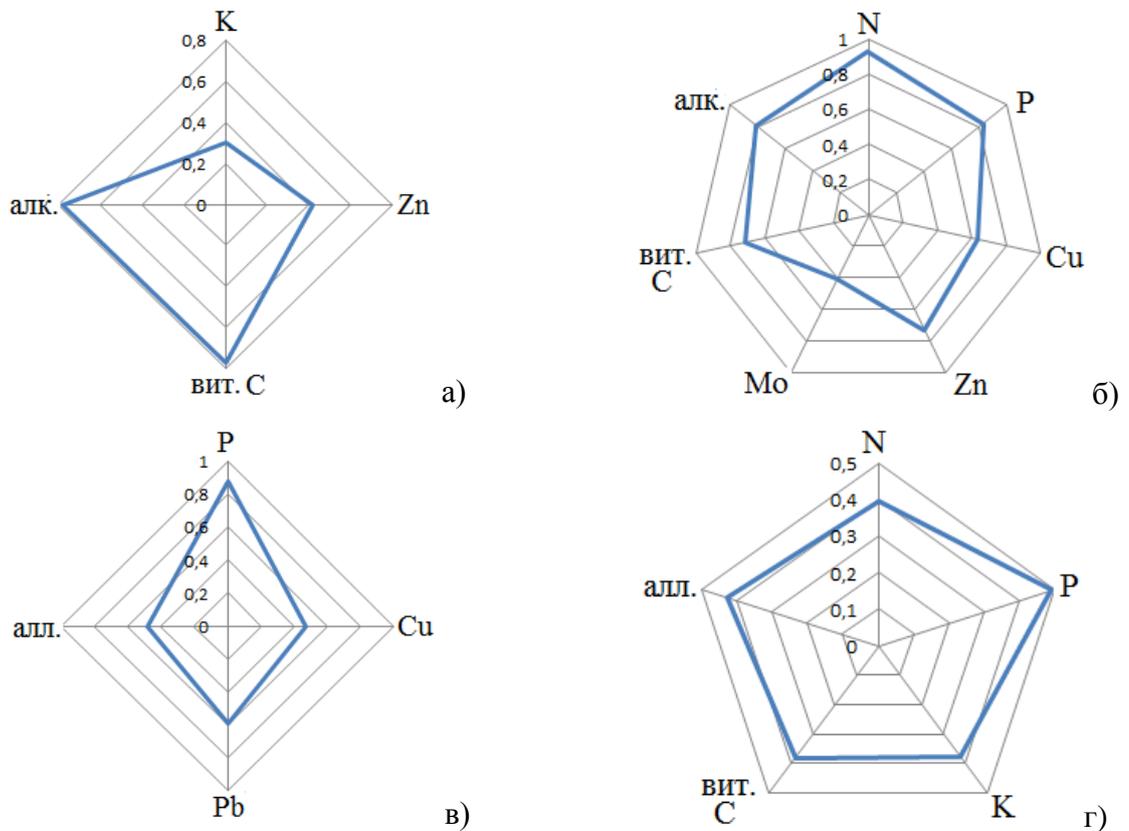


Рис. 47. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от осадков.

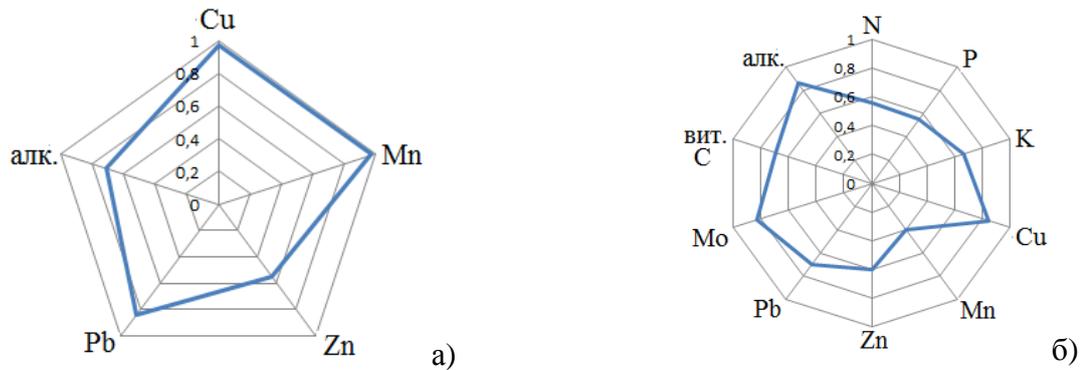


Рис. 48. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *S. asperum* (а) и *E. vulgare* (б) от высоты над уровнем моря.

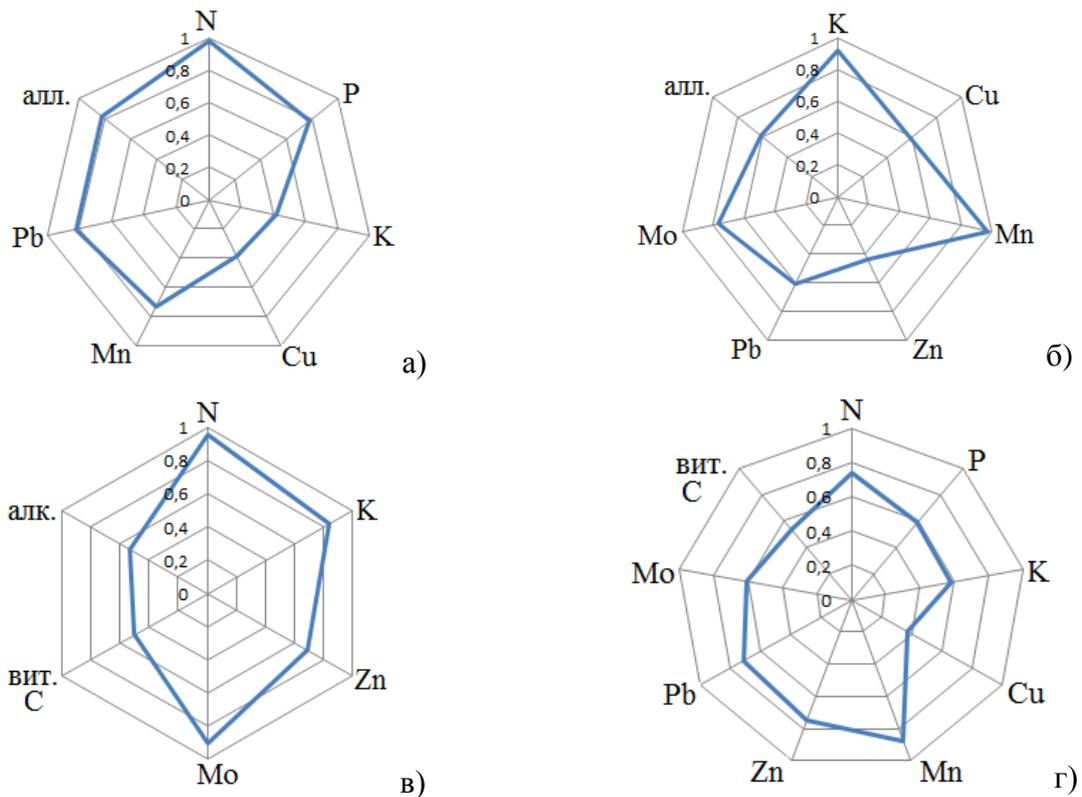


Рис. 49. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от содержания гумуса.

Положительные корреляции между содержанием гумуса и аккумуляцией ТМ в фитомассе обусловлены высокой комплексообразующей способностью растворимых гумусовых веществ (Бесланев и др., 2012).

Содержание в почве подвижного фосфора и обменного калия коррелирует с многими компонентами фитохимического состава исследованных ви-

дов (рис. 50, 51) за исключением синяка обыкновенного, для которого отмечена заметная корреляция подвижного фосфора только с аллантином ($r^2=0,43$).

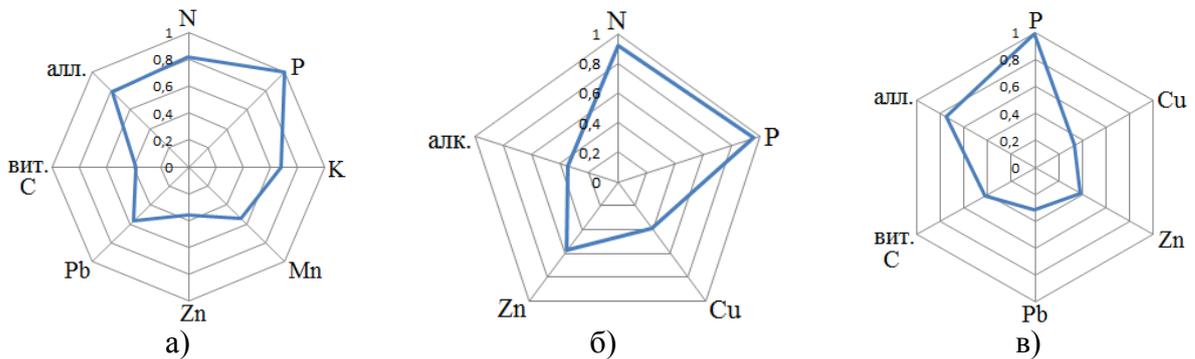


Рис. 50. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) от содержания в почве подвижного фосфора.

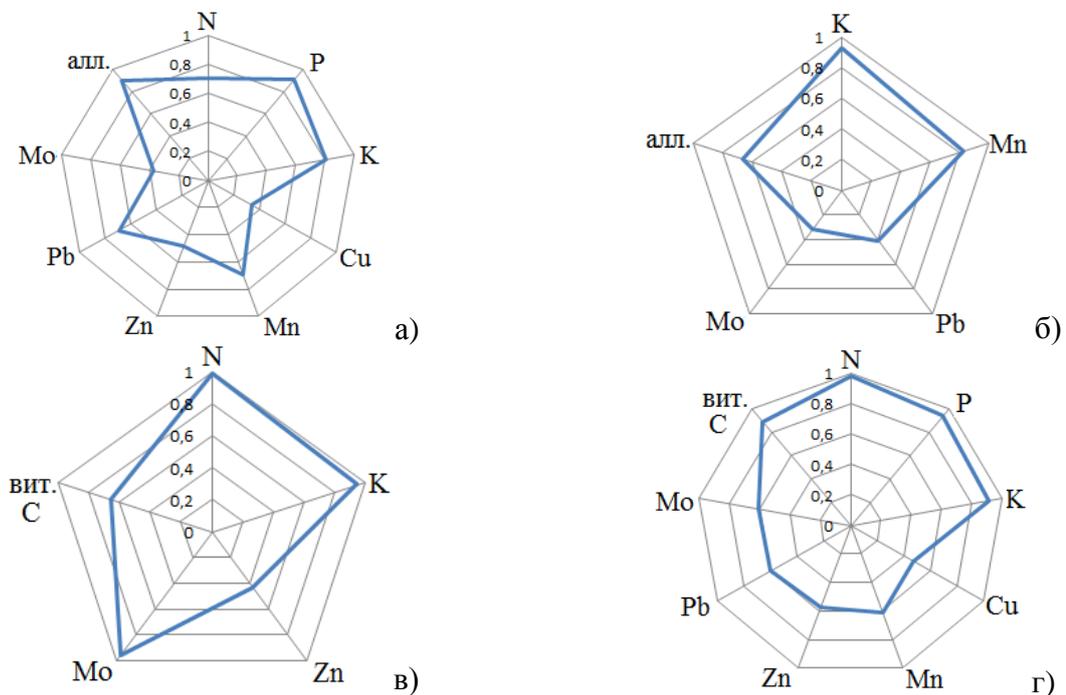


Рис. 51. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от содержания в почве обменного калия.

Анализ корреляций между содержанием подвижных форм ТМ в почве

и фитомассе доказывает прямую зависимость уровня накопления ТМ в растениях от содержания их подвижных форм в почве.

Поглощение одного металла из почвы сопряжено с поглощением других металлов, вследствие чего корреляции между металлами в растениях высокие. Под действием ТМ в фитомассе одновременно или по отдельности изменяется содержание азота, фосфора и калия.

Высокий уровень корреляции между ТМ в почве и накопление антиоксидантов в растениях отмечается, как правило, для одного из изученных метаболитов (в м. мягкой – для аллантаина, в о. шершавом и кавказском – для алкалоидов). Исключением является с. обыкновенный (алкалоиды + витамин С) (рис. 52-56).

Изученные виды являются аккумуляторами тяжёлых металлов и способны концентрировать их в надземной части без видимых признаков угнетения, что подтверждается высокой жизненностью ценопопуляций *E. vulgare* на террасах хвостохранилища ТВМК. Специфические механизмы поглощения, влияние на поступление ТМ в органы растений других ионов, аддитивное, антагонистическое и синергическое взаимодействие микроэлементов в почвенном растворе и тканях лежат в основе тесной связи между содержанием микроэлементов в почве и надземной фитомассе (Титов и др., 2011).

Полученные результаты свидетельствуют о важной роли внешних факторов в формировании химического состава растений, о видовой специфике адаптации к условиям экотопов, обусловленной корреляцией между накоплением антиоксидантов и эндогенными факторами.

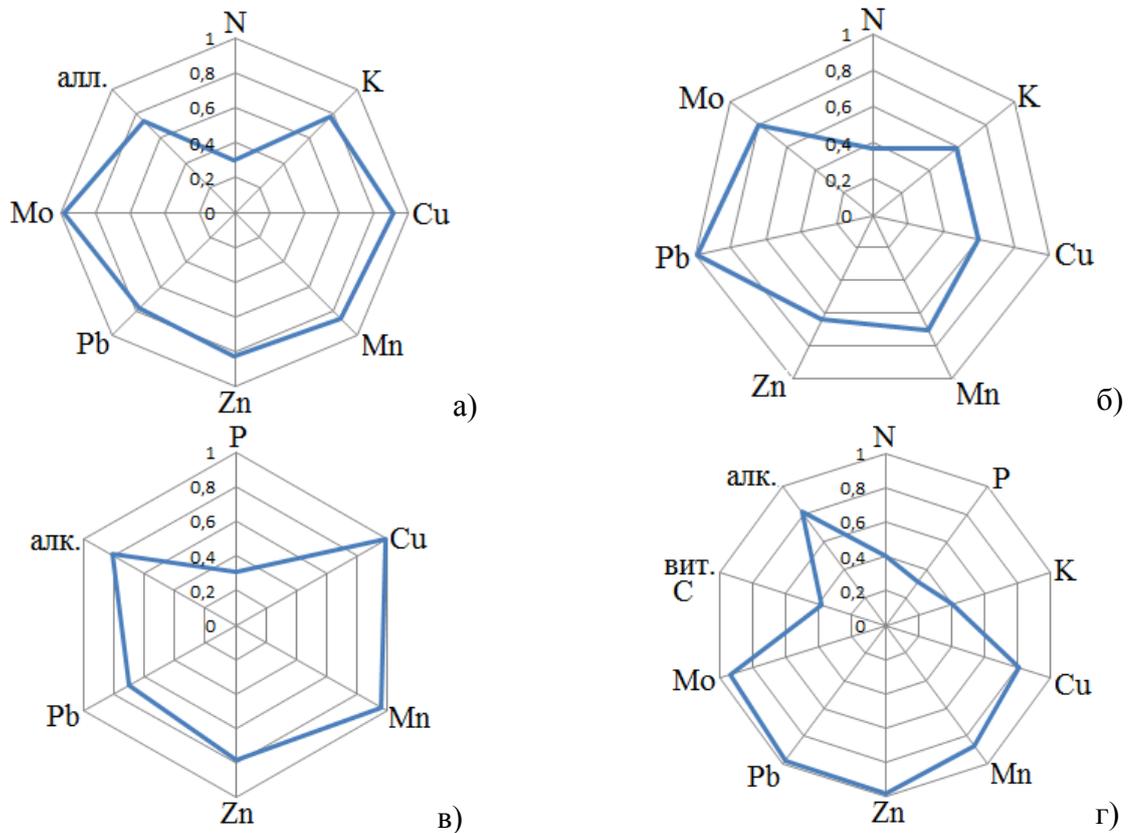


Рис. 52. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от содержания в почве подвижных форм меди.

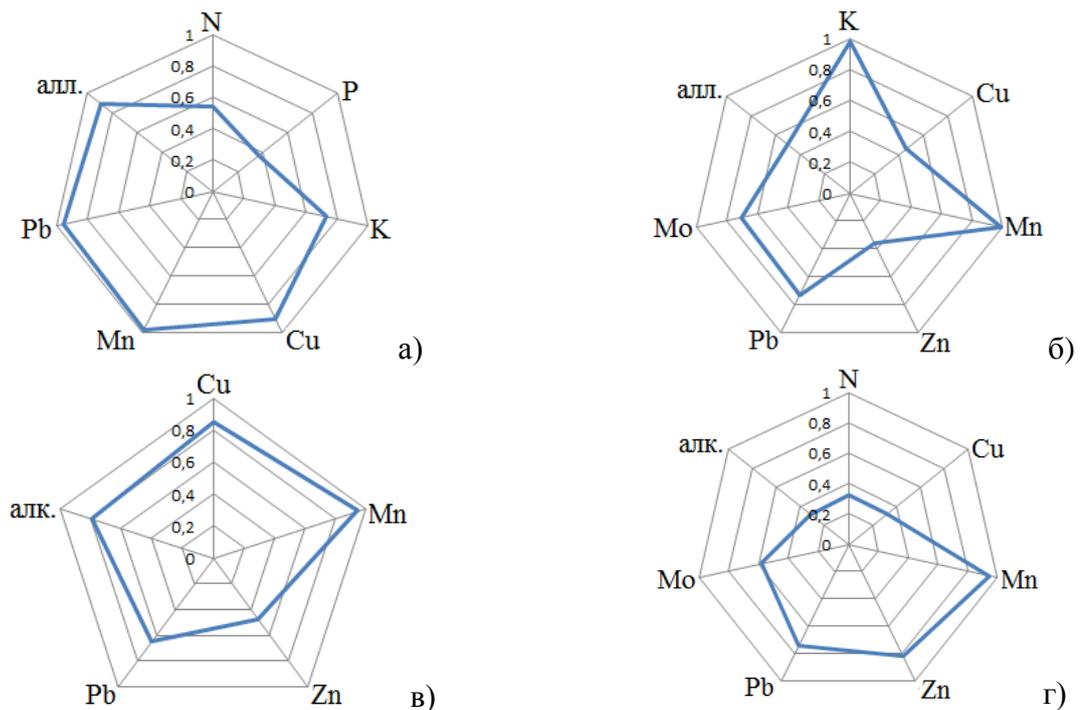


Рис. 53. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от содержания в почве подвижных форм марганца.

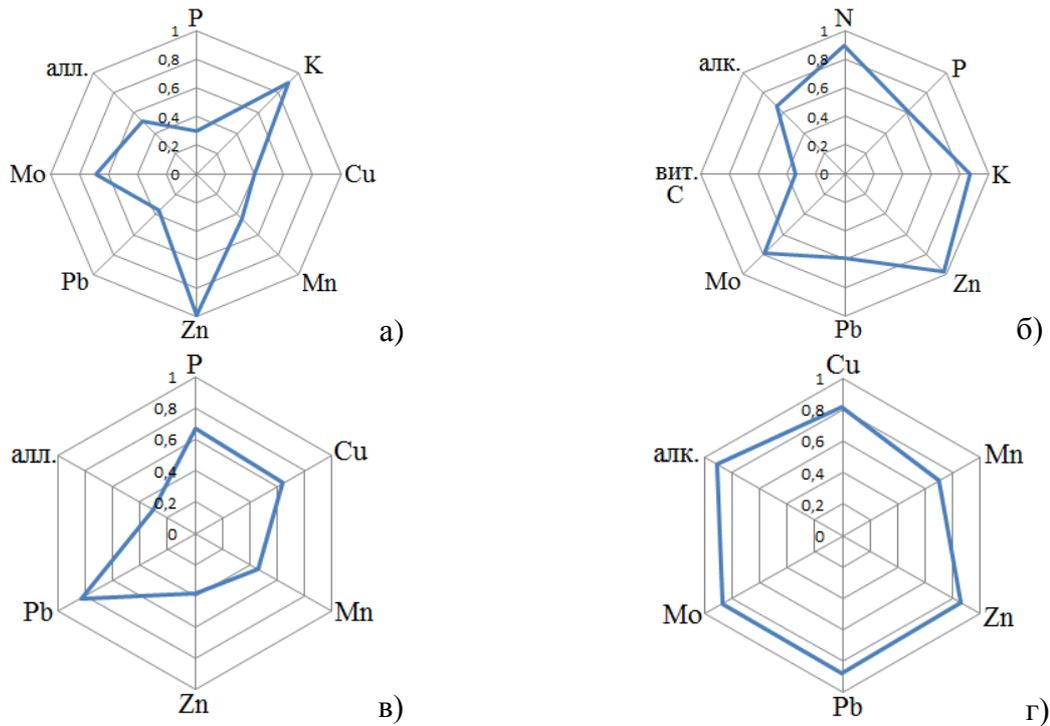


Рис. 54. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от содержания в почве подвижных форм цинка.

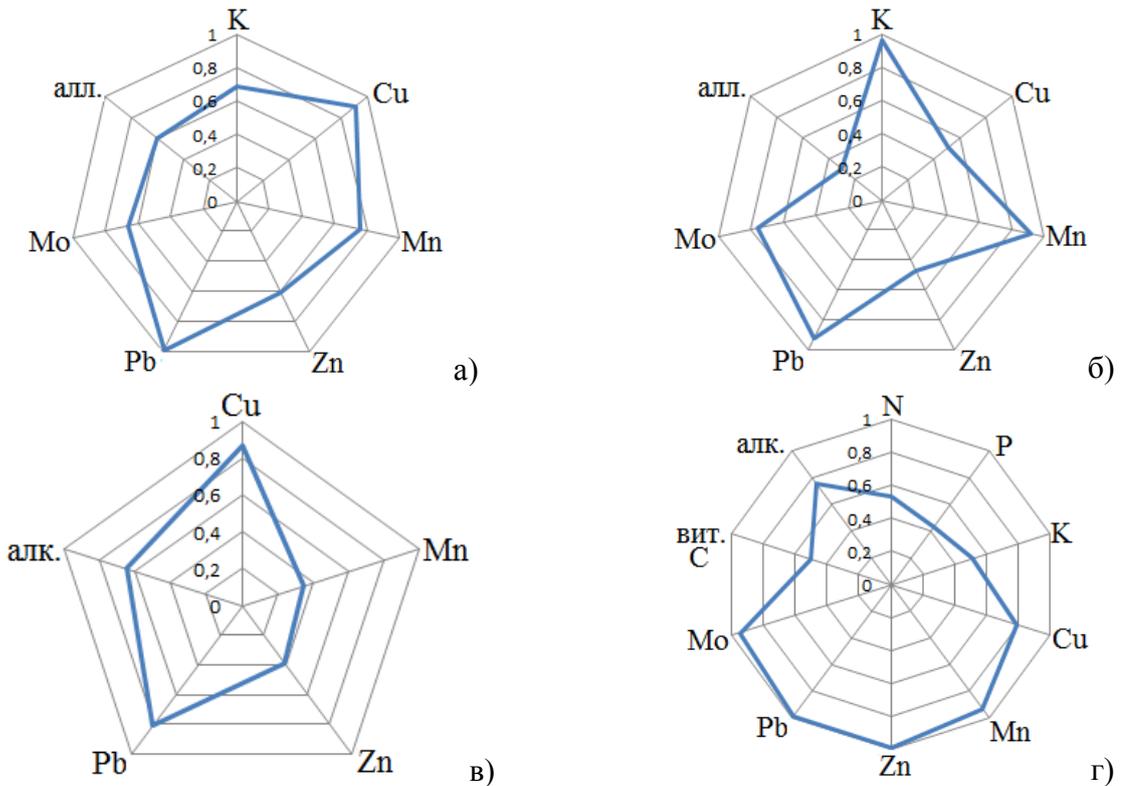


Рис. 55. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от содержания в почве подвижных форм свинца.

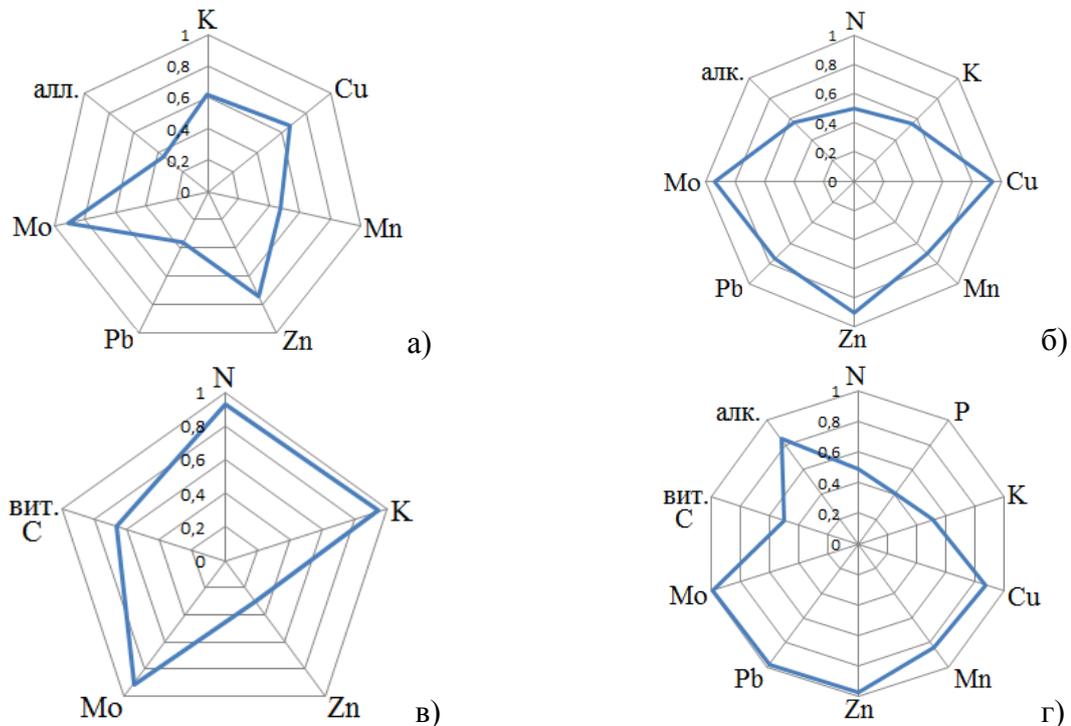


Рис. 56. Модели зависимости накопления компонентов химического состава (r^2) надземной фитомассы *P. mollis* (а), *S. caucasicum* (б), *S. asperum* (в) и *E. vulgare* (г) от содержания в почве подвижных форм молибдена.

Так, для м. мягкой, о. кавказского и с. обыкновенного выявлен высокий уровень корреляции содержания витамина С в надземной фитомассе с климатическими факторами и высотой н. у. м. Сила корреляции снижается в ряду:

$T=O>B>P_2O_5>K_2O>\Gamma>Zn$ для *P. mollis*,

$T=B>O>Zn>P_2O_5>Mo>K_2O$ для *S. caucasicum*,

$T=O>B>P_2O_5>K_2O>\Gamma>Zn>Pb=Mo>Cu>Mn$ для *E. vulgare*.

В надземной массе *S. asperum* содержание витамина С более тесно коррелирует с эдафическими факторами: $Mo=K_2O>\Gamma>P_2O_5>O$.

Содержание алкалоидов и аллантаина также характеризуется видоспецифичными уровнями корреляции. Уровень накопления алкалоидов в фитомассе м. мягкой и о. кавказского тесно коррелирует с климатическими и орографическими факторами:

$O>B>T>P_2O_5=K_2O>Pb$ для м. мягкой,

O>T>B>Zn>Mo>P₂O₅>Г>Cu>Mn=Pb для о. кавказского.

Для о. шершавого и с. обыкновенного, произрастающих в условиях более загрязнённых почв, уровень накопления алкалоидов зависит, главным образом, от содержания тяжёлых металлов в почве:

Cu>Mn>B>Pb>T>Г>K₂O>Zn>Mo для о. шершавого,

Zn>Mo=B>Pb>Mn>P₂O₅=K₂O>Г для с. обыкновенного.

Уровень накопления аллантаина определяется в основном эдафическими факторами. Сила корреляции аллантаина с эндогенными факторами снижается в ряду:

K₂O=Mn>Г>P₂O₅>Cu>Pb>Zn>Mo=T для м. мягкой,

K₂O>Г>Mn>P₂O₅>Pb>Mo>T для о. кавказского,

P₂O₅>O>Zn>Mo=K₂O для о. шершавого,

P₂O₅=O>T>Zn>B>Г>K₂O для с. обыкновенного.

Для всех изученных видов бурачниковых характерна высокая степень сходства матриц по температуре, гумусу и калию. Для м. мягкой и окопников установлено значительное сходство по структуре связей матриц по всем факторам. Существенные различия установлены в дисперсиях матриц *E. vulgare* - *P. mollis* и *E. vulgare* - *S. caucasicum* по O и P₂O₅, *E. vulgare* - *P. mollis*, *E. vulgare* - *S. caucasicum*, *E. vulgare* - *S. asperum* – по B, Cu, Mn, Zn, Pb, Mo. Степень сходства матриц снижается в ряду: *P. mollis* - *S. caucasicum*, *S. caucasicum* - *S. asperum*, *P. mollis* - *S. asperum*, *S. asperum* - *E. vulgare*, *S. caucasicum* - *E. vulgare*, *P. mollis* - *E. vulgare* (ПРИЛОЖЕНИЕ 22).

На основе полученных результатов разработана модель влияния эндогенных факторов на фитохимический состав видов бурачниковых (ПРИЛОЖЕНИЕ 23).

Кластерный анализ позволил выявить общие закономерности поглощения и накопления элементов химического состава исследуемых видов: уровень накопления ТМ зависит от их содержания в почве; витамина С и алкалоидов – от содержания ТМ в почве и фитомассе; аллантаина и азота – от содержания фосфора в фитомассе, количества осадков, содержания ТМ в фи-

томассе и почве; климатические факторы, высота н. у. м. и содержание подвижного фосфора в почве связаны с химическим составом растений в наименьшей степени (рис. 57).

В химическом составе надземной фитомассы представителей сем. Бурачниковые установлены тесные связи между алкалоидами, аллантоином, молибденом, свинцом и азотом (рис. 58).

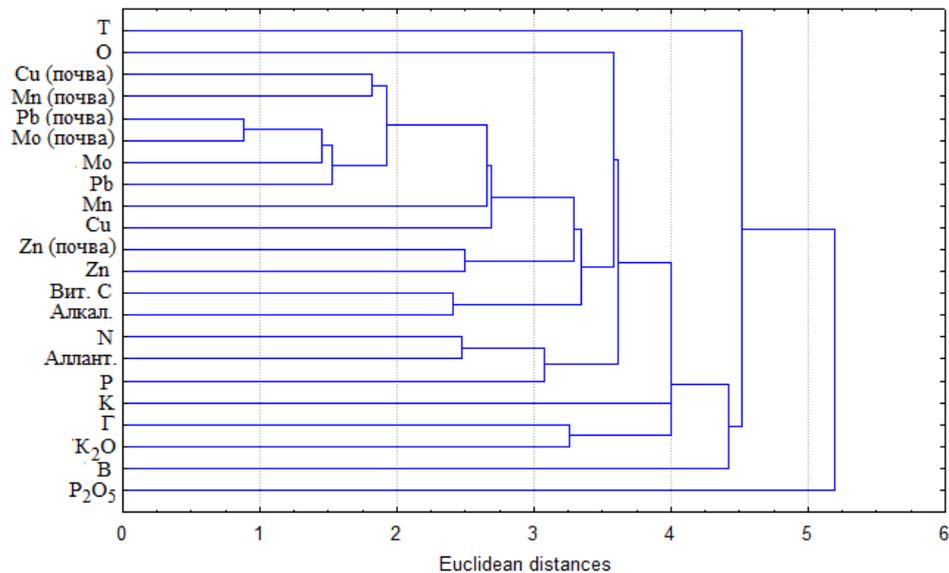


Рис. 57. Дендрограмма кластеризации и межкластерные расстояния между экологическими факторами и компонентами химического состава надземной фитомассы видов Boraginaceae.

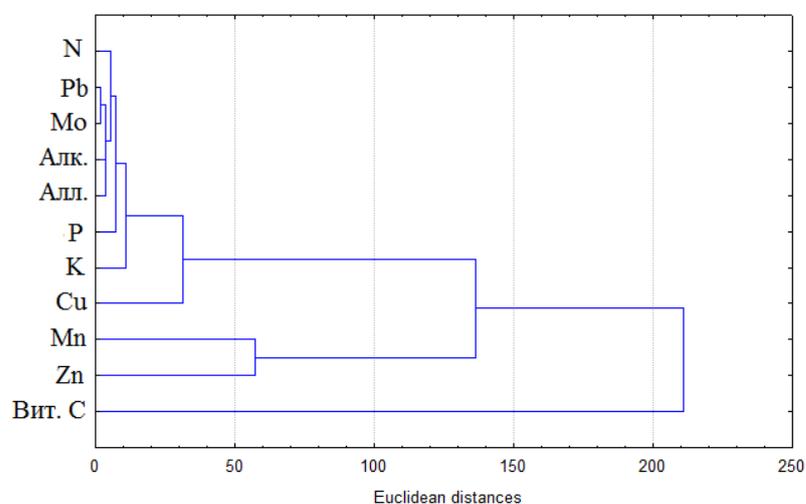


Рис. 58. Дендрограмма кластеризации и межкластерные расстояния между компонентами химического состава надземной фитомассы видов Boraginaceae.

Тесная связь накопления алкалоидов, витамина С и аллантаина в фитомассе с содержанием подвижных форм меди, молибдена, свинца, цинка и молибдена в почве свидетельствует о функциональной перестройке химического метаболизма и индукции синтеза компонентов антиоксидантной системы в условиях стресса (Гуськов и др., 2002, Ловкова и др., 2008, Лукаткин и др., 2013, Чистяков и др., 2008, Gremigni et al, 2003, Poongothai, Shubashini, 2013, Rai et al, 2005, Zhang et al, 2017).

Тип экологической стратегии растений определяется направленностью метаболических процессов, особенностями химического состава (Пьянков и др., 2001, Сибгатуллина, Валеева, 2013, Лугманова и др., 2009) и закономерностями поглощения металлов (Сибгатуллина, Валеева, 2013). По суммарному накоплению ТМ исследованные виды образуют ряд: *S. asperum* > *S. caucasicum* > *E. vulgare* > *P. mollis*. Это позволяет отнести *P. mollis* к R-стратегам, *S. caucasicum* и *E. vulgare* – к С-стратегам, а *S. asperum* – к S-стратегам. RS-стратегия *P. mollis* подтверждается минимальным накоплением цинка и свинца (R) и максимальным – калия (S). RS-стратегия *E. vulgare* подтверждается минимальным накоплением Zn и максимальным – Pb. Для *S. asperum* и *S. caucasicum* как CRS-стратегов характерна максимальная суммарная аккумуляция Zn и Pb. Накопление алкалоидов является подтверждением ценотической пациентности (S) изученных видов Boraginaceae.

Выводы по главе 5

Адаптация листьев к условиям стресса проявляется в уменьшении их размеров, увеличении количества основных эпидермальных клеток, устьиц, трихом, в т. ч. железистых, и длины кроющих волосков. Адаптационный потенциал листьев изученных видов обусловлен высокой изменчивостью структурных элементов эпидермиса. Таксономическое значение имеют форма основных клеток эпидермиса, тип устьичного аппарата, тип и строение трихом.

Биохимическая адаптация растений к стрессу обусловлена изменением

накопления алкалоидов и аллантаина в органах растений. Содержание алкалоидов в надземной фитомассе снижается в ряду *S. caucasicum* > *S. asperum* > *E. vulgare* > *P. mollis*, а в подземной – *S. caucasicum* > *S. asperum* > *E. vulgare* > *P. mollis*. Содержание алкалоидов в надземной фитомассе характеризуется умеренной и заметной вариабельностью, а в подземной - варьирует слабо. Установлены корреляционные связи между накоплением алкалоидов в побегах, температурой и суммой осадков. Сила связи между накоплением алкалоидов и содержанием микроэлементов в фитомассе варьирует от высокой (Cu, Zn, Mo) до средней (Mn, Pb).

Синтез и накопление аллантаина в органах растений зависят от содержания азота в почве, температуры, осадков, освещённости, фазы вегетации. Содержание аллантаина в побегах и корнях минимально в фазе плодоношения, но резко увеличивается в конце вегетации. В целом уровень накопления аллантаина в корнях снижается в ряду *S. asperum* > *S. caucasicum* > *P. mollis* > *E. vulgare*, а в побегах *S. asperum* > *P. mollis* > *E. vulgare* > *S. caucasicum*. Связь между аллантаином и алкалоидами в надземных органах и корнях в течение вегетации снижается в ряду: *E. vulgare* > *P. mollis* > *S. asperum* > *S. caucasicum*.

Содержание гумуса и подвижных форма ТМ в почве в наибольшей степени влияет на фитохимический состав растений, в частности на содержание N, P, K, аллантаина и алкалоидов. В надземной части исследуемых видов отмечена корреляция витамина С с климатическими факторами и высотой н. у. м.

Особенности накопления тяжелых металлов подтверждают типы экологической стратегии изученных видов (RS - *P. mollis*, CRS - *E. vulgare*, *S. asperum*, *S. caucasicum*).

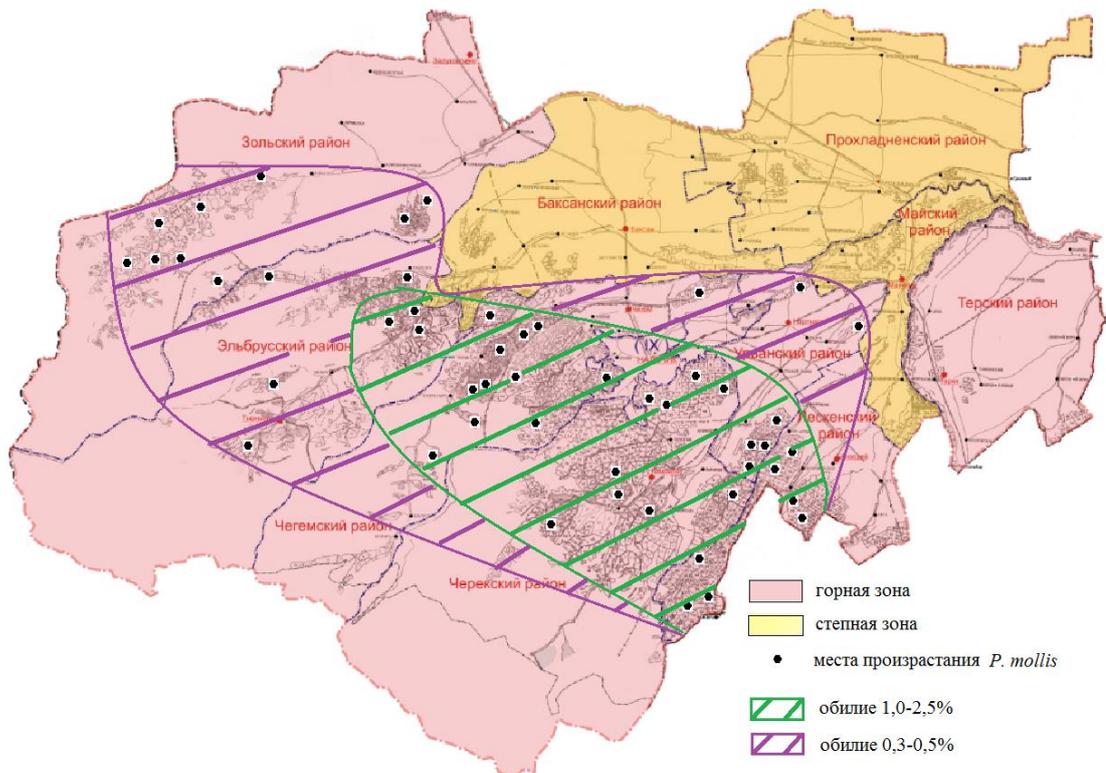
Глава 6. Расширение сферы хозяйственного использования видов *Boraginaceae*

6.1 Сырьевая база видов *Boraginaceae* на территории КБР

P. mollis произрастает преимущественно в лесостепном поясе КБР. Ценопопуляции *P. mollis* приурочены к буковым, дубовым и дубово-хвойным лесам. Дубовые леса (дуб черешчатый) представлены немногочисленными рошицами в лесостепном поясе и пойменными дубравами в степном. Дубовые леса встречаются в верхней части пояса широколиственных лесов на высоте 1300-2000 м н. у. м. (Чегемское и Черекское ущелья). Буковые леса (бук восточный) распространены на высоте 500-1700 м н.у.м. (Шагапсоев, 2015). Общая площадь дубовых лесов на территории КБР составляет 764,65, а буковых - 274,69 км². Большая часть дубовых и буковых лесов находится в предгорьях на склонах до 20°. В Кабардино-Балкарии основной породой, подвергающейся рубке, является бук восточный, что объясняет существенное сокращение его площади (на четверть) по состоянию лесопокрытой площади на 1986 г. (Темботова и др., 2012).

На основе собственных исследований и литературных данных составлен ареал *P. mollis* на территории КБР (рис. 59).

На 1 м² встречается от 1 до 5 генеративных растений. Масса сырья (листья) варьирует от 20,83 до 62,45 г/м², а средняя урожайность - 47,95 г/м² в воздушно-сухом весе. Эксплуатационные запасы сырья медуницы на территории КБР составляют 0,30 т, возможная ежегодная заготовка — 0,10 т (табл. 29).

Рис. 59. Ареал *P. mollis* на территории КБР.Таблица 29 - Запасы сырья *P. mollis*

Район КБР	Количество учётных площадок, шт.	Площадь, м ²	Урожайность (возд.-сухой вес), г/м ²	Эксплуатационный запас (возд.-сухой вес), кг	Возможная ежегодная заготовка, кг*
Зольский	9	1200	48,83±2,12	53,51	17,84
Эльбрусский	8	1380	50,12±1,67	64,56	21,52
Чегемский	12	1750	42,45±2,20	66,59	22,20
Черекский	9	950	55,60±2,14	48,75	16,25
Урванский	6	840	40,18±1,45	31,32	10,44
Лескенский	7	920	50,51±2,38	42,09	14,03
Итого	51	7040	47,95±2,32	306,82	102,28

*С учётом восстановления запасов за 2 года

Наиболее перспективен сбор травы медуницы в Чегемском, Эльбрусском и Зольском районах КБР. Относительно низкие эксплуатационные запасы *P. mollis* на территории КБР обусловлены рядом факторов, связанных с хозяйственной деятельностью (рубка лесов, выпас, неконтролируемые лекарственные сборы) и биоэкологическими особенностями вида (относительно

слабая экологическая пластичность, пространственная изолированность популяций, низкое проективное покрытие, требовательность к увлажнению, жизненная стратегия построена на совместном произрастании с другими видами под пологом лесных древесных растений). Для рационального использования ценопопуляций *P. mollis* необходим контроль состояния существующих и выявление новых местообитаний, изучение возможностей культивирования медуницы в ботанических садах, организация специальных микрозаказников в месте произрастания вида, контроль лекарственных сборов с учетом периода восстановления запасов.

Распространение *S. asperum* на территории КБР неравномерно. Наименьшая встречаемость отмечена для степной зоны (0,1-0,2%), наибольшая – для предгорной (2,5-8%) (рис. 60).

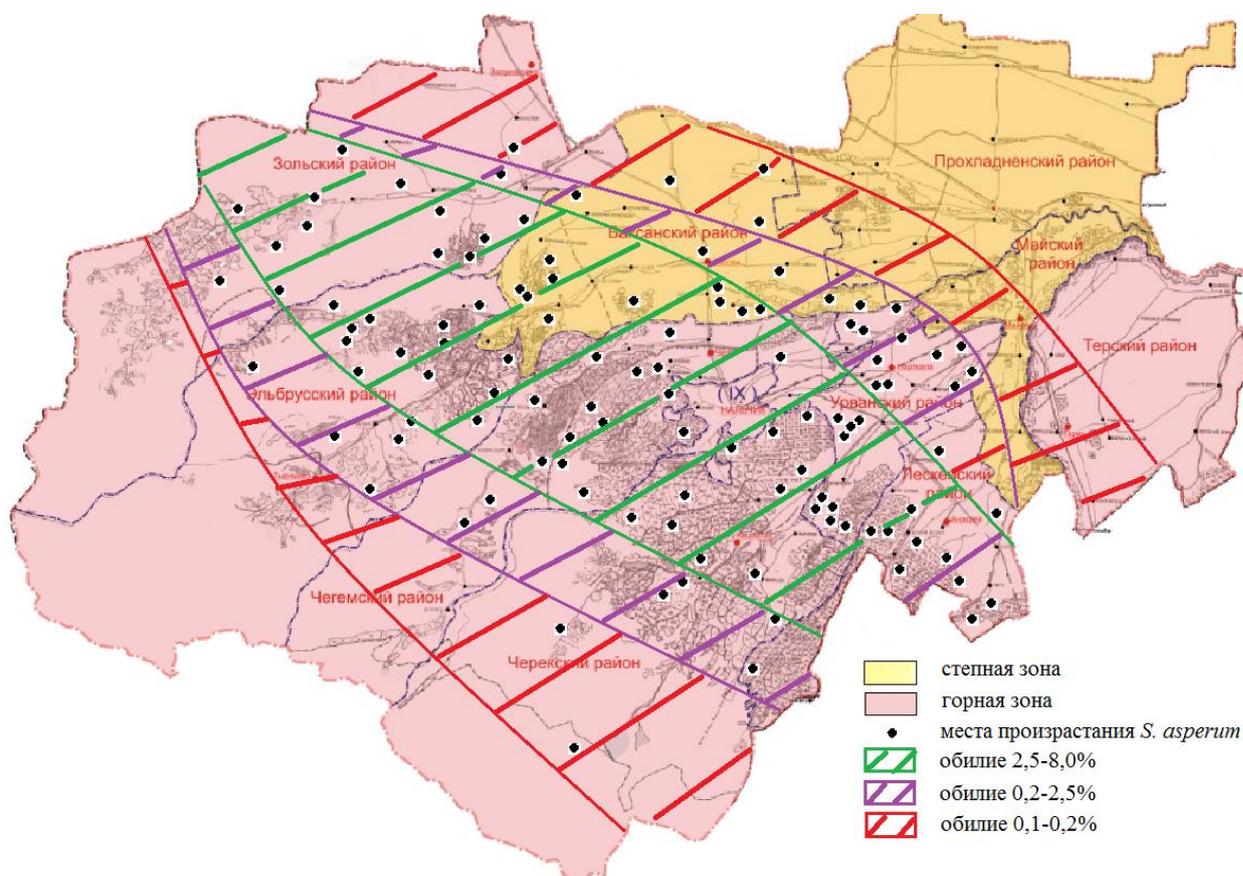


Рис. 60. Ареал *S. asperum* на территории КБР.

Исходя из этого, эксплуатационные запасы *S. asperum* (корневища с корнями) рассчитаны для предгорной и среднегорной зон КБР. Средняя уро-

жайность корневищ с корнями составляет 0,46 кг/м², эксплуатационный запас - 1,59 т, а ежегодная заготовка - 0,27 т. Эксплуатационный запас травы окопника шершавого на территории КБР составляет 1,74 т, а возможная ежегодная заготовка - 0,87 т (табл. 30).

Таблица 30 - Запасы сырья *S. asperum*: в числителе трава, в знаменателе корневища с корнями

Район КБР	Площадь, га	Урожайность (возд.-сухой вес), кг/м ²	Эксплуатационный запас (возд.-сухой вес), кг	Возможная ежегодная заготовка, кг*
Зольский	0,12	<u>0,46±0,12</u>	<u>264,0</u>	<u>132,0</u>
		0,36±0,10	192,0	32,0
Эльбрусский	0,14	<u>0,42±0,14</u>	<u>196,0</u>	<u>98,0</u>
		0,40±0,15	140,0	28,0
Чегемский	0,15	<u>0,34±0,11</u>	<u>180,0</u>	<u>90,0</u>
		0,43±0,16	165,0	27,5
Черекский	0,13	<u>0,54±0,13</u>	<u>364,0</u>	<u>182,0</u>
		0,56±0,18	260,0	43,3
Лескенский	0,11	<u>0,47±0,11</u>	<u>274,0</u>	<u>137,0</u>
		0,46±0,11	262,0	44,0
Урванский	0,12	<u>0,38±0,12</u>	<u>168,0</u>	<u>84,0</u>
		0,51±0,12	324,0	54,0
Баксанский	0,14	<u>0,41±0,10</u>	<u>294,0</u>	<u>147,0</u>
		0,47±0,14	247,0	41,2
Итого	0,91	<u>0,43±0,08</u>	<u>1740,0</u>	<u>870,0</u>
		0,46±0,08	1590,0	270,0

*С учётом восстановления запасов травы за 1 год, корней и корневищ за 5 лет.

Наиболее перспективны для сбора сырья окопника шершавого Черекский, Баксанский и Лескенский муниципальные районы. Для рационального использования биологических ресурсов *S. asperum* целесообразна заготовка корневищ и травы, использование зелёной массы природных ценопопуляций в кормовых целях.

Ценопопуляции *S. caucasicum* отмечены на относительно небольшой площади (0,195 га) республики (степная зона) Почвы в границах ареала окопника кавказского луговые и пойменные карбонатные, темно-каштановые на лёгком суглинке с высокой порозностью, нейтральной или слабокислой рН (рис. 61).

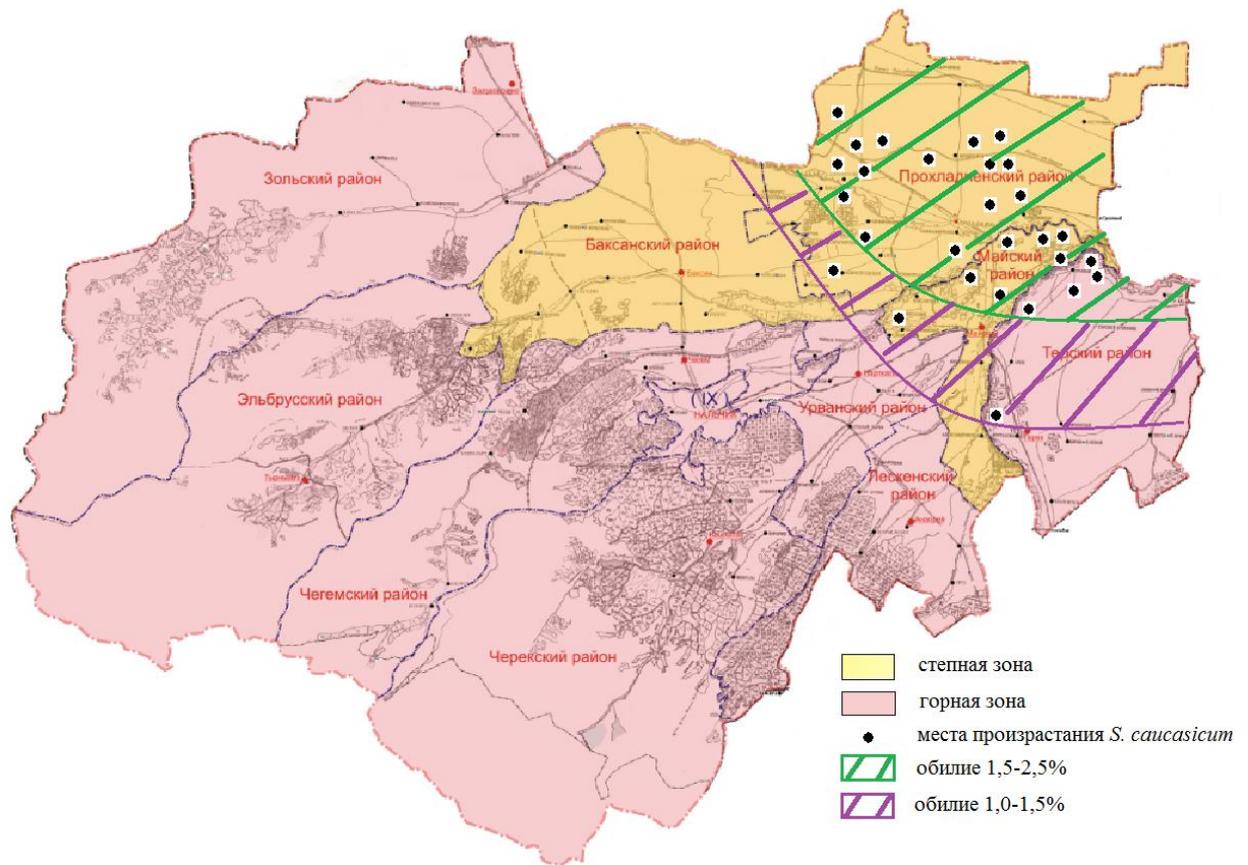


Рис. 61. Ареал *S. caucasicum* на территории КБР.

Эксплуатационный запас корневищ с корнями *S. caucasicum* составляет 0,37 т, а возможная ежегодная заготовка - 0,061 т. Расчётная величина эксплуатационного запаса травы окопника кавказского по нашим оценкам составляет 0,46 т, а возможная ежегодная заготовка – 0,23 т (табл. 31).

Наиболее перспективны сборы травы окопника кавказского в Прохладненском районе республики. Сборы корней ввиду их низкой урожайности нецелесообразны. Для рационального использования *S. caucasicum* возможно создание плантаций многоцелевого (кормового и медоносного) назначения. В связи с тем, что урожайность *S. caucasicum* слабо зависит от погодных условий, зелёная масса менее питательна, чем у *S. asperum*, природные ценопопуляции окопника кавказского можно использовать для мульчирования почв под сельскохозяйственные культуры.

Таблица 31 - Запасы сырья *S. caucasicum*, в числителе трава, в знаменателе корневища с корнями

Район КБР	Площадь, га	Урожайность (возд.-сухой вес), кг/м ²	Эксплуатационный запас (возд.-сухой вес), кг	Возможная ежегодная заготовка, кг*
Прохладненский	0,128	<u>0,36±0,05</u>	<u>332,8</u>	<u>166,4</u>
		0,32±0,06	256,0	42,7
Майский	0,042	<u>0,38±0,10</u>	<u>75,6</u>	<u>37,8</u>
		0,27±0,04	79,8	13,3
Терский	0,025	<u>0,39±0,09</u>	<u>52,7</u>	<u>26,3</u>
		0,23±0,05	32,5	5,4
Итого	0,195	<u>0,38±0,08</u>	<u>461,1</u>	<u>230,5</u>
		0,27±0,05	368,3	61,4

*С учётом восстановления запасов травы за 1 год, корней и корневищ – за 5 лет.

На территории КБР места произрастания с. обыкновенного отмечены в антропогенно нарушенных луговых фитоценозах до высоты 2300 м н.у.м. Благодаря высокой экологической пластичности данный вид успешно адаптировался к техногенным экотопам (хвостохранилище ТГОК). Поэтому синяк обыкновенный рекомендуется для фиторемедиции. Для рационального использования биологических ресурсов *E. vulgare* на территории КБР целесообразно создание условий для повышения его конкурентоспособности в фитоценозах стационарных пастбищ (рыхление почвы и заделка семян) и техногенных экотопов (создание банка семян для подсева в субстрат).

Таким образом, рекогносцировочные эксплуатационные запасы лекарственного сырья - корней *S. asperum* и *S. caucasicum* составляют соответственно 1,59 и 0,37 т, а травы *P. mollis*, *S. asperum* и *S. caucasicum* – соответственно 0,30; 1,74 и 0,46 т. Исходя из этих величин, на территории КБР целесообразна заготовка корней *S. asperum*, травы *S. asperum*, *S. caucasicum* и *P. mollis* в количестве соответственно 0,27; 0,87; 0,23 и 0,10 т ежегодно. Заготовка корневищ *S. caucasicum* нецелесообразна ввиду малочисленности ценопопуляций данного вида на территории КБР.

6.2 Хозяйственное использование ценопопуляций видов рода *Symphytum*

Несмотря на высокие кормовые достоинства зелёной массы о. шершавого и о. кавказского, главным риском их применения в кормопроизводстве является накопление пирролизидиновых алкалоидов. Пирролизидиновые алкалоиды отличаются высокой стойкостью к внешним воздействиям, поэтому корма из растений бурачниковых не теряют токсичности в процессе технологической обработки (Яковлева, 2008). Обычно отравления наблюдаются при кормлении животных сеном, силосом и сенажом, содержащими надземные части растений бурачниковых. Оценка накопления алкалоидов окопниками важна также и при размещении пасек ввиду высокого риска загрязнения мёда (Betteridge et al, 2005; Cramer et al, 2013, Kempf et al, 2010, Mudge et al, 2015).

В связи с вышеизложенным, практическую значимость имеет анализ зависимости урожайности, кормовой ценности и уровня накопления в зелёной массе окопников пирролизидиновых алкалоидов от климатических и эдафических факторов.

Изучение зависимости урожайности, содержания питательных веществ в зелёной массе окопников от температурного и влажностного режимов и определение экологических факторов, влияющих на уровень накопления алкалоидов в зелёной массе, проведено в 2018-2019 гг. В 2019 г. в степной зоне сумма осадков за год составила 368 мм, в предгорной 522 мм, в горной 383 мм. Среднемесячная температура составила соответственно 12,1; 11,5 и 8,3 °С. 2018 г. был более благоприятным по погодным условиям: сумма осадков в степной, предгорной и горной зонах составила соответственно 515, 575, 472 мм, а среднемесячных температур -11,7; 10,8 и 9,2 °С. (табл. 32).

Таблица 32 – Климатические и эдафические условия мест произрастания ценопопуляций окопников

Вид	№ ЦП	Среднемесячная температура, °С		Сумма осадков за год, мм		pH _{KCl}	Гумус, %	P ₂ O ₅ , мг/кг	K ₂ O, мг/кг	Алкалоиды в фазе цветения, %	
		2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.					зелёная масса	корни
<i>S. caucasicum</i>	5	12,3	12,7	440	332	7,3	3,80	52,60	320,70	0,086	0,446
	6	11,7	12,1	515	368	7,1	3,30	26,80	270,00	0,130	0,325
	7	10,2	11,0	592	544	7,8	2,90	28,00	280,10	0,307	0,239
	8	9,8	11,2	580	530	6,8	4,20	20,50	459,50	0,202	0,358
<i>S. asperum</i>	9	10,8	11,5	574	522	6,4	2,82	60,54	241,22	0,148	0,268
	10	10,2	11,8	515	368	7,0	6,44	26,80	358,14	0,078	0,314
	11	9,2	8,3	472	383	4,5	2,82	20,45	220,51	0,113	0,201
	12	11,7	12,1	515	368	7,4	2,97	28,00	270,10	0,190	0,262

Урожайность зелёной массы *S. asperum* в 2018 г. была несколько выше, чем в более засушливом 2019 г. (I укос на 13,2%, II укос на 32,4%, а в сумме за 2 укоса - на 18,5%). У более засухоустойчивого *S. caucasicum* урожайность зелёной массы в 2019 г. была несколько выше, чем в 2018 г. (I укос на 3,7%, II укос на 4,2%, а в сумме за 2 укоса - на 3,5%). Средняя урожайность зелёной массы *S. asperum* выше, чем у *S. caucasicum*, в 1,25-1,54 раза. Урожайность зелёной массы окопников отличается высокой изменчивостью (табл. 31).

Погодные условия оказывают значительное влияние на химический состав зелёной массы. В 2019 г. в зелёной массе *S. caucasicum* отмечено повышение содержания питательных веществ (среднее по ЦП): сырого протеина на 2,59%, сырого жира – на 0,21%, сырой клетчатки – на 1,07%; БЭВ – на 0,94%. При этом содержание фосфора и калия снизилось соответственно на 0,20 и 0,37% (табл. 33).

Таблица 32 - Урожайность зелёной массы окопников за 2 укоса, I укос в фазе бутонизации-начала цветения, II укос через 1,5 мес. кг/м² (воздушно-сухой вес)

ЦП	2018 г.			2019 г.		
	I укос	II укос	За 2 укоса	I укос	II укос	За 2 укоса
5	0,219	0,066	0,285	0,227	0,072	0,299
6	0,272	0,082	0,354	0,265	0,083	0,348
7	0,380	0,127	0,507	0,392	0,124	0,516
8	0,327	0,110	0,437	0,356	0,122	0,478
$\bar{X} \pm m$	0,299±0,035	0,096±0,014	0,396±0,048	0,310±0,038	0,100±0,013	0,410±0,051
CV, %	23,20	28,47	24,45	24,84	26,93	25,18
9	0,545	0,220	0,765	0,471	0,205	0,676
10	0,462	0,194	0,656	0,420	0,136	0,556
11	0,384	0,167	0,551	0,345	0,110	0,455
12	0,322	0,141	0,463	0,278	0,093	0,371
$\bar{X} \pm m$	0,428±0,048	0,180±0,017	0,609±0,065	0,378±0,042	0,136±0,025	0,514±0,066
CV, %	22,57	18,89	21,46	22,37	36,24	25,58

Таблица 33 – Химический состав зелёной массы *S. caucasicum*, %

Вещество	2018 г.					2019 г.				
	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	$\bar{X} \pm m$	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	$\bar{X} \pm m$
Сырой протеин	14,45	11,24	10,16	10,30	11,54± 1,01	15,42	13,77	12,72	14,61	14,13± 0,58
Сырой жир	3,84	2,96	3,37	3,48	3,41± 0,18	3,97	3,12	3,62	3,76	3,62± 0,18
Сырая клетчатка	19,74	19,21	19,52	18,83	19,32± 0,20	20,41	20,30	21,53	19,34	20,39± 0,45
БЭВ	20,07	20,69	21,84	21,45	21,01± 0,39	21,16	22,44	22,37	21,85	21,95± 0,30
Фосфор	2,65	2,21	2,15	1,93	2,23± 0,15	2,34	2,17	1,99	1,63	2,03± 0,15
Калий	5,53	4,92	4,83	6,22	5,37± 0,32	5,37	4,66	4,28	5,70	5,00± 0,32

В 2019 г. в зелёной массе *S. asperum* отмечено повышение содержания питательных веществ (среднее по ЦП), в частности, сырого протеина на 3%, сырого жира – на 0,24%, сырой клетчатки – на 0,26%; БЭВ – на 2,06%. При этом содержание фосфора и калия снизилось соответственно на 0,45 и 0,42% (табл. 34).

Таблица 34 – Химический состав зелёной массы *S. asperum*, %

Вещество	2018 г.					2019 г.				
	ЦП9	ЦП10	ЦП11	ЦП12	$\bar{X} \pm m$	ЦП9	ЦП10	ЦП11	ЦП12	$\bar{X} \pm m$
Сырой протеин	15,92	21,43	15,68	17,25	17,57± 1,33	19,18	24,61	18,52	20,24	20,64± 1,37
Сырой жир	2,72	3,02	3,10	2,64	2,87± 0,11	2,94	3,12	3,24	3,13	3,11± 0,06
Сырая клетчатка	14,20	14,32	13,66	14,11	14,07± 0,14	14,52	14,68	13,87	14,26	14,33± 0,18
БЭВ	38,36	37,78	42,23	41,54	39,98± 1,12	41,73	40,45	43,20	42,78	42,04± 0,61
Фосфор	5,50	5,14	4,93	5,18	5,19± 0,12	5,20	4,82	4,14	4,80	4,74± 0,22
Калий	4,73	4,86	4,52	4,76	4,72± 0,07	4,31	4,43	4,12	4,36	4,30± 0,07

В зелёной массе о. кавказского и шершавого средняя изменчивость отмечена для сырого протеина и фосфора, Изменчивость сырого жира и калия низкая, остальных веществ - очень низкая (табл. 35).

Таблица 35 – Изменчивость (CV, %) химического состава *S. asperum* и *S. caucasicum*

Вещества	<i>S. asperum</i>			<i>S. caucasicum</i>		
	2018 г.	2019 г.	За 2 года	2018 г.	2019 г.	За 2 года
Сырой протеин	15,16	13,28	15,66	17,33	8,18	15,98
Сырой жир	7,81	4,00	7,02	10,62	10,00	10,03
Сырая клетчатка	2,05	2,47	2,32	2,05	4,39	4,32
БЭВ	5,58	2,92	4,88	3,76	2,69	3,81
Фосфор	4,54	9,28	8,16	13,51	14,96	14,06
Калий	3,03	3,08	5,65	11,97	12,96	12,15

Температурный и влажностный факторы оказывают наиболее значимое

влияние на содержание сырого протеина, сырого жира и БЭВ (рис. 62).

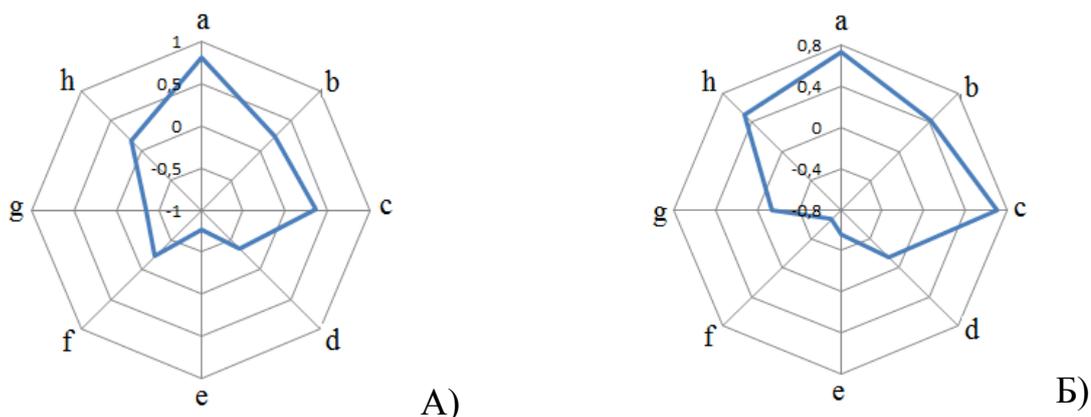


Рис. 62. Зависимость химического состава о. кавказского (А) и о. шершавого (Б) от погодных условий: температура - сырой протеин (а), сырой жир (b), сырая клетчатка (с), БЭВ (d); осадки – сырой протеин (е), сырой жир (f), сырая клетчатка (g), БЭВ (h).

Связь между содержанием питательных элементов и эдафическими факторами варьирует от умеренной (сырой протеин – гумус, $r=0,48$) до сильной (фосфор / калий в зелёной массе - подвижный фосфор / обменный калий, $r=0,78-0,84$).

Наибольшее содержание алкалоидов отмечено в 3-х ЦП: п. Кашхатау, с. Лечинкай, ст. Александровская. Выявлена корреляционная связь между содержанием сырого протеина и алкалоидов в зелёной массе *S. caucasicum* ($r=-0,64$, $r^2=0,41$) и *S. asperum* ($r=-0,57$, $r^2=0,32$). Корреляция между содержанием сырого протеина в зелёной массе и содержанием алкалоидов в корнях для обоих видов высокая: для *S. caucasicum* $r=0,84$ ($r^2=0,71$), для *S. asperum* $r=0,82$ ($r^2=0,67$). Это указывает на связь между процессами синтеза алкалоидов в корнях и белков в побегах.

Выявлена заметная связь содержания алкалоидов в зелёной массе с накоплением сырого жира ($r=0,53$), что свидетельствует об участии липидов в адаптации растений к условиям произрастания (ПРИЛОЖЕНИЕ 24). Установлена связь между содержанием липидов и адаптацией растений к стрессу. Это обусловлено участием триацилглицеролов (ТАГ) в адаптации расте-

ний к стрессу. На накопление ТАГ в листьях влияет стресс, вызванный засухой и дефицитом азота. Биосинтез ТАГ запускает адаптивные реакции растений, оптимизирует энергетический обмен для обеспечения адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды (Михайлова, Лукаткин, 2016, Lee et al, 2019).

Экологические факторы, влияющие на накопление алкалоидов в зелёной массе окопников, в порядке снижения силы связи образуют ряд: подвижные формы Cu, гумус, подвижные формы Pb, pH почвенного раствора, температура, подвижные формы Zn, Mn, P₂O₅, K₂O, осадки (ПРИЛОЖЕНИЕ 25).

На основе наиболее удачных моделей квадратичной регрессии получены уравнения, позволяющие осуществить прогноз содержания пирролизидиновых алкалоидов (ПА) в зелёной массе (ПРИЛОЖЕНИЕ 26):

$$\text{ПА}=4,085 - 0,752 \cdot x + 1,091 \cdot y + 0,034 \cdot x^2 - 0,052 \cdot xy - 0,227 \cdot y^2, \quad (1)$$

где x – температура, y – подвижные формы Cu;

$$\text{ПА}=30,610 - 5,696 \cdot x + 0,562 \cdot y + 0,247 \cdot x^2 + 0,047 \cdot xy - 0,121 \cdot y^2, \quad (2)$$

где x – температура, y – подвижные формы Pb;

$$\text{ПА}=0,177 - 0,010 \cdot x + 0,491 \cdot y + 0,001 \cdot x^2 - 0,002 \cdot xy - 0,22 \cdot y^2,$$

где x – подвижный фосфор, y – подвижные формы Cu. (3)

Ввиду неудобного для сельскохозяйственных животных расположения зарослей *S. asperum*, рассеянного произрастания *S. caucasicum* целесообразно создание плантаций окопников кормового и медоносного назначения. В связи с тем, что урожайность *S. caucasicum* слабо зависит от погодных условий, зелёная масса менее питательна, чем у *S. asperum*, зелёную массу природных ЦП о. кавказского желательнo использовать для мульчирования почв под сельскохозяйственные культуры.

6.3 Разработка технологии производства хлеба с медуницей мягкой

Применение местного растительного сырья в пищевых технологиях способствует значительному снижению себестоимости и повышению биологической ценности продукции. В этой связи практический интерес представ-

ляет *P. mollis*.

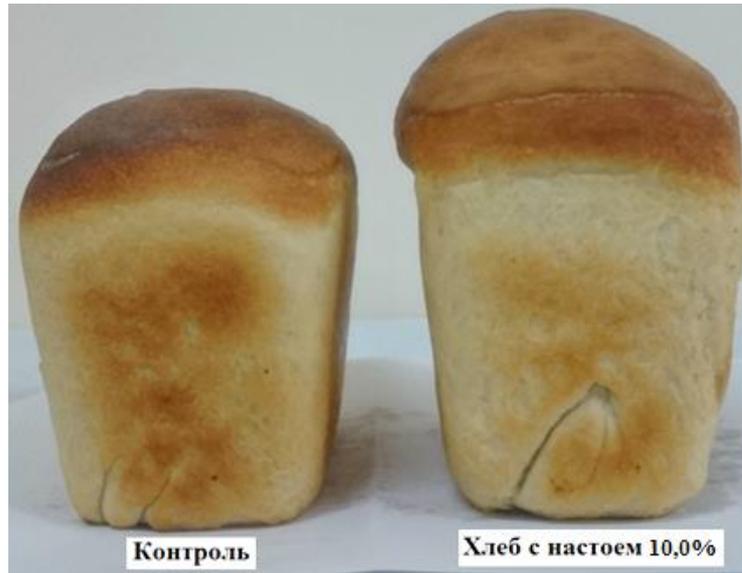
По результатам количественного анализа в траве *P. mollis* среднее содержание флавоноидов составило $1,86 \pm 0,05\%$, полисахаридов – $10,95 \pm 0,19\%$, аллантиина $1,12 \pm 0,04\%$, органических кислот $1,35 \pm 0,05\%$, Fe - $256,34 \pm 15,99$ мкг/г, Mn – $33,47 \pm 1,05$ мкг/г, Cu – $15,07 \pm 0,12$ мкг/г, Zn – $42,92 \pm 1,87$ мкг/г.

Хроматограмма водного настоя *P. mollis* представлена в ПРИЛОЖЕНИИ 27. Содержание биологически активных веществ в 10% водном настое *P. mollis*: флавоноиды - 1,86, полисахариды - 10,95, аллантиин - 1,12, органические кислоты - 2,35 мг/г.

Хлеб «Пшеничный» по предлагаемой технологии готовят согласно рецептуре: мука пшеничная высшего сорта (100 кг), дрожжи 1 кг, соль 1,25 кг, настоек *P. mollis* 10 кг, вода до влажности 45-47%. Основные технологические операции: замес теста, брожение теста 140 ± 5 мин, расстойка при $28 \text{ }^\circ\text{C}$ 40 ± 5 мин., выпечка хлеба при $200\text{-}240 \text{ }^\circ\text{C}$ в течение 35-40 мин. (формовой хлеб), 30-35 мин. (подовый хлеб).

Титруемая кислотность теста с *P. mollis* достигла 3,52 град. за 115 минут брожения (в контроле – 160 мин.). Сокращение длительности брожения теста обусловлено наличием аллантиина, полисахаридов и органических кислот (Артамонов, Крыницкая, 2017).

Опытные образцы хлеба отличаются более выраженным объемом и привлекательным внешним видом (рис. 63).



а)



б)

Рис. 63. Образцы формового (а) и подового (б) хлеба без добавлений (контроль) и с 10% дозировкой настоя *P. mollis*.

Удельный объем хлеба в контроле составил 2,66 см³/г, а в образцах с дозировкой фитодобавки 2,5; 5; 7,5; 10 и 12,5% - соответственно 2,74; 2,82; 2,86; 2,98 и 3,11 см³/г. Кислотность и формоустойчивость опытных образцов (дозировка 7,5-12,5%) превысила контроль (соответственно 2,39 град. и 0,42 Н/Д) на 0,23-0,80 град. и 0,02-0,03 Н/Д (Бориева, Ахкубекова, 2019).

Отмечено возрастание пористости, влажности, общей, упругой и пластической деформации мякиша опытных образцов с фитодобавкой по сравнению с контролем (рис. 64).

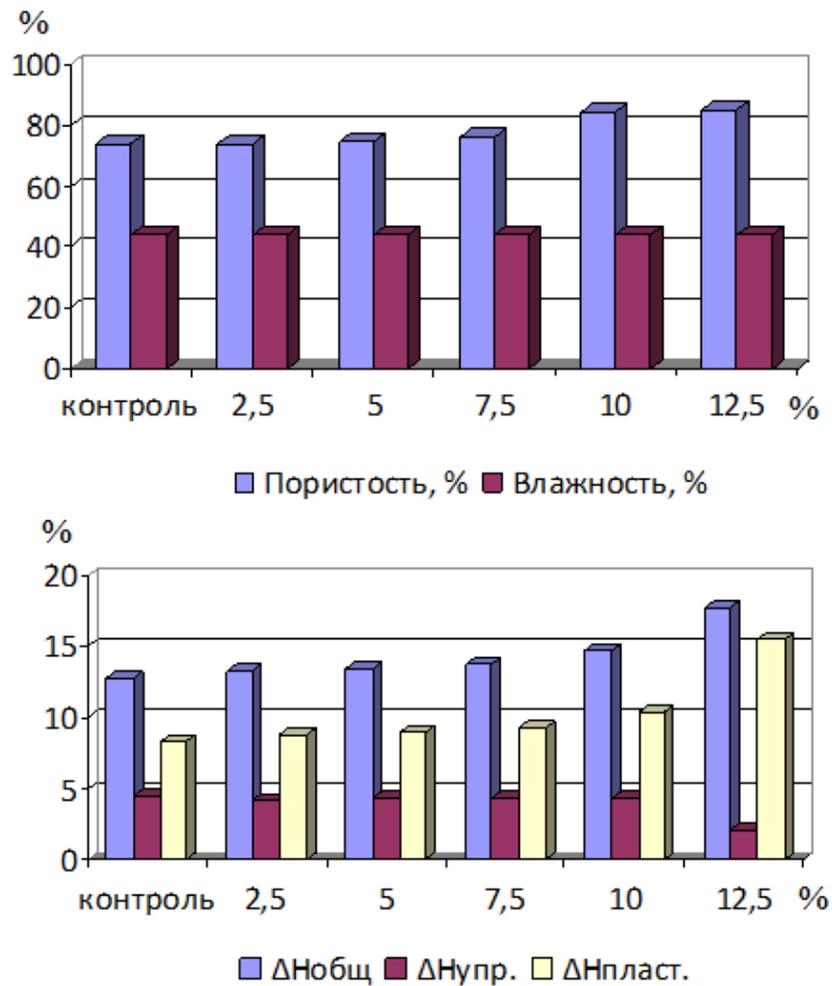


Рис. 64. Влияние настоя *P. mollis* на физико-химические показатели хлеба из пшеничной муки высшего сорта.

В образце с 12,5% настоем по сравнению с 10% отмечено снижение формоустойчивости, упругой деформации мякиша, окрашивание мякиша в темно-серый, а корки – в темно-коричневый цвет, неравномерная пористость, выраженный травяной запах. Общая балльная оценка изделий составила 70,5 балла (при дозировке 10% - 83 балла). Поэтому оптимальным вариантом рецептуры выбран 10% настоем *P. mollis*.

В варианте с добавлением 10% настоя *P. mollis* содержание флавоноидов возросло в 1,9 (в контроле 2,32 мг%), железа – в 2,3, марганца – в 5,2, меди – в 4,5, цинка – в 4,3 раза (рис. 65).

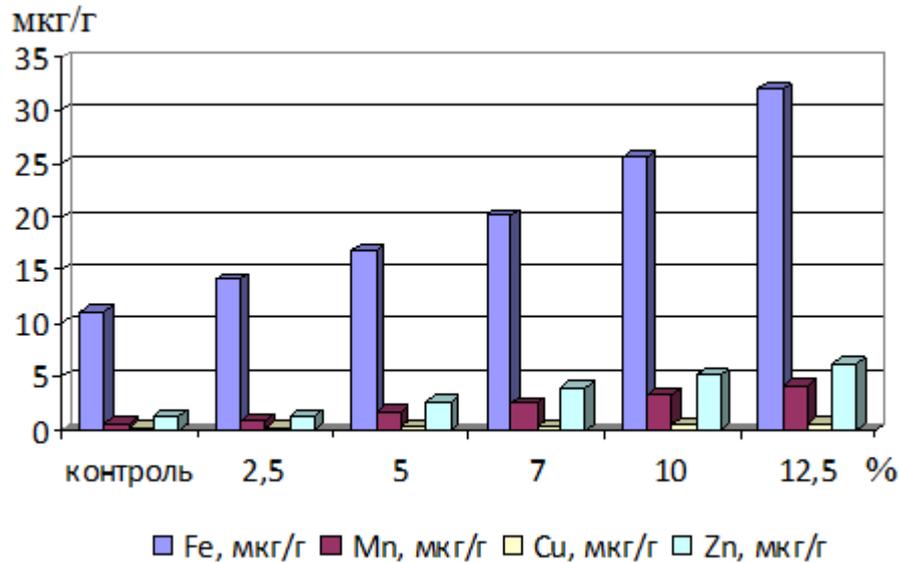


Рис. 65. Содержание микроэлементов в хлебе с различной дозировкой фитодобавки.

Расчетным методом установлено удовлетворение суточной потребности взрослого человека при употреблении хлеба по предлагаемой рецептуре во флавоноидах, Fe, Mn, Cu и Zn соответственно на 5,2; 76,8 (42,7 – для женщин); 50,0; 13,0 и 13,0% (Пат. 2740094 С1).

Таким образом, благодаря содержанию полисахаридов, аллантаина, фенольных веществ и микроэлементов *P. mollis* является перспективным обогатителем, повышающим пищевую ценность хлебобулочных изделий. Оптимальной дозировкой фитодобавки является 10%. Готовый хлеб рекомендован для профилактики железодефицитной анемии и питания работников во вредных условиях производства. Технологическое решение внедрено в производственную деятельность ООО «Любимый ПекарЪ» (КБР, Нальчик) (ПРИЛОЖЕНИЕ 28).

6.4 Экономическая эффективность мероприятий по рациональному использованию видов *Boraginaceae*

Рассмотрим экономическую эффективность производства хлеба пшеничного с настоем медуницы мягкой. В качестве контроля взяты затраты на

производство хлеба «Белый традиционный».

Затраты на сырье при производстве партии хлеба «Белый традиционный» и опытного хлеба пшеничного с медуницей 1962,5 руб., а на 1 буханку - соответственно 12,66 и 10,84 руб. (табл. 36).

Таблица 36 – Затраты на сырье при производстве хлеба

Сырье	Расход сырья, кг		Себестоимость сырья, руб.	
	Традиционный	Пшеничный с медуницей	Традиционный	Пшеничный с медуницей
Мука пшеничная высшего сорта	100	100	1800	1800
Дрожжи хлебопекарные прессованные	1,0	1,0	145	145
Соль поваренная	1,25	1,25	17,5	17,5
Медуница мягкая (сырье для настоя)	-	1	-	-
Итого	102,25	103,25	1962,5	1962,5
Выход хлеба (формовой массой 0,9 кг)	140,4	163,2	-	-
Количество буханок	155	181	-	-
Затраты сырья на 1 буханку, руб.	-	-	12,66	10,84

Повышение выхода хлеба на 22,8 кг даёт экономию 15,2% муки. Результаты расчёта себестоимости 1 буханки хлеба свидетельствуют о её снижении на 1,85 руб. Прибыль от продажи 1 буханки хлеба с медуницей по сравнению с традиционным хлебом (10% от себестоимости) возрастает в 1,7 раза, а рентабельность - на 13,73% (табл. 37).

Таблица 37 – Расчёт себестоимости 1 буханки хлеба, руб.

Статьи затрат	Традиционный	Пшеничный с медуницей
Сырье и материалы, руб.	12,66	10,84
Электроэнергия на производственные нужды, руб.	0,18	0,15
Отчисления на социальные нужды, руб.	0,15	0,15
Амортизация основных фондов, руб.	0,10	0,10
Зарплата производственных рабочих, руб.	1,45	1,45
ЕСН, руб.	0,43	0,43
Арендная плата, руб.	0,5	0,5
Прочие расходы, руб.	1,90	1,90
Итого себестоимость, руб.	17,37	15,52
Оптовая цена, руб.	20,00	20,00
Прибыль, руб.	2,63	4,48
Рентабельность, %	15,14	28,87

Снижение себестоимости производства хлеба с медуницей обусловлено снижением потребления электроэнергии на производственные нужды за счёт сокращения продолжительности расстойки и брожения тестовых заготовок в среднем на 15 мин.

Таким образом, предложенная нами технология производства хлеба с медуницей имеет высокую экономическую эффективность. Производство пшеничного хлеба функционального назначения на основе медуницы мягкой позволяет снизить себестоимость готовых изделий на 11,92%, повысить прибыль в 1,7 раза и рентабельность на 13,73%.

Рассмотрим экономическую эффективность лекарственных сборов (листья *P. mollis*, корневища с корнями и трава *S. asperum* (табл. 38).

Таблица 38 – Экономическая эффективность лекарственных сборов

Статьи затрат	Трава <i>P. mollis</i>	Корневища с корнями <i>S. asperum</i>	Трава <i>S. asperum</i>
Зарплата, тыс. руб.	10,0	12,0	10,0
Транспортные расходы, руб.	1200	1200	1200
Первичная обработка, руб.:			
сушка, измельчение,	200	200	200
упаковывание, хранение	600	600	600
Итого затрат, тыс. руб.	12,0	14,0	12,0
Объем реализации, кг	50	50	50
Закупочная цена, руб./кг (воздушно-сухой вес)*	380	400	300
Валовая продукция, тыс. руб.	19,0	20,0	15,0
Прибыль, тыс. руб.	7,0	6,0	3,0
Рентабельность, %	58,33	42,86	25,00

*Закупочная цена в ООО «Гиперион» (Краснодар)

Рентабельность лекарственных сборов дикорастущих растений варьирует от 25 до 58,3%, что свидетельствует о высокой экономической эффективности предложенного мероприятия (заготовка лекарственных сборов населением), как перспективного направления альтернативной занятости в сёлах КБР.

Выводы по главе 6

Виды семейства Бурачниковых благодаря особенностям химического состава зелёной массы могут успешно использоваться в хлебопечении (*P. mollis*), кормопроизводстве (*S. asperum* и *S. caucasicum*), пчеловодстве (все изученные виды), фиторемедиации (*E. vulgare*). Разработанная технология производства белого хлеба с водной вытяжкой *P. mollis* способствует повышению качества и биологической ценности продукции. Производство пшеничного хлеба функционального назначения на основе *P. mollis* позволяет снизить себестоимость готовых изделий на 11,92%, повысить прибыль в 1,7

раза и рентабельность на 13,73%.

По результатам фитохимического анализа зелёная масса окопников богата сырым протеином, сырым жиром, фосфором и калием. Содержание сырого протеина в большей степени, чем другие питательные вещества, зависит от температуры воздуха и агрохимических показателей почвы. Между содержанием сырого протеина, сырого жира и алкалоидов установлена тесная связь.

Прогноз уровня накопления пирролизидиновых алкалоидов в природных ценопопуляциях или на участках для размещения плантаций и пасек целесообразно осуществлять, исходя из содержания в почве подвижных форм меди, свинца, цинка, молибдена, фосфора, гумуса и среднемесячной температуры.

Рекогносцировочные (без учёта зарослей в труднодоступных участках) эксплуатационные запасы лекарственного сырья *P. mollis* (трава), *S. asperum* (корни) и *S. caucasicum* (корни) составляют соответственно 0,30; 1,59 и 0,37 т, а травы *S. asperum* и *S. caucasicum* – 1,74 и 0,46 т. Исходя из этих величин, целесообразна заготовка корней *S. asperum*, травы *S. asperum*, *S. caucasicum* и *P. mollis* в количестве соответственно 0,27; 0,87; 0,23 и 0,10 т ежегодно. Заготовка корневищ с корнями *S. caucasicum* нецелесообразна ввиду малочисленности ценопопуляций данного вида на территории КБР. Расчётная рентабельность лекарственных сборов составляет 25,0-58,3%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Ареалы *E. vulgare* и *S. asperum* на территории КБР сплошные, охватывающие равнинную, предгорную, средне- и высокогорную зоны, *S. caucasicum* и *P. mollis* - прерывистые, охватывающие соответственно степную и лесостепную зону КБР. Лимитирующими факторами для изученных видов являются фитоценоотическая конкуренция (*E. vulgare*), высота н. у. м., температурный режим, рН почвы, содержание подвижного калия (*S. asperum*), плотность и влажность почвы (*S. caucasicum*), содержание гумуса, подвижного калия, рН почвы, антропогенная нагрузка (*P. mollis*). Общими индикаторами состояния ценопопуляций являются высота и количество генеративных побегов, видоспецифическими – количество листьев на главном побеге, длина листьев (*E. vulgare*), диаметр стебля, количество цветков, ширина листьев (*S. asperum*, *S. caucasicum*).

2. Для *E. vulgare*, *S. asperum* и *P. mollis* характерна стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, для *S. caucasicum* – защитно-стрессовая. Основные типы ценопопуляций зрелые (*S. caucasicum*), зреющие и зрелые (*S. asperum*), переходные к зрелым и зрелые (*P. mollis*). По величине ISP и особенностям накопления тяжёлых металлов в исследованных экотопах *P. mollis* проявляет SR-, а *E. vulgare*, *S. caucasicum* и *S. asperum* - CRS-стратегию.

3. Для изученных видов в условиях слабого загрязнения почв характерны высокая зависимость накопления тяжёлых металлов от содержания их мобильных форм в почве, активное поглощение подвижных Cu Zn, Mn и Mo, ранжирование КБП в убывающей последовательности Cu>Zn>Mo>Mn>Pb. Видовая специфичность поглощения металлов обусловлена различиями в их биогеохимической подвижности, транслокации и аккумуляции.

4. Содержание алкалоидов в надземной и подземной фитомассе снижается в ряду *S. caucasicum*>*S. asperum*>*E. vulgare*> *P. mollis*. В конце вегетации содержание алкалоидов повышается в подземной фитомассе и снижается в побегах. Уровень накопления аллантаина в корнях снижается в ряду *S. as-*

perum>*S. caucasicum*> *P. mollis*> *E. vulgare*, а в побегах *S. asperum*> *P. mollis*> *E. vulgare*> *S. caucasicum*. Содержание аллантаина в побегах и корнях значительно увеличивается в конце вегетации.

5. Адаптация листьев исследованных видов к условиям стресса проявляется в редукции листовой пластинки, возрастании числа и уменьшении размеров основных клеток эпидермиса и устьиц, увеличении общего количества трихом, в т. ч. железистых, и длины кроющих волосков.

6. Общими закономерностями формирования фитохимического состава являются зависимость уровня накопления витамина С и алкалоидов – от содержания тяжёлых металлов в почве и фитомассе, аллантаина и азота – от содержания фосфора в фитомассе, количества осадков, содержания тяжёлых металлов в фитомассе и почве, сырого протеина - от температуры и агрохимических показателей почвы. Для прогноза уровня накопления пирролизидиновых алкалоидов в зелёной массе окопников предложены уравнения квадратичной регрессии, описывающие зависимость содержания алкалоидов от температуры, подвижных форм Cu, Pb, Zn, Mo и содержания гумуса.

7. Для расширения сферы применения бурачниковых предложена технология производства пшеничного хлеба с добавлением 10% настоя *P. mollis*, удовлетворяющего суточную потребность взрослого человека во флавоноидах, Fe, Mn, Cu и Zn соответственно на 5,2; 76,8; 50,0; 13,0 и 13,0%. Расчетная рентабельность при этом повышается на 13,73%.

8. Эксплуатационные запасы корней *S. asperum* и *S. caucasicum* на территории КБР составляют соответственно 1,59 и 0,37 т, травы *P. mollis*, *S. asperum* и *S. caucasicum* – соответственно 0,30; 1,74 и 0,46 т. Исходя из этих величин, целесообразна заготовка корней *S. asperum*, травы *S. asperum*, *S. caucasicum* и *P. mollis* в количестве соответственно 0,27; 0,87; 0,23 и 0,10 т ежегодно. Расчётная рентабельность лекарственных сборов дикорастущих растений составляет 25,0-58,3%.

Рекомендации

Для рационального использования биологических ресурсов *S. asperum*

целесообразна заготовка корневищ, травы, а также кормовое использование зелёной массы природных ценопопуляций или плантаций многоцелевого (кормового и медоносного) назначения. Зелёную массу природных зарослей о. кавказского целесообразно использовать для мульчирования почв под сельскохозяйственные культуры.

Для рационального использования ценопопуляций *P. mollis* необходим контроль состояния существующих и выявление новых местообитаний, изучение возможностей культивирования медуницы в ботанических садах, организация специальных микрозаказников в месте произрастания вида, контроль лекарственных сборов с учётом периода восстановления запасов.

Для рационального использования медоносного потенциала *E. vulgare* на территории стационарных пасек целесообразно создание условий для повышения его конкурентоспособности в фитоценозах (рыхление почвы).

Применять *S. caucasicum*, *S. asperum* и *P. mollis* для биоиндикации загрязнения почв Zn, Mn, Cu и Mo, а *E. vulgare* - для фиторемедиации почв, загрязнённых Cu, Zn и Mo.

Для снижения риска кормового использования зелёной массы окопников осуществлять предварительный прогноз содержания пирролизидиновых алкалоидов на основе предложенных моделей квадратичной регрессии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакарова М. А., Гаджиева З. М., Гасанов А. Р. Нектароносные растения Дагестана // Вестник Дагестанского государственного университета. 2010. Вып. 1. С. 81-87.
2. Акатов В. В., Акатова Т. В. Уровень доминирования в травяных сообществах с разными моделями организации // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 2016. Т. 143. С. 16-24.
3. Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В. Микроэлементный состав растений Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Экология. 2013. №2. С. 90-98. <https://doi.org/10.7868/S0367059713020030>
4. Артамонов А. А., Крыницкая А. Ю. Биологические механизмы влияния инулина на качества пшеничного хлеба // Вестник технологического университета. 2017. Т. 20. №15. С. 134-136.
5. Ахкубекова А. А., Тамахина А. Я. Онтогенетическая структура ценопопуляций и эколого-ценотическая стратегия *Echium vulgare* L. // Известия Горского ГАУ. 2018. Т. 55. №2. С. 141-146.
6. Ахкубекова А. А., Тамахина А. Я. Мониторинг современного состояния ценопопуляций и биоресурсный потенциал *Pulmonaria mollis* в экотопах Кабардино-Балкарии // Известия Горского ГАУ. 2019. №56 (2). С. 115-121.
7. Ахкубекова А. А., Тамахина А. Я. Особенности морфологической и биохимической адаптации медуницы мягкой (*Pulmonaria mollis*) к абиотическому стрессу // Известия Горского ГАУ. 2019. №56 (3). С. 98-105.
8. Ахкубекова А. А., Тамахина А. Я. Биоресурсный потенциал видов семейства Boraginaceae в биологическом поглощении тяжёлых металлов // Известия Горского ГАУ. 2020. Т. 57. №1. С. 146-153.
9. Ахкубекова А. А., Тамахина А. Я. Адаптивность фитохимического состава видов семейства Boraginaceae // Естественные и технические науки. 2020. №7 (145). С. 64-70.
10. Ахкубекова А. А., Тамахина А. Я. Адаптивные признаки эпидермы листьев представителей семейства Boraginaceae // Известия Горского ГАУ. 2020. Т. 57. Ч. 2. С. 188-195.
11. Бабыкина А. М., Анцупова Т. П. Влияние некоторых эколого-географических факторов на накопление алкалоидов в двух видах мака // Известия Бурятского государственного университета. 2012. № 4. С. 85–87.
12. Баяндина И. И., Загурская Ю. В. Взаимосвязь вторичного метаболиз-

ма и химических элементов в лекарственных растениях // Сибирский медицинский журнал. 2014. № 8. С. 107-111.

13. Беспланеев С. М., Сохроков А. Х., Жамбикова А. А., Татарканова З. Л. Влияние количества органического вещества почвы на содержание микроэлементов в почвах Кабардино-Балкарии // Агрехимический вестник. 2012. №4. С. 34-35.

14. Бориева Л. З., Тамахина А. Я., Ахкубекова А. А. Формирование показателей качества пшеничного хлеба при добавлении настоя медуницы мягкой (*Pulmonaria mollis*) // Новые технологии. 2019. №3. С. 20-28.

15. Борисова Е. А. Адвентивные виды Национального парка «Мещёра» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». 2015. Т. 30. Вып. 2. С. 5-8.

16. Бортников Н. С., Богатиков О. А., Карамурзов Б. С. и др. Захороненные промышленные отходы Тырныаузского вольфрамово-молибденового комбината // Вестник Владикавказского научного центра, 2013. Т. 13. №1. С. 41-53.

17. Бузук Г. Н., Ловкова М. Я. М-образная зависимость действия элементов на накопление алкалоидов у лекарственных растений // АгроXXI. 2011. №7-9. С. 43-45.

18. Булохов А. Д. Термофильные сообщества железнодорожных насыпей в Южном Нечерноземье России (в пределах Брянской области) // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2017. №4 (12). С. 16-28.

19. Важенин И. Г. Корни растений как биоиндикатор уровня загрязнённости почвы токсическими элементами // Агрехимия. 1984. №2. С. 73-77.

20. Васильева О. Ю., Фомина Т. И. Особенности сезонного развития видов рода *Pulmonaria* L. в условиях интродукции // Вестник КрасГАУ. 2016. №5. С. 50-55.

21. Васфилова Е. С., Багаутдинова Р. И., Оконешникова Т. Ф. Некоторые особенности накопления фруктозосодержащих углеводов в травянистых лекарственных растениях // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 2 (30). С. 96–112.

22. Ветрова Е. В., Борисенко Н. И., Хизриева С. С., Бугаева А. Ф. Изучение антиоксидантной активности апорфинового алкалоида глауцина и полученного в субкритической воде фенантренового алкалоида дес-глауцина // Химия растительного сырья. 2017. № 1. С. 85–91.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2017011383>

23. Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Чёрная книга флоры

Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

24. Воронцов С. А., Мезенова О. Я., Мёрзель Й.-Т. Исследование количественного состава аллантаина в коре молодых и прошлогодних побегов облепихи вида *Hipporhae rhamnoides* L. сортов Leikora и Nergo // Вестник молодежной науки. 2018. №5 (17). С. 7.

25. Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета. 1980. Т. 2. 352 с.

26. Глухов А. З., Хархота А. И., Прохорова С. И., Агурова И. В. Стратегии популяций растений в техногенных экосистемах // Промышленная ботаника. Сборник научных трудов. Донецк: Донецкий ботанический сад НАН Украины, 2011. Вып. 11. С. 3-13.

27. Гонтова Т. М. Динаміка накопичення основних діючих речовин у коренях живокосту лікарського // Здобутки клінічної і експериментальної медицини. 2012. № 2. С. 46–47.

28. Гонтова Т. М. Амінокислотний склад густих екстрактів з трави та коренів живокосту шорсткого // Актуал. питання фармац. та мед. науки та практики. 2013. № 2 (12). С. 4-5.

29. Гонтова Т. М. Дослідження полісахаридів синяка звичайного // Проблеми екологічної та медичної генетики і клінічної іммунології. 2013а. №2 (116). С 132-137.

30. Гродзинский А. М. Аллелопатия растений и почвоутомление. Киев: Наукова думка, 1991. 432 с.

31. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М.: Мир, 1986. Т. 2. 312 с.

32. Гурбанов А. Г., Богатиков О. А., Винокуров С. Ф. и др. Геохимическая оценка экологической обстановки в районе деятельности Тырныаузского вольфрамо-молибденового комбината (Кабардино-Балкарская Республика, Северный Кавказ): источники загрязнения окружающей среды, влияние на состояние территории и меры по реабилитации // Доклады Академии наук. 2015. Т. 464. № 3. С. 328-333. <https://doi.org/10.7868/S086956521527016X>

33. Гусев А. П., Веселкин Д. В. Начальные стадии сукцессии на песчаных техноэкотопах в широколиственно-лесном и южнотаёжном ландшафтах // Веснік ВДУ. 2015. № 5(89). С. 41-46.

34. Гуськов Е. П., Прокофьев В. Н., Клецкий М. Е. и др. Аллантаин как витамин // Доклады Академии Наук. Биохимия и биофизика. 2004. Т. 398. № 6.

С. 1–6.

35. Гуськов Е. П., Вардуни Т. В., Машкина Е. В. и др. Генетика окислительного стресса. Ростов-на-Дону: Изд-во СКНЦ ВШ, 2009. 155 с.

36. Гуськов Е. П., Клецкий М. Е., Корниенко И. В. и др. Аллантиин как тушитель свободных радикалов // Доклады Академии наук. Биохимия и биофизика. 2002. Т. 383. № 2. С. 105–107.

37. Дайронас Ж. В. Сравнительное исследование нафтохинонов трёх видов рода синяк (*Echium*) семейства бурачниковых (Boraginaceae) // Разработка, исследование и маркетинг новой фармацевтической продукции: сб. науч. тр. Пятигорск: Пятигорская ГФА, 2012. Вып. 67. С. 30-31.

38. Данилов Д. А., Зыкова И. Д., Ефремов А. А. Содержание микро- и макроэлементов в различных частях *Pulmonaria mollis* Hornem. // Успехи современного естествознания. 2013. № 9. С. 156–158.

39. Девятова Е. А., Чернягина О. А., Абрамова Л. М. Конспект адвентивной флоры г. Петропавловска-Камчатского // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2016. № 4 (54). С. 5-16.

40. Демина О. Н., Королюк А. Ю., Рогаль Л. Л. Кальцефитные степи Ростовской области // Растительность России. СПб. 2016. № 29. С. 21-45.

41. Демченко К. Н. Ветвление корня: от инициации примордия к архитектуре корневой системы // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге 22–28 апреля 2018 г. СПб.: БИН РАН, 2018. С. 14-16.

42. Демьянова Е. И. Семенная продуктивность окопника жёсткого (*Sut-rhytum asperum* Lерesh.) в Пермском крае в условиях интродукции // Вестник Пермского университета. 2012. Вып. 3. С. 4-7.

43. Демьянова Е. И. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья) // Ботанический журнал, 2011. Т. 96. №10. С. 1297-1315.

44. Доброчаева Д. Н. Семейство бурачниковые (Boraginaceae) // Жизнь растений. В 6-ти т. М.: Просвещение, 1981. Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. С. 394–398.

45. Егоров А. В., Онипченко В. Г. Распределение видов высокогорных растений Тебердинского заповедника вдоль градиентов трёх орографических факторов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение Биология. 2014. Т. 119. Вып. 4. С. 49-64.

46. Ефремов Е. А., Зыкова И. Д., Ефремов Е. А., Ефремов А. А. Компо-

нентный состав эфирного масла и некоторых экстрактивных веществ *Pulmonaria mollis* Hornem. // Сибирский медицинский журнал. 2013. № 7. С. 125-128.

47. Жемадукова С. Р. Оценка антропогенной нагрузки на земельный фонд Республики Адыгея на основе расчета эколого-хозяйственного баланса её территории // Новые технологии. 2008. №5. С. 27-30.

48. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.

49. Житин Ю. И., Волошина Е. В. Влияние прилегающих экосистем на агроценозы окопника // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2017. №2 (53). С. 50-58.

50. Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова думка, 1987. С. 9-19.

51. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 225 с.

52. Зайнуллина К. С. Интродукция кормовых растений в Республике Коми // Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2008. №7. С. 37-39.

53. Зузук Б. М., Куцик Р. В., Костюк И. Р. и др. Окопник лекарственный *Symphytum officinale* L. (Аналитический обзор) // Провизор. 2004. № 17. С. 30–34.

54. Зузук Б. М., Куцик Р. В., Костюк И. Р. и др. Окопник лекарственный. *Symphytum officinale* L. (Аналитический обзор) // Провизор. 2004. № 18. С. 25–28.

55. Иванов А. Л., Гусева И. Н. Географический анализ лесной флоры Центрального Предкавказья // Юг России: экология, развитие. 2014. №1. С. 133-140.

56. Иванов Е. С., Прибылова Е. П. Трофические ресурсы медоносных пчёл юго-востока Рязанской области // Сборник научно-исследовательских работ про пчеловодству. Рыбное, 2005. С. 234-241.

57. Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. №2. С. 109-118. <https://doi.org/10.7868/S0367059714020024>

58. Игнатьева С. Е., Полянская Т. А. Онтогенез и структура ценопопуляций синяка обыкновенного // Летопись природы (2013-2014 гг.). Красногорский: ФГБУ «Национальный парк «Марий Чодра», 2015. С.53-64.

59. Иманбердиева Н. А. Медоносные растения Ат-Башинской долины Внутреннего Тянь-Шаня // Наука и новые технологии. 2013. №5. С. 176-179.
60. Исмаилов А. Г., Ибрагимов А. Ш. Эндемичные и реликтовые растения бассейна реки Гиланчай Ордубадского района Республики Азербайджан // Известия ДГПУ. 2009. №1 (6). С. 78-82.
61. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. 2004. Ч. II. С. 113-120.
62. Кайтмазов Т. Б., Гагиева Л. Ч. Минеральный состав эфиромасличных растений, произрастающих в РСО-Алания // Известия Горского государственного аграрного университета. 2012. Т. 49. Ч. 3. С. 318-321.
63. Кайтмазов Т. Б., Гагиева Л. Ч., Цугкиев Б. Г. Содержание биологически активных веществ в эфирномасличных растениях, произрастающих в РСО-Алания // Известия Горского государственного аграрного университета. 2014. Т. 51. №2. С. 289-294.
64. Капитальчук И. П., Шешнищан Т. Л., Шешнищан С. С., Капитальчук М. В. Миграция марганца, цинка, меди и молибдена в ландшафтно-геохимических катенах долины Нижнего Днестра // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13. №2. С. 96-102. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2018-2-96-112>
65. Ковалева Н. М., Собачкин Р. С. Влияние азотного удобрения на напочвенный покров в сосновых лесах // Ботанический журнал. 2015. Т. 100. №8. С. 813-822. <https://doi.org/10.1134/S0006813615080050>
66. Красная книга Волгоградской области. Книга в двух томах. 2-е изд., перераб. и доп. Т. 2. Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. 268 с.
67. Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Изд. 2-е. Киров: ООО «Кировская областная типография», 2014. 336 с.
68. Красная книга Ростовской области. Издание 2-е. Ростов-на-Дону: Минприроды Ростовской области, 2014. Т. 2. Растения и грибы. 344 с.
69. Крохмаль И. И., Кряж Н. А. Успешность интродукции декоративных видов коллекции теневых и теневыносливых травянистых многолетников Донецкого ботанического сада НАН Украины в зависимости от их феноритмотипа // Бюллетень Никитского ботанического сада. 2009. Вып. 99. С. 13-17.
70. Круглов Д. С. Сравнительное фармакогностическое исследование *Nonea Rossica* и видов рода *Pulmonaria* // Современные проблемы фитотерапии и травничества: Материалы 5-го Международного съезда фитотерапевтов и

травников. М.: Русские, 2019. URL: <https://www.secret-dolgolet.ru/sovremennye-problemy-fitoterapii-i-travnichestva/>

71. Круглов Д. С., Агапкина А. С., Свечникова О. П., Клочкова С. А. Спектрофотометрическое определение суммы фенолкарбоновых кислот некоторых растений семейства Boraginaceae // Разработка, исследование и маркетинг новой фармацевтической продукции: сб. науч. тр. Пятигорск: Пятигорская ГФА, 2007. Вып. 62. С. 73-75.

72. Круглов Д. С., Овчинникова С. В. Элементный состав растений семейства Boraginaceae // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 1(9). С. 77-95.

73. Круглов Д. С., Свечникова О. П. Некоторые биологически-активные вещества *Echium vulgare* // Фундаментальные исследования. 2007. №10. С. 116.

74. Круглов Д. С., Фурса Н. С. Исследование фенольных соединений в надземной части медуницы мягкой // Медицина и образование в Сибири. 2011. №5. С. 1-15.

75. Круглов Д. С., Фурса Н. С. Сравнительный анализ аминокислотного состава листьев медуницы лекарственной, мягкой и неясной // Российский медико-биологический вестник имени академика И.П. Павлова. 2012. №2. С. 229-235.

76. Круглов Д. С., Ханина М. А. Микроэлементный состав растений семейства Boraginaceae флоры Западной Сибири // Успехи современного естествознания. 2006. №5. С. 71-72.

77. Круглов Д. С., Ханина М. А. Морфологический анализ наиболее распространённых видов рода *Pulmonaria* // Современные наукоёмкие технологии. 2005. №10. С. 96-97.

78. Кузнецова, Г.К. Светофизиологическое изучение лекарственных растений / Г.К. Кузнецова // Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений: Сборник научных трудов международной конференции, посвящённой 50-летию ботанического сада ВИЛАР. М.: ВИЛАР, 2001. С. 320-324.

79. Кузнецова Т. А. Адаптационные изменения листовой поверхности *Ribes nigrum* L. в зависимости от различных условий водообеспеченности // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2015. №9 (206). Вып. 31. С. 29-36.

80. Кшникаткина А. Н., Гущина В. А., Галиуллин А. А. и др. Нетрадиционные кормовые культуры: уч. пособие. Пенза: РИО ПГСХА, 2005. 240 с.

81. Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А. и др. Кормовые расте-

ния сенокосов и пастбищ СССР. Т. III. Двудольные (гераниевые – сложноцветные). Общие выводы и заключения. Москва; Ленинград: Сельхозгиз, 1956. С. 262-285.

82. Лега С. Н., Тихонова И. Н., Маршалкин М. Ф. Особенности трансформации травянистых экосистем поймы реки Юца под воздействием свалки строительного мусора и ТБО // Международный научно-исследовательский журнал. 2017. №5-2 (59). С. 95-98. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2017.59.076>

83. Ловкова М. Я., Бузук Г. Н., Соколова С. М. Генетические аспекты взаимосвязи алкалоидов и химических элементов в растениях *Atropa belladonna* L. и *Glaucium flavum* Grantz. // Прикладная биохимия и микробиология. 2008. Т. 44. № 4. С. 459-462.

84. Ловкова М. Я. Биосинтез и метаболизм алкалоидов в растениях. М.: Наука, 1981. 171 с.

85. Ловкова М. Я., Бузук Г. Н. Лекарственные растения – концентраты и сверхконцентраты меди и её роль в метаболизме этих видов // Прикладная биохимия и микробиология. 2011. Т. 47. № 2. С. 209–216.

86. Ловкова М. Я., Бузук Г. Н., Соколова С. М. Роль элементов в регуляции образования и накопления алкалоидов в проростках *Papaver somniferum* L. // Прикладная биохимия и микробиология. 2006. Т. 42. № 4. С. 475-479.

87. Лугманова М. Р., Шендель Г. В., Михайленко О. И., Федоров Н. И. Результаты изучения биологического разнообразия алкалоидоносных видов и их распределения в растительных сообществах Предуралья // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. №6. С. 208-210.

88. Лукаткин А. С., Ешкина С. В., Осмоловская Н. Г. Влияние экзогенных антиоксидантов на генерацию супероксидного анион-радикала в листьях огурца при стрессовом действии охлаждения и ионов меди // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2013. Вып. 4. С. 65-73.

89. Лучицкая О. А. Защитная функция корней в условиях избытка тяжелых металлов в почве // Агрехимия. 2012. №8. С. 90-94.

90. Машталер В. В. Вміст амінокислот у густих екстрактах із сировини синяка звичайного // Запорозький медичинський журнал. 2013. №4 (79). С. 43-44.

91. Медведев П. Ф. Продолжительность хозяйственного использования и урожайность пяти видов окопника // Растительные ресурсы. 1974. Т. 10. №4. С. 598-605.

92. Медведев П. Ф., Сметанникова А. И. Кормовые растения европей-

ской части СССР: Справочник. Л.: Колос. Ленинградское отделение, 1981. 336 с.

93. Меньшакова М. Ю. Виды Чёрной книги флоры Средней России на территории Мурманска // Естественные науки. 2011. № 3 (36). С. 50-55.

94. Методика определения запасов лекарственных растений [Разраб. А. И. Шретер и др.]. М.: ЦБНТИлесхоза, 1986. 50 с.

95. Методические указания по определению качества и питательности кормов. М.: ЦИНАО, 2002. 76 с.

96. Минкина Т. М., Бурачевская М. В., Чаплыгин В. А. и др. Накопление тяжёлых металлов в системе почва-растение в условиях загрязнения // Научный журнал Российского НИИ проблем мелиорации. 2011. № 4(04). С. 1-17.

97. Миркин Б. М., Наумова Л. Г. История и концептуальные установки классификации растительных сообществ с использованием подхода Браун-Бланке // *Lethaea rossica*. 2014. Т. 9. С. 21–34.

98. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

99. Михайлова И. Д., Лукаткин А. С. Перекисное окисление липидов в растениях огурца и редиса при действии тяжёлых металлов // Известия Саратовского университета. Серия Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16. Вып. 2. С. 206-210.

100. Муравьева Д. А., Самылина И. А., Яковлев Г. П. Фармакогнозия. М.: Медицина, 2002. 656 с.

101. Мусаев Ф. А., Захарова О. А. Медоносные растения и биологическое значение мёда; Учебное пособие. Рязань: ВПО ФГБОУ «Рязанский государственный агротехнологический университет имени П.А. Костычева», 2015. 197 с.

102. Найда Н. М. Биология семенного размножения видов окопника (*Symphytum* L.) в условиях Северо-Запада Нечерноземной зоны Российской Федерации: Автореф. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 – ботаника. СПб., 1998. 38 с.

103. Найда Н. М. Биология цветения и опыления лекарственных растений в коллекционном питомнике СПбГАУ // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. 2014. №37. С. 9-16.

104. Найда Н. М. Пыльцевая и сахаропродуктивность лекарственных растений в коллекционном питомнике СПбГАУ // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. 2015. №38. С. 9-15.

105. Найда Н. М. Семенная продуктивность видов рода *Symphytum* L. (Во-

raginaseae). Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / ред. Батыгина Т. Б. СПб: Мир и семья, 2000. Т.3. С. 262-266.

106. Найда Н. М. Хозяйственный потенциал видов семейства бурачниковые // Труды отделения сельскохозяйственных наук. Санкт-Петербург. 2010. Вып. 3. С. 128-142.

107. Национальный атлас почв Российской Федерации / Н. А. Аветов, А. Л. Александровский, И. О. Аветов и др. / под ред. Шоба С. А. М.: Астрель. 2011. 632 с.

108. Нехайченко Д. В., Кокшеева И. М., Кислов Д. Е. Изменчивость эпидермальных структур листа *Hydrangea paniculata* (Hydrangeaceae) в условиях культуры // Вестник КрасГАУ. 2014. №12. С. 52-57.

109. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. III. Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. 280 с.

110. Орлова Л. Д. Интенсивність транспірації лучних рослин лівобережного лісостепу України // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2009. Вип. 17. Т. 1. С. 166–171. <https://doi.org/10.15421/010925>

111. Павлов М. Е., Яковлева Е. Г. Клиническая оценка показателей биохимического состава крови при отравлении коров чернокорнем // Вестник ветеринарии. 2001. №4. С. 41-43.

112. Панасенко Н. Н. Black-лист флоры Брянской области // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2014. № 2. С. 127-131.

113. Парахин Н. В., Кобозев И. В., Горбачев И. В. и др. Кормопроизводство. М.: КолосС, 2006. 432 с.

114. Пат. 2740094 С1 Российская Федерация, МПК А21D 2/36 (2006.01). Способ производства пшеничного хлеба функционального назначения / Тамахина А. Я., Бориева Л. З., Ахкубекова А. А.; заявитель и патентообладатель ФГБОУ ВО Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет им. В.М. Кокова. - № 2020123132, заявл. 07.07.2020; опубл. 11.01.2021, Бюл. № 2. 6 с.

115. Пельменев В. К., Корженевская Н. И., Харитоновна Л. Ф. Медоносная и кормовая ценность видов *Symphytum*, интродуцированных в Ленинградскую область // Растительные ресурсы. 1984. Т. 20. Вып. 2. С. 167-177.

116. Перельман А. И., Касимов Н. С. Геохимия ландшафта. М.: Астрель-2000, 1999. 341 с.

117. Петрова Н. В., Медведева Н. А., Буданцев А. Л., Шаварда А. Л. Содержание кофейной, розмариновой и хлорогеновой кислот в листьях некоторых

видов семейства Бурачниковые (Boraginaceae) // Химия растительного сырья. 2015. №1. С. 211-215. <https://doi.org/10.14258/jcprm.201501538>

118. Позняк С. С. Содержание некоторых тяжёлых металлов в растительности полевых и луговых агрофитоценозов в условиях техногенного загрязнения почвенного покрова // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. №1 (13). С. 123-137.

119. Постарнак Ю. А. Растительность трамвайных и железнодорожных путей города Краснодара в системе классификации Браун-Бланке // Географические исследования Краснодарского края: Сб. статей. Краснодар: Изд-во Кубанского государственного университета, 2015. С. 152-157.

120. Прибылова Е. П., Иванов Е. С. Оценка нектаропродуктивности видов растений и травянистых экосистем Рязанской области // Вестник РУДН, серия Экология и безопасность жизнедеятельности. 2011 № 2. С. 16-21.

121. Прокопьев А. С., Чернова О. Д., Катаева Т. Н., Мачкинис Е. Ю. Растения природной флоры Сибири для теневых садов // Ботаника в современном мире. Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире». Т. 2. Махачкала: АЛЕФ, 2018. С. 303-306.

122. Пузанов А. В., Бабошкина С. В., Горбачев И. В. Особенности миграции тяжёлых металлов в природно-техногенных аномалиях Северо-Западного Алтая // Геохимия. 2012. №4. С. 393-402.

123. Пьянков В. И., Иванов Л. А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243-251.

124. Разумова В. В., Калюш О. А., Волошина Е. В. Интродукция окопника кавказского в ЦЧР // Молодёжный вектор развития аграрной науки: материалы 66-й студенческой научной конференции. Ч. III. Воронеж: ФГБОУ ВПО Воронежский ГАУ, 2015. С. 136-138.

125. Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

126. Растительные ресурсы России. Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Семейства Caprifoliaceae – Lobeliaceae. Товарищество научных изданий КМК. СПб. - М., 2011. С. 102-122.

127. Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства Caprifoliaceae–Plantaginaceae. Ленинград:

Наука, 1990. 328 с.

128. Ресурсоведение лекарственных растений / Д. А. Муравьева [и др.]. Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2008. 216 с.

129. Реутова Т. В., Реутова Т. И., Воробьева Л. З., Жинжакова Т. В. Фоновые концентрации тяжёлых металлов и неорганических соединений азота в почвах основных экосистем Центрального Кавказа // Устойчивое развитие горных территорий в условиях глобальных изменений: Материалы VII Международной научной конференции. Владикавказ: Изд-во «Терек», 2010. С. 1-4.

130. Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2002. 308 с.

131. Рохлова Е. Л. Травянистые интродуценты Южной Карелии // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2014. №4. С. 25-27.

132. Рощина В. В., Рощина В. Д. Выделительная функция высших растений. Монография. Saarbrücken: Lap Lambert, 2012. 476 с.

133. Рубан Г. А., Михович Ж. Э., Шалаева О. В. и др. Итоги интродукции: кормовые растения // Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2011. №6. С. 18-22.

134. Савин А. П., Гудимова Н. А. Донник белый в смеси с двулетними энтомофильными культурами // Пчеловодство. 2016. № 8. С. 27-29.

135. Самылина И. А., Булаев В. М. Проблемы безопасности лекарственных растений, содержащих эндогенные токсичные вещества // Фармация. 2009. №3. С. 6-8.

136. Самылина, И. А., Булаев В. М., Ших Е. В. Лекарственные растения, обладающие гепатотоксическим действием // Фармация. 2011. №4. С. 49-51.

137. Саприн С. В., Садыгов Э. А. Оценка антропогенной нагрузки на агроландшафты Воронежской области // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2016. №2 (49). С. 236-241. <https://doi.org/10.17238/issn2071-2243.2016.2.236>

138. Сенатор С. А., Саксонов С. В. Бурачниковые (Boraginaceae Juss.) во флоре Самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11. №1 (4). С. 588-595.

139. Сибгатуллина М. Ш., Валеева Г. Р. Металлы в травянистых растениях с разными типами адвентивных стратегий // Юг России: экология, развитие. 2013. №1. С. 72-81. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2013-1-72-81>

140. Сиротюк Э. А., Остапенко О. А. Конспект водной и прибрежно-водной флоры Республики Адыгея // Вестник Адыгейского государственного университета. 2016. Вып. 1 (176). С. 70-82.

141. Сиянова Н. С., Неуструева С. Н. Оптимизация условий выращивания культуры ткани раувольфии змеиной // Учёные записки Казанского государственного университета. 2008. Т. 105. Т. 2. С. 201–223.

142. Сукиасян А. Р., Пирумян Г. П. Влияние содержания тяжёлых металлов в воде и почве на экологический стресс растений в различных климатических зонах Республики Армения // Вода и экология: проблемы и решения. 2018. № 2 (74). С. 87-94. <https://doi.org/10.23968/2305-3488.2018.20.2.87-94>

143. Тажудинова З. Ш., Гамидова Н. Х. Кавказские эндемичные виды растений на территории платообразного хребта Аракмеэр // Успехи современной науки и образования. 2016. № 7. Т. 3. С. 17-20.

144. Тамахина А. Я., Ахкубекова А. А. Изменчивость строения листьев у синяка обыкновенного (*Echium vulgare* L.) (Boraginaceae) // Известия Оренбургского ГАУ, 2017. №6 (68). С. 233-237.

145. Тамахина А. Я., Ахкубекова А. А., Корсунов А. М. Модификационная изменчивость *Echium vulgare* L. в экотопах Центрального Кавказа // Вестник КрасГАУ. 2019. Вып. 1. С. 179-187.

146. Тамахина А. Я., Ахкубекова А. А. Мониторинг состава растительных сообществ на отвалах из отходов обогащения цветных металлов // Теоретическая и прикладная экология, 2019а. №2. С. 63-67. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-061-067>

147. Тамахина А. Я., Ахкубекова А. А. Микроморфологические особенности эпидермы и гистохимические методы идентификации вторичных метаболитов в листьях травянистых растений семейства Boraginaceae // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13. №3. С. 31–41. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2018-3-31-41>

148. Тамахина А. Я., Ахкубекова А. А., Иттиев А. Б. Динамика накопления аллантаина в подземной фитомассе видов семейства Boraginaceae и его роль в адаптации растений к неблагоприятным экологическим факторам // Юг России: экология, развитие. 2019б. Т. 14. №1. С. 126-136. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2019-1-126-136>

149. Тамахина А. Я., Локьяева Ж. Р. Мониторинг состояния растительного покрова хвостохранилища Тырнаузского вольфрамо-молибденового комби-

ната // Инновационные технологии в растениеводстве и экологии: Материалы международной научно-практической конференции, Владикавказ. Владикавказ: ФГБОУ ВО Горский ГАУ, 2017а. С. 128-130.

150. Темботова Ф. А., Пшегусов Р. Х., Тлупова Ю. М. и др. Состояние лесных экосистем горных территорий Кабардино-Балкарии по данным дистанционного зондирования // Известия РАН. Серия географическая. 2012. №6. С. 89-97. <https://doi.org/10.15356/0373-2444-2012-6-89-97>

151. Терехин А. А., Вандышев В. В. Технология возделывания лекарственных растений: Учеб. пособие. М.: РУДН, 2008. 201 с.

152. Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам: учебное пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. 77 с.

153. Глепцерищева З. Ю., Денисенко О. Н., Ляшенко С. С. Изучение состава фенольных соединений травы медуницы мягкой (*P. mollis* Wulf ex Hornem) и медуницы темной (*P. obscura* Dumort.) методом ВЭЖХ // Новации в медицине и фармакологии: сб. научных трудов по итогам межд. научно-практич. конференции. Федеральный центр науки и образования "Эвенсис". Нижний Новгород: АНО «Институт инновационных технологий, 2017. С. 78-80.

154. Третьякова А. С., Куликов П. В. «Чёрный список» флоры Свердловской области // Зыряновские чтения: Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Курган: Курганский гос. университет, 2014. С. 222-223.

155. Тринеева О. В., Сливкин А. И., Воропаева С. С. Определение органических кислот в листьях крапивы двудомной // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия, биология, фармация. 2013. № 2. С. 215-219.

156. Тхазапlicheва Л. Х., Чадаева В. А. Стратегии выживания некоторых видов геофитов в Кабардино-Балкарской Республике // Учёные записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2012. Т. 154. Кн. 4. С. 199-205.

157. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. №2. С. 7-34.

158. Федько И. В., Коломиец Н. Э., Китапова Р. Р. Элементный состав надземной части *Pulmonaria mollissima* (Boraginaceae) в Томской области // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 2. С. 250–253.

159. Фефелова С. Г., Анцупова Т. П., Батуева Д. М. Тяжёлые металлы в

чемерице Восточного Забайкалья // Природные и интеллектуальные ресурсы Сибири (Сибресурс-12-2006): докл. 12 Междунар. науч.-практ. конф. Томск, 2006. С. 65-66.

160. Фролов Ю. М. Интродукция хозяйственно-ценных видов рода *Synphytum* L. сем. Boraginaceae: Автореф. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 – Ботаника. СПб., 1994. 50 с.

161. Фролов Ю. М., Фролова Н. П. Влияние температурных условий на ритм цветения и завязывания семян окопника шершавого // Экология опыления растений: Сб. науч. тр. Пермь: ПГУ, 1984. С. 86-96.

162. Хасанова Л. В. Экосистемы Адыгеи // Вестник Адыгейского государственного университета. 2006. № 2. С. 227-232.

163. Худоногова Е. Г. Типы онтогенеза полезных растений Предбайкалья // Актуальные вопросы аграрной науки. 2015. Вып. 17. С. 14-18.

164. Худоногова Е. Г., Третьякова С. В. Эколого-фитоценотическая характеристика лекарственных растений Западного Прибайкалья // Вестник Иркутского государственного аграрного университета. 2011. №43. С. 82-99.

165. Цепкова Н. Л., Абрамова Л. М., Таумурзаева И. Т. О новых рудеральных синтаксонах Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) // Научные ведомости БелГАУ. Серия Естественные науки. 2014. № 23 (194). Вып. 29. С. 18-24.

166. Цепкова Н. Л., Кучмезова И. Т., Абрамова Л. М. Некоторые ассоциации рудеральной растительности г. Нальчика (Кабардино-Балкария) // Растительность России. 2008. №12. С. 97-103.

167. Цугкиев Б. Г., Кайтмазов Т. Б., Гагиева Л. Ч. Содержание питательных веществ в эфирномасличных растениях // Известия Горского государственного аграрного университета. 2013. Т. 50. Ч. 3. С. 324-330.

168. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.

169. Чечеткин И. Р., Неуструева С. Н., Сянова Н. С., Винтер В. Г. Влияние экстремальных факторов на накопление алкалоидов в культуре ткани *Rauwolfia serpentina* Benth. // Растительные ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 2. С. 90-95.

170. «Чёрная книга» флоры Сибири / науч. ред. Ю. К. Виноградова, отв. ред. А. Н. Куприянов; Рос. Акад. наук, Сибирское отделение; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

171. Чистяков В. А., Азарин К. В., Усатов А. В. Антиоксидантный по-

тенциал некоторых природных азотсодержащих соединений // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2008. № 5. С. 75–77.

172. Чудновская Г. В. Полезные растения семейства Boraginaceae (бурачниковые) Иркутского района Иркутской области // Инновационное развитие современной науки: проблемы, закономерности, перспективы: Сб. статей III Международной научно-практической конференции. Пенза: МЦНС «Наука и Просвещение», 2017. С. 26-28.

173. Шабанова Г. А., Изверская Т. Д., Гендов В. С. Дикорастущие хозяйственно-ценные растения заповедника «Ягорлык». Кишинев: Есо-TIRAS, 2012. 264 с.

174. Шекетаури Ш. К. Многообразие флоры и растительности высокогорья Пшав-Хетсуретского и Тушетского историко-географических районов и вопросы их охраны // Вестник Академии наук Чеченской Республики. 2014. №1 (22). С. 47-50.

175. Шагапсоев С. Х. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик: ООО «Тетраграф», 2015. 352 с.

176. Эбель А. Л., Куприянов А. Н., Стрельникова Т. О. и др. Чёрная Книга флоры Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

177. Яковлева Е. Г. Диагностика, лечение и профилактика отравлений животных растениями, содержащими пирролизидиновые алкалоиды // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2008. №4. С. 30-33.

178. Ямалов С. М., Баянов А. В., Голованов Я. М. Адвентивный компонент степных и луговых сообществ Южного Урала // Вестник Оренбургского государственного университета. 2013. №5 (154). С. 153-157.

179. Abramova L. M., Chernyagina O. A., Devyatova E. A. Invasive species in Kamchatka: distribution and communities // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 2017. Vol. 6 (1). P. 3–12. <https://doi.org/10.17581/bp.2017.06101>

180. Akcin O. E., Baki H. Micromorphology and anatomy of three *Symphytum* (Boraginaceae) taxa from Turkey // Bangladesh Journal of Botany. 2007. Vol. 36 (2). P. 93-103. <https://doi.org/10.3329/bjb.v36i2.1496>

181. Amiranashvili L., Gogilashvili L., Gokadze S., et al. UHPLC-Q-TOF/MS Characterization of Several Compounds from the Roots and Stems Extracts of *Symphytum asperum* // Bulletin of the Georgian national academy of sciences. 2016. V. 10, no. 3. P. 127-133.

182. Aniszewski T. Alkaloids – secret of life: alkaloids chemistry, biological

significance, applications and ecological role. Amsterdam: Elsevier, 2007. 335 p.

183. Barbakadze V., Mulkijanyan K., Gogilashvili L., et al. Allantoin and Pyrrolizidine Alkaloids-Free Wound Healing Compositions from *Symphytum asperum* // Bulletin of Georgian National Academy of Sciences. 2009. Vol. 3, no. 1. P. 159-164.

184. Barbakadze V., Mulkijanyan K., Merlani M. M., et al Extraction, composition and the antioxidant and anticomplement activities of high molecular weight fractions from the leaves of *Symphytum asperum* and *S. caucasicum* // Pharmaceutical Chemistry Journal. 2011. Vol. 44. P. 604–607. [https://doi.org/ 10.1007/s11094-011-0527-9](https://doi.org/10.1007/s11094-011-0527-9)

185. Becker L. C., Bergfeld W. F., Belsito D. V., et al Final report of the safety assessment of allantoin and its related complexes // International Journal of Toxicology. 2010. Vol. 29. P. 84–97. <https://doi.org/10.1177/1091581810362805>

186. Betteridge K., Cao Y., Colegate S. M. Improved method for extraction and LC-MS analysis of pyrrolizidine alkaloids and their *N*-oxides in honey: application to *Echium vulgare* honeys // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2005. Vol. 53. P. 1894–1902. <https://doi.org/10.1021/jf0480952>

187. Biskup A., Izmałłow R. Endosperm development in seeds *Echium vulgare* L. (Boraginaceae) from polluted sites // Acta biologica Cracoviensia. Series botanica. 2004. Vol. 46. P. 39–44.

188. Boppre M., Colegate S. M., Edgar J. A. Pyrrolizidine alkaloids of *Echium vulgare* honey found in pure pollen // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2005. Vol. 53. P. 594–600. <https://doi.org/10.1021/jf0484531>

189. Bowne J. B., Erwin T. A., Juttner J., et al. Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level // Molecular Plant. 2011. Vol. 5. P. 418–429. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr114>

190. Casartelli A., Riewe D., Hubberten H. M., et al. Exploring traditional aus-type rice for metabolites conferring drought tolerance // Rice. 2018. Vol. 11, no. 1. P. 1-9. <https://doi.org/10.1186/s12284-017-0189-7>

191. Casartelly A., Melino V. J., Baumann U., et al Opposite fates of the purine metabolite allantoin under water and nitrogen limitations in bread wheat // Plant Molecular Biology. 2019. Vol. 99. P. 477–497. <https://doi.org/10.1007/s11103-019-00831-z>

192. Castro A. H. F., Young M. C. M., Alvarenga A. A., Alves J. D. Influence of photoperiod on the accumulation of allantoin in comfrey plants // Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal. 2001. Vol. 13(1). P. 49-54.

193. Chin L., Leung D., Taylor H. H. Correlation between endogenous tannins

and lead accumulation in roots of *Symphytum officinale* L. // Australasian Journal of Ecotoxicology. 2009. Vol. 15 (1). P. 5-10.

194. Chushenko V. N., Prokopenko T. S., Komissarenko N. F., et al. Carbohydrates of the roots of *Symphytum officinale* // Chemistry of Natural Compounds. 1990. Vol. 26 (4). P. 460-461. <https://doi.org/10.1007/BF00598542>

195. Clemens S. Toxic Metal Accumulation, Responses to Exposure and Mechanisms of Tolerance in Plants // Biochemical. 2006. Vol. 88. P. 1707-1719. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2006.07.003>

196. Coneva V., Simopoulos C., Casaretto J. A., et al. Metabolic and co-expression network-based analyses associated with nitrate response in rice // BMC Genom. 2014. Vol. 15. P. 1056. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1056>

197. Cordell G. A. The Alkaloids - Chemistry and Biology. Amsterdam: Elsevier, 2011. Vol. 69. P. 1-609.

198. Couet C. E., Crews C., Hanley A. B. Analysis, separation, and bioassay of pyrrolizidine alkaloids from comfrey (*Symphytum officinale*) // Natural Toxins. 1996. Vol. 4, no. 4. P. 163-167. <https://doi.org/10.1002/19960404nt3>

199. Cramer L., Schiebel H.-M., Ernst L., Beuerle T. Pyrrolizidine alkaloids in the food chain: development, validation, and application of a new HPLC-ESI-MS/MS sum parameter method // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2013. Vol. 61. P. 11382–11391. <https://doi.org/10.1021/jf403647u>

200. Czaplicki S., Zadernowski R., Nowak-Polakowska H. Związki fenolowe nasion zmijowca zwyczajnego (*Echium vulgare* L.) // Bromatologia i Chemia Toksykologiczna. 2011. Vol. XLIV, no. 3. P. 815-821.

201. Davies K. Transcriptional Regulation of Secondary Metabolism // Functional Plant Biology. 2003. Vol. 30. P. 913-925. <https://doi.org/10.1071/FP03062>

202. De D., De B. Elicitation of diosgenin production in *Trigonella foenum-graecum* L. seedlings by heavy metals and signaling molecules // Acta Physiologiae Plantarum. 2011. Vol. 3. P. 1585-1590. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0691-7>

203. Degenkolbe T., Do P. T., Kopka J., et al. Identification of drought tolerance markers in a diverse population of rice cultivars by expression and metabolite profiling // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, no. 5. P. 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063637>

204. Du J., Zhang L., Liu. T., et al. Thermal conversion of a promising phytoremediation plant (*Symphytum officinale* L.) into biochar: Dynamic of potentially toxic elements and environmental acceptability assessment of the biochar // Biore-

- source Technology. 2019. Vol. 274. P. 73-82. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.11.077>
205. El-Shazly A., Sarg T., Ateya A., et al. Pyrrolizidine Alkaloids from *Echium setosum* and *Echium vulgare* // Journal of Natural Products. 1996. Vol. 59. P. 310-313.
206. El-Shazly A., Wink M. Diversity of Pyrrolizidine Alkaloids in the Boraginaceae Structures, Distribution, and Biological Properties // Diversity. 2014. Vol. 6 (2). P. 188-282. <https://doi.org/10.3390/d6020188>
207. Fedoreyev S. A., Inyushkina Y. V., Bulgakov V. P, et al. Production of allantoin, rabsosiin and rosmarinic acid in callus cultures of the seacoastal plant *Mertensia maritima* (Boraginaceae) // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2012. Vol. 110. P. 183–188. <https://doi.org/10.1007/s11240-012-0125-x>
208. Fox L. K., Gradle C., Dee A. Short communication: disinfectant containing a complex of skin conditioners // Journal of Dairy Science. 2006. Vol. 89. P. 2539–2541. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72329-3](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72329-3)
209. Foyer C. H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications // Antioxidants & Redox Signaling. 2009. Vol. 11. P. 861–906. <https://doi.org/10.1089/ars.2008.2177>
210. Frohnmeyer H., Staiger D. Ultraviolet-B radiation- mediated responses in plants // Plant Physiology. 2003. Vol. 133. P. 1420-1428. <https://doi.org/10.1104/pp.103.030049>
211. Frohne D., Pfänder H. J. Poisonous plants: a handbook for doctors, pharmacists, toxicologists and veterinarians. Portland: Timber Press, 2005. 469 p.
212. Furini A. Plants and Heavy Metals. Dordrecht: Springer, 2012. 86 p.
213. Gershenzon J. Plant Defenses: Surface Protectants and Secondary Metabolites // Plant Physiology. 3rd ed., L.Taiz and E.Zeiger . Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2003. P. 347-376.
214. Graves M., Mangold J., Jacobs J. Biology, Ecology and Management of Blueweed (*Echium vulgare* L.). Montana State University Extension. 2010. Publication EB0195. 11 p.
215. Gremigni P., Hamblin J., Harris D., Cowling W. A. The interaction of phosphorus and potassium with seed alkaloid concentrations, yield and mineral content in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.) // Plant and Soil. 2003. Vol. 253, no. 2. P. 413–427.
216. Gus'kov E. P., Prokof'ev V. N., Kletskii M. E., et al. Allantoin as a Vitamin // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2004. Vol. 398. P. 320–324.

<https://doi.org/10.1023/b:dobi.0000046649.11374.8d>

217. Haberer W., Witte L., Hartmann T., Dobler S. Pyrrolizidine alkaloids in *Pulmonaria obscura* // *Planta Medica*. 2002. Vol. 68. P. 480–482. <https://doi.org/10.1055/s-2002-32088>

218. Hassanein R. A., Hashem H. A., El-deep M. H., Shouman A. Soil contamination with heavy metals and its effect on growth, yield and physiological responses of vegetable Crop plants (turnip and lettuce) // *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2013. Vol. P. 145-162.

219. HMPC, Public statement on the use of herbal medicinal products containing toxic, unsaturated pyrrolizidine alkaloids (PAs). 24 November 2014, EMA/HMPC/893108/2011, Committee on Herbal Medicinal Products (HMPC), 2014.

220. Irani S., Lobo J. M., Gray G. R., Todd C. D. Allantoin accumulation in response to increased growth irradiance in *Arabidopsis thaliana* // *Biologia Plantarum*. 2018. Vol. 62. P. 181-187. <https://doi.org/10.1007/s10535-017-0747-2>

221. Irani S., Irani S., Todd C. D. Ureide metabolism under abiotic stress in *Arabidopsis thaliana* // *Journal of Plant Physiology*. 2016. Vol. 199. P. 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.05.011>

222. Izmailow R., Biskup A. Reproduction of *Echium vulgare* L. (Boraginaceae) in contaminated sites // XVII Intern. Congr. «Sexual Plant Reproduction in Nature and the Laboratory»: Progr., Abstr. Lublin: Maria Curie-Sklodowska Univ. Press. 2002. P. 68.

223. Jansen G., Jürgens H.-U., Schliephake E., Ordon F. Effect of the Soil pH on the Alkaloid Content of *Lupinus angustifolius* // *International Journal of Agronomy*. 2012. Vol. 10. P. 1-5. <https://doi.org/10.1155/2012/269878>

224. Kaplan F., Kopka J., Haskell D. W., et al. Exploring the temperature-stress metabolome of *Arabidopsis* // *Plant Physiology*. 2004. Vol. 136. P. 4159–4168. <https://doi.org/10.1104/pp.104.052142>

225. Karimov V. N., Alizada V.M., Mehdiyeva N. P. Useful features of the species of Boraginaceae Juss. family spread in Azerbaijan // *Web of Scholar*. 2018. 2(20). Vol. 2. P. 5-13.

226. Kempf M., Reinhard A., Beuerle T. Pyrrolizidine alkaloids (PAs) in honey and pollen - legal regulation of PA levels in food and animal feed required // *Molecular Nutrition & Food Research*. 2010. Vol. 54. P. 158–168. <https://doi.org/10.1002/mnfr.200900529>

227. Klemow K. M., Clements D. R., Threadgill P. F., Cavers P. B. The biology of Canadian weeds. 116. *Echium vulgare* L. // *Canadian Journal of Plant Science*.

2002. Vol. 82. P. 235-248. <https://doi.org/10.4141/P01-058>

228. Kowalczyk E., Patyra E., Krzysztof K. Pyrrolizidine alkaloids as a threat to human and animal health // *Medycyna weterynaryjna*. 2015. Vol. 71, no. 10. P. 602-607.

229. Lachman J., Hejtmánková A., Miholová D., et al. Relations among alkaloids, cadmium and zinc contents in opium poppy (*Papaver somniferum* L.) // *Plant Soil Environ*. 2006. Vol. 52. P. 282–288. <https://doi.org/10.17221/3442-PSE>

230. Lee H. G., Park M.-E., Park B.Y., et al. The Arabidopsis MYB96 Transcription Factor Mediates ABA-Dependent Triacylglycerol Accumulation in Vegetative Tissues under Drought Stress Conditions // *Plants*. 2019. Vol. 8, no. 296. P. 1-12. <https://doi.org/10.3390/plants8090296>

231. Lescano C. I., Martini C., Gonzalez C. A., Desimone M. Allantoin accumulation mediated by allantoinase downregulation and transport by Ureide Permease 5 confers salt stress tolerance to Arabidopsis plants // *Plant Molecular Biology*. 2016. Vol. 91, no. 4-5. P. 581-595. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0490-7>

232. McLellan T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (Begoniaceae) // *American Journal of Botany*. 2005. Vol. 92. P. 1616–1623. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1616>

233. Mehdiyeva N. P., Alizade V. M. *Ethnobotany of the Caucasus* / eds. Rainer W. Bussmann. Springer, 2017. 746 p.

234. Melkumova Z. V., Telezhenetskaya M. V., Yunusov S. Y., Manko I. V. Refinement of the structure of asperumine // *Chemistry of Natural Compounds*. 1974. Vol. 10. P. 483–485.

235. Merlani M., Barbakadze V., Amiranashvili L., et al. Enantioselective synthesis and antioxidant activity of 3-(3,4-dihydroxyphenyl)-glyceric acid–basic monomeric moiety of a biologically active polyether from *Symphytum asperum* and *S. caucasicum* // *Chirality*. 2010. Vol. 22. P. 717–725. <https://doi.org/10.1002/chir.20823>

236. Michalak A. Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress // *Polish Journal of Environmental Studies*. 2006. Vol. 15 (4). P. 523-530.

237. Miller N. J., Castelluccio C., Tijburg L., Rice-Evans C. The antioxidant properties of theaflavins and their gallate esters – radical scavengers or metal chelators? // *Federation of European Biochemical Societies letters*. 1996. Vol. 392. P. 40–44. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(96\)00780-6](https://doi.org/10.1016/0014-5793(96)00780-6)

238. Min B.-S., Meselhy R. M., Hattori M., et al. Cytotoxicity of Shikonin Metabolites with Biotransformation of Human Intestinal Bacteria // *Journal of Micro-*

biology and Biotechnology. 2000. Vol. 10, no. 4. P. 514–517.

239. Moallem S. A., Haseinzadeh H., Ghoncheh F. Evaluation of antidepressant effect of aerial parts of *Echium vulgare* on mice // Iranian Journal of Basic Medical Sciences. 2007. Vol. 10, no. 3. P. 189-196. <https://doi.org/10.22038/ijbms.2007.5294>

240. Moyano M. R., Garcia A., Rueda A., et al. *Echium vulgare* and *Senecio vulgaris* poisoning in fighting bulls // Journal of Veterinary Medicine. 2005. Vol. 53. P. 24-25. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0442.2006.00780.x>

241. Mudge E. M., Jones A. M. P., Brown P. N. Quantification of pyrrolizidine alkaloids in North American plants and honey by LC-MS: single laboratory validation // Food additives & contaminants. Part A, Chemistry, analysis, control, exposure & risk assessment. 2015. Vol. 32. P. 2068–2074. <https://doi.org/10.1080/19440049.2015.1099743>

242. Mutterlein R., Arnorld C. G. Investigations concerning the content and the pattern of pyrrolizidine alkaloids in *Symphytum officinale* L. (comfrey) // Pharm Ztg Wiss. 1993. Vol. 138. P. 119–125.

243. Onduso S. O., Ng'ang'a M. M., Wanjohi W., Hassanali A. Determination of pyrrolizidine alkaloids levels in *Symphytum asperum* // Biofarmasi, Journal of Natural Product Biochemistry. 2017. Vol. 15, no. 2. P. 65-78. <https://doi.org/10.13057/biofar/f150203>

244. Özel S. Determination of Heavy Metal Levels in *Echium italicum* L. Plants // Notulae Scientia Biologicae. 2018. Vol. 10 (3). P. 424-429. <https://doi.org/10.15835/nsb10310349>

245. Patent EP 2425831, 2012. SCCA-1 production inhibitor having a carboxamide derivative and/or a salt thereof as an active ingredient / M. Kaneko, T. Hiruma, M. Suetsugu, et al.

246. Petersen M., Abdullah Y., Benner J., et al. Evolution of rosmarinic acid biosynthesis // Phytochemistry. 2009. Vol. 70, no. 15-16. P. 1663-1679. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.05.010>

247. Poongothai G., Shubashini K. S. Quantitative analysis of allantoin in leaves, stem and roots of *Pisonia grandis* R. Br. by RP-HPLC // International Journal of Current Research. 2013. Vol. 5, no. 8. P. 2105-2108.

248. Rai V., Khatoon S., Bisht S. S., Mehrotra S. Effect of cadmium on growth, ultramorphology of leaf and secondary metabolites of *Phyllanthus amarus* Schum. and Thonn // Chemosphere. 2005. Vol. 61. P. 1644–1650. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2005.04.052>

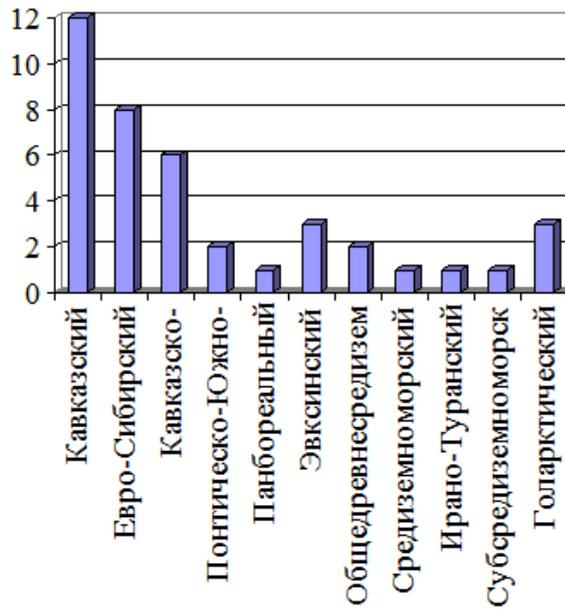
249. Redillas M. C. F. R., Bang S. W., Lee D.-K., et al. Allantoin accumulation through overexpression of ureide permease1 improves rice growth under limited nitrogen conditions // *Plant Biotechnology Journal*. 2019. Vol. 17, no. 7. P. 1289-1301. <https://doi.org/10.1111/pbi.13054>
250. Roeder E., Bourauel T., Neuberger V. Symviridine, a new pyrrolizidine alkaloids from *Symphytum* species // *Phytochemistry*. 1992. Vol. 31. P. 4041–4042. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)97585-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)97585-X)
251. Salehi B., Sharopov F., Tumer T. B., et al. *Symphytum* Species: A Comprehensive Review on Chemical Composition, Food Applications and Phytopharmacology // *Molecules*. 2019. Vol. 24, no. 2272. 33 p. <https://doi.org/10.3390/molecules24122272>
252. Savic V., Nikolic V. D., Arsic I. A., et al Comparative Study of the Biological Activity of Allantoin and Aqueous Extract of the Comfrey Root // *Phytotherapy Research*. 2015. Vol. 29 (8). P. 1117-1122. <https://doi.org/10.1002/ptr.5356>
253. Shao H. B., Chu L. Ye., Lu Zh. H., Kang C. M. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells // *International Journal of Biological Sciences*. 2008. Vol. 4, no. 1. P. 8-14. <https://doi.org/10.7150/ijbs.4.8>
254. Silvente S., Sobolev A. P., Lara M. Metabolite adjustments in drought tolerant and sensitive soybean genotypes in response to water stress // *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7, no. 6. P. 1-11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038554>
255. Singh Y., Malik C. P. Phenols and their antioxidant activity in *Brassica juncea* seedlings growing under HgCl₂ stress // *Journal of Microbiology and Biotechnology Research*. 2011. Vol. 1 (4). P. 124-130.
256. Skoneczny B., Weston P. A., Xiaocheng Zhu, et al. Metabolic Profiling of Pyrrolizidine Alkaloids in Foliage of Two *Echium* spp. Invaders in Australia - A Case of Novel Weapons? // *International Journal of Molecular Sciences*. 2015. Vol. 16. P. 26721–26737. <https://doi.org/10.3390/ijms161125979>
257. Solanki R., Dhankhar R. Biochemical changes and adaptive strategies of plants under heavy metal stress // *Biologia*. 2011. Vol. 66, no. 2. P. 195-204. <https://doi.org/10.2478/s11756-011-0005-6>
258. Stegemann T., Kruse L. H., Brütt M., Ober D. Specific Distribution of Pyrrolizidine Alkaloids in Floral Parts of Comfrey (*Symphytum officinale*) and its Implications for Flower Ecology // *Journal of Chemical Ecology*. 2019. Vol. 45. P. 128–135. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-0990-9>
259. Stickel F., Seitz H. K. The efficacy and safety of comfrey // *Public Health*

- Nutrition. 2000. Vol. 3. P. 501–508. <https://doi.org/10.1017/s1368980000000586>
260. Tamas J., Kovacs E. Vegetation Pattern and Heavy Metal Accumulation at a Mine Tailing at Gyöngyösoroszi, Hungary // Zeitschrift für Naturforschung. Section C, Biosciences, Biosciences. 2005. Vol. 60, no. 3-4. P. 362-367. <https://doi.org/10.1515/znc-2005-3-421>
261. Veihweger K. How plants cope with heavy metals // Botanical Studies. 2014. Vol. 55, no. 35. P. 1-12. <https://doi.org/10.1186/1999-3110-55-35>
262. Verpoorte R., Contin A., Memelink J. Biotechnology for the production of plant secondary metabolites // Phytochemistry Reviews. 2002. Vol. 1. P. 13-25. <https://doi.org/10.1023/A:1015871916833>
263. Wang W.-S., Zhao X.-Q., Li M., et al Complex molecular mechanisms underlying seedling salt tolerance in rice revealed by comparative transcriptome and metabolomic profiling // Journal of Experimental Botany. 2016. Vol. 67. P. 405–419. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv476>
264. Wink M., Meissner C., Witte L. Patterns of quinolizidine alkaloids in 56 species of the genus *Lupinus* // Phytochemistry. 1995. Vol. 38, no. 1. P. 139–153.
265. White P. J., Brown P. H. Plant nutrition for sustainable development and global health // Annals of Botany. 2010. Vol. 105. P. 1073–1080. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq085>
266. Wu H., Liu X., You L., et al. Effects of salinity on metabolic profiles, gene expressions, and antioxidant enzymes in halophyte // Journal of Plant growth regulators. 2012. Vol. 31. P. 332–341. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9244-6>
267. Zengin F. K., Munzuroglu O. Effects of some heavy metals on content of chlorophyll, proline and some antioxidant chemicals in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings // Acta biologica Cracoviensia. Series botanica. 2005. Vol. 47 (2). P. 157-164.
268. Zhang Y.-M., Chu Z.-D., Feng X., Gong Y.-H. Roles of allantoin in plant defense responses // Zhiwu Shengli Xuebao / Plant Physiology Journal. 2017. Vol. 53 (7). P. 1131-1138. <https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.2016.0512>

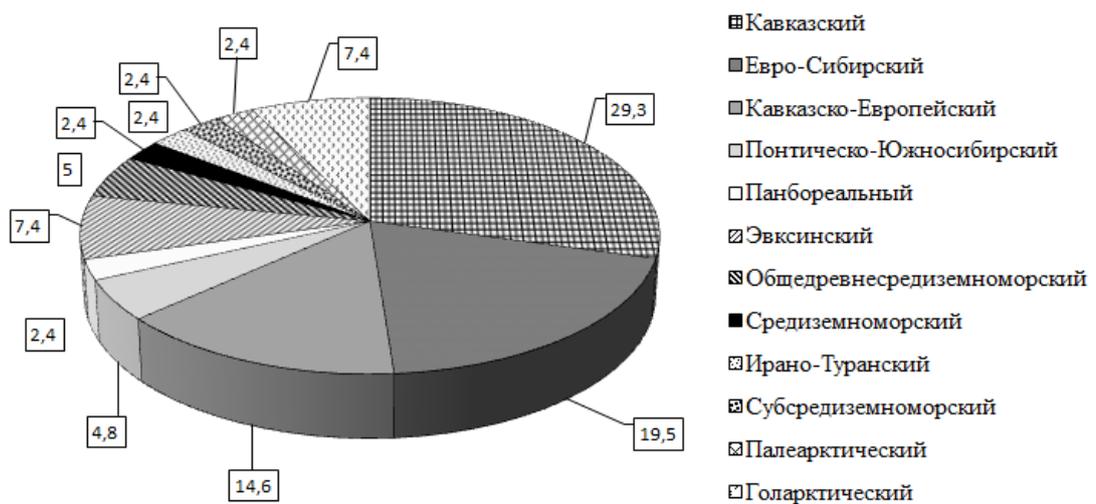
ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Географический спектр видов *Voraginaceae* флоры КБР: а – количество видов; б – удельный вес видов каждого геоэлемента.



а)



б)

Объекты исследования

4.1 Надземная часть и корни синяка обыкновенного (а, б) [а - с. Аушигер, б - берег р. Нальчик] и медуницы мягкой (в)



а)



б)



в)



4.2 Надземная часть и корневища с корнями окопников
шершавого (а) и кавказского (б)



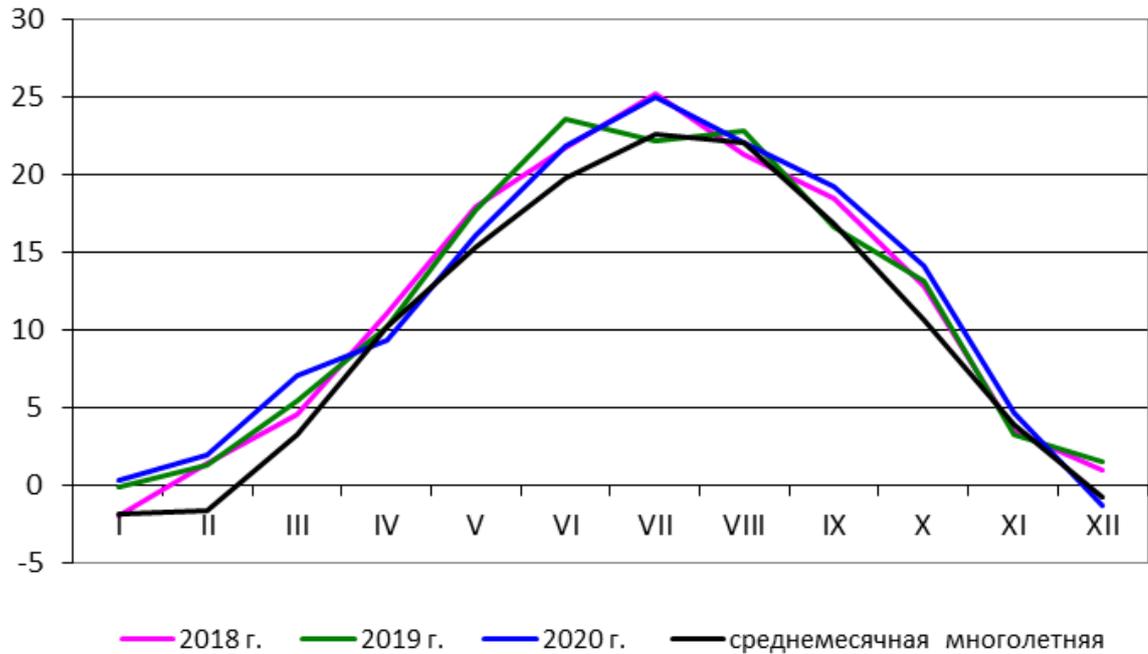
а)



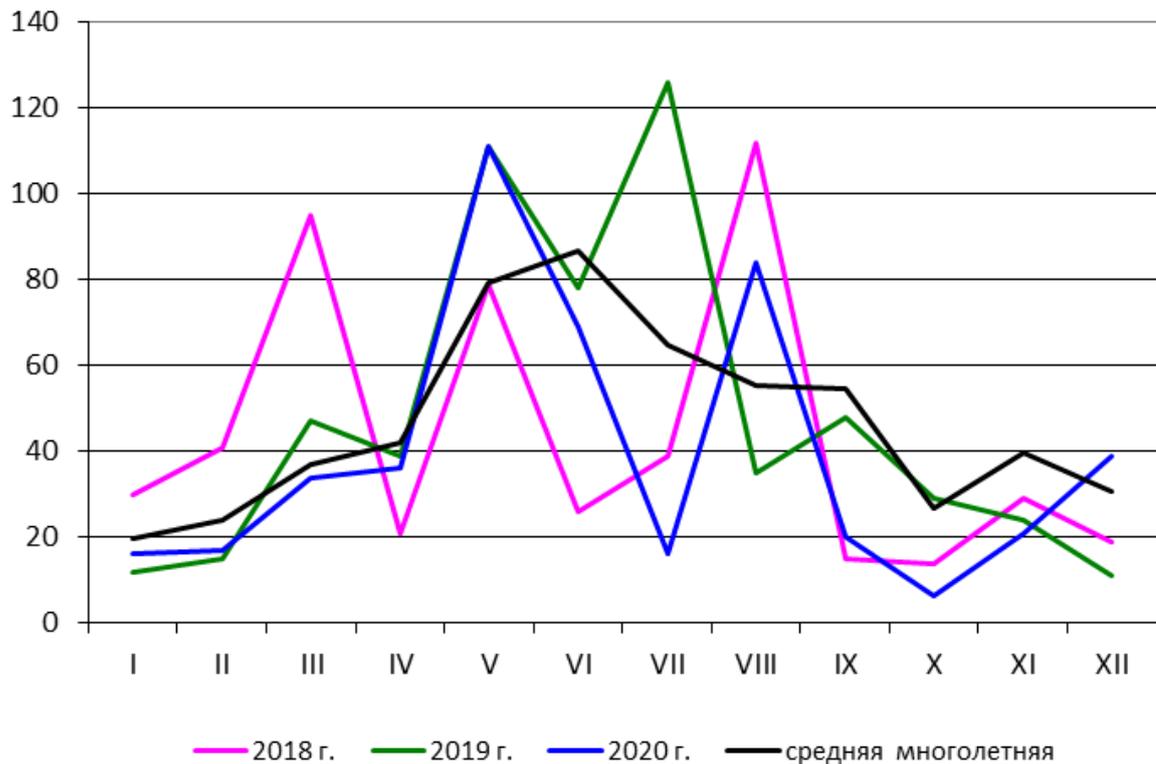
б)



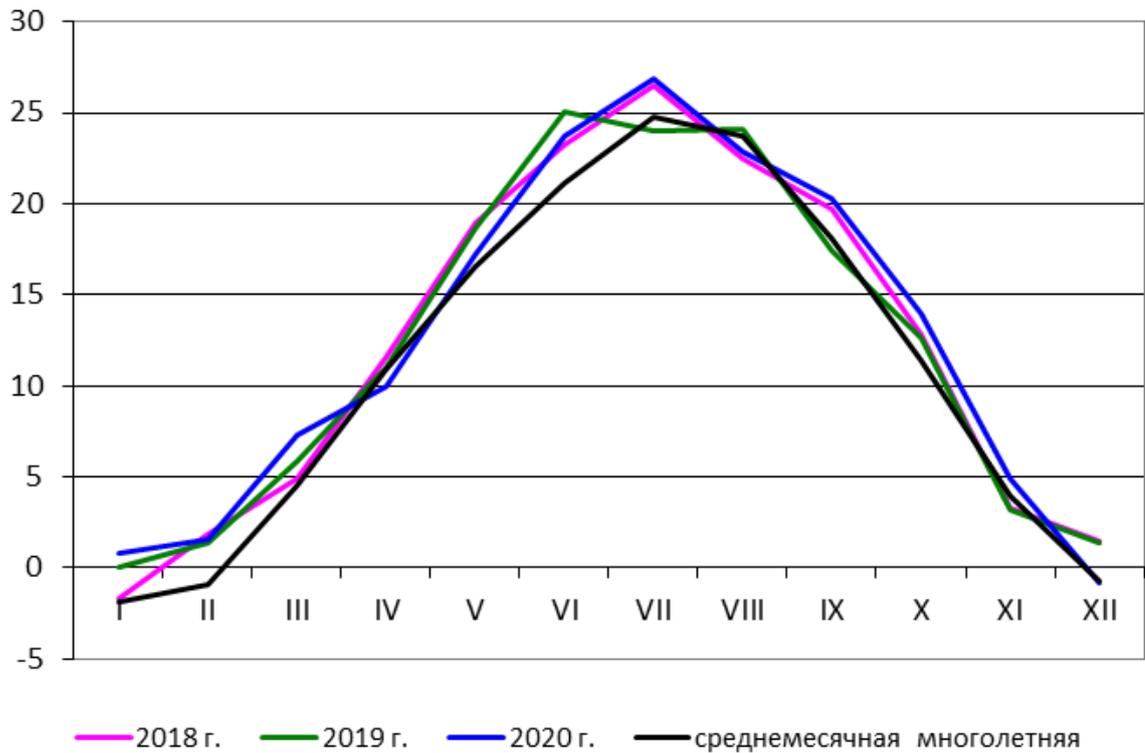
5.1 Среднемесячная температура воздуха в предгорной зоне КБР за период исследования, °С (по данным метеостанции Нальчик)



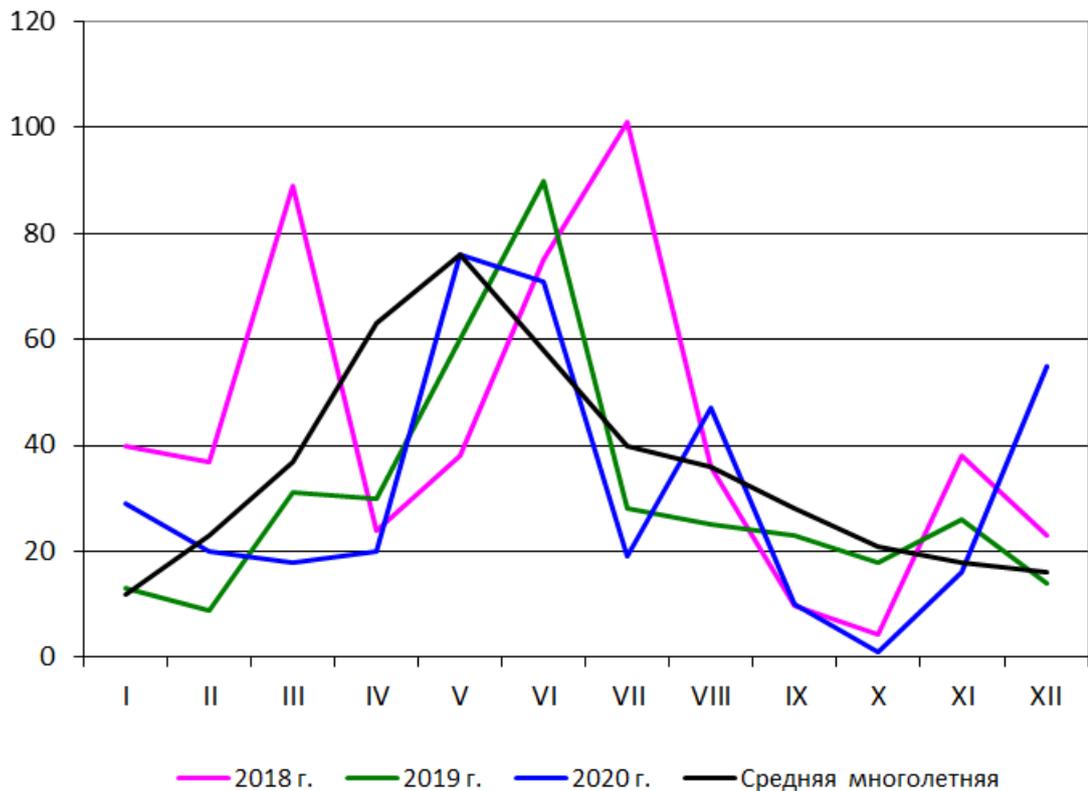
Сумма осадков по месяцам, мм, в предгорной зоне КБР за период исследования



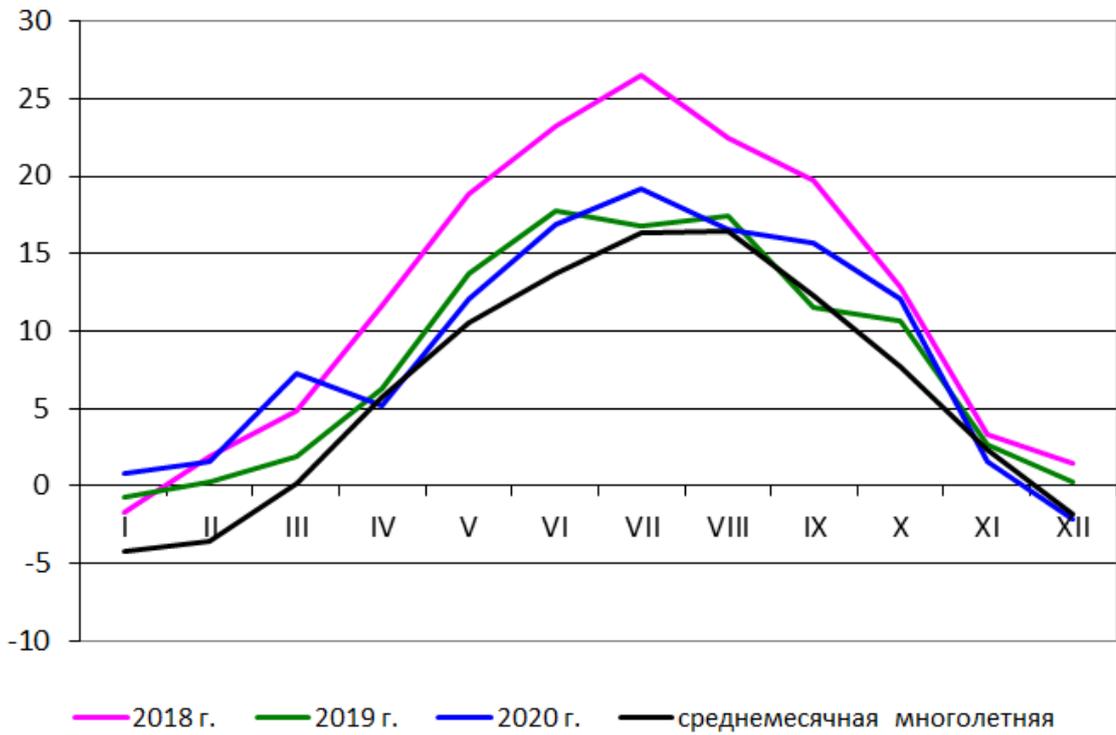
5.2 Среднемесячная температура воздуха в степной зоне КБР за период исследования, °С (по данным метеостанции Прохладный)



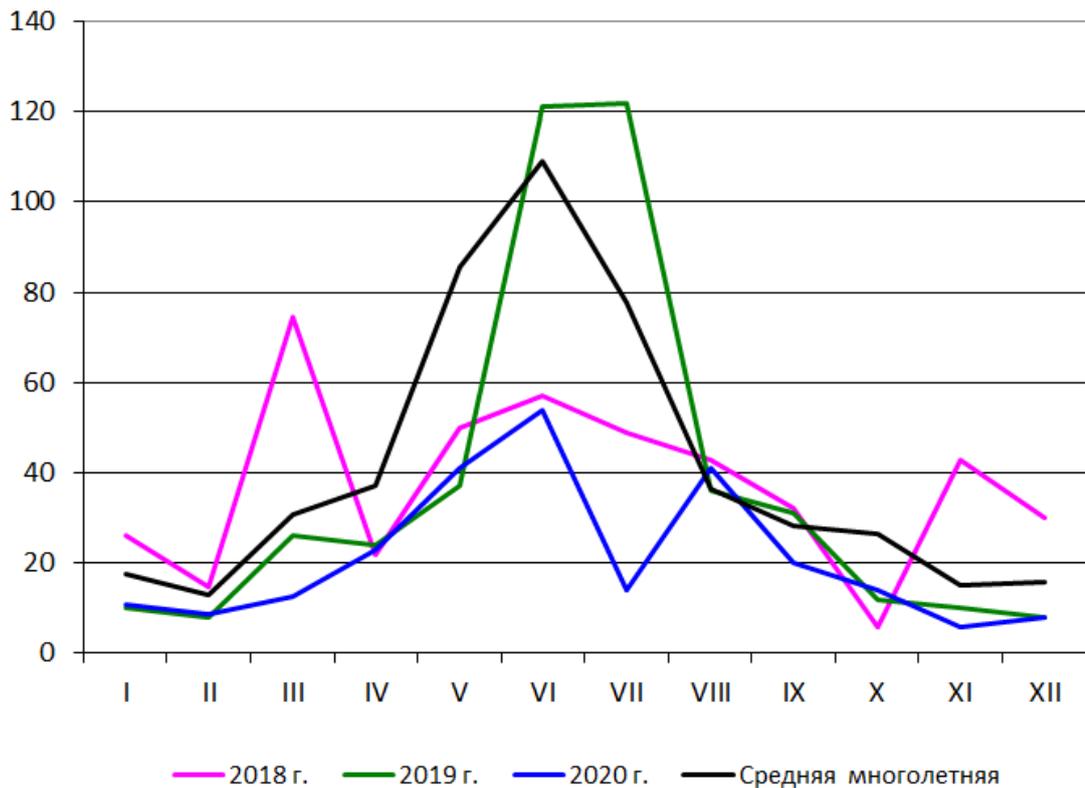
Сумма осадков по месяцам, мм, в степной зоне КБР за период исследования



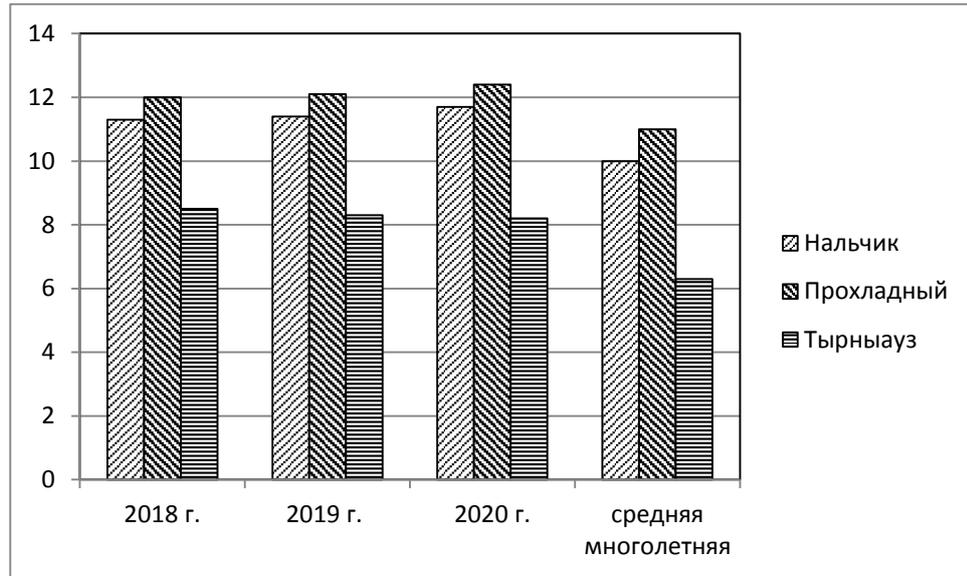
5.3 Среднемесячная температура воздуха в горной зоне КБР за период исследования, °С (по данным метеостанции Тырнауз)



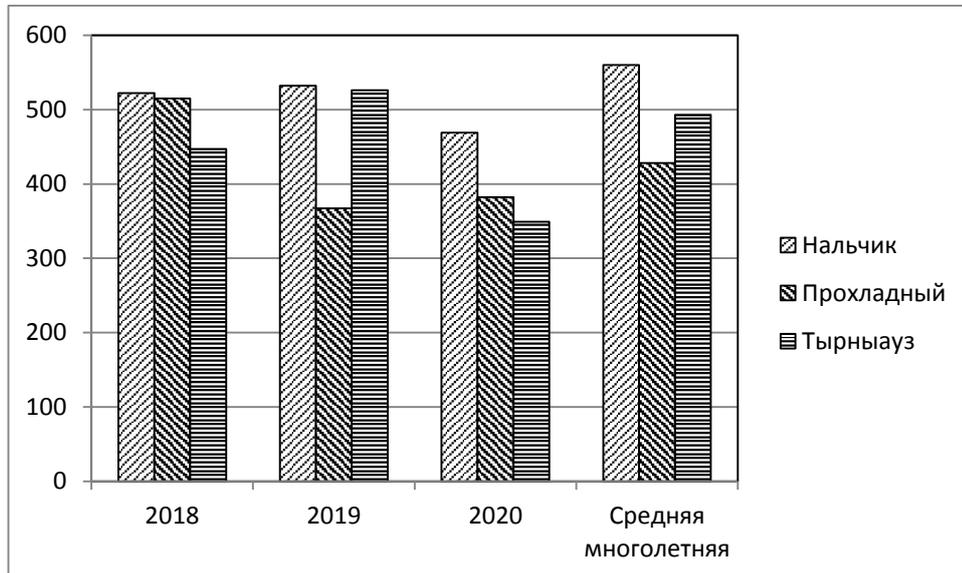
Сумма осадков по месяцам, мм, в горной зоне КБР за период исследования



5.4 Среднемесячные годовые температуры воздуха, °С,
в районах исследования



5.5 Сумма осадков за год, мм, в районах исследования



Геоботаническая характеристика фитоценозов с участием *E. vulgare* в
наименее нарушенных экотопах

Параметры фитоценоза	УП 1	УП 8	УП 12	УП 14
Высота н. у. м., м	250	550	650	1040
Площадь описания, м ²	100	150	200	150
Средняя высота травостоя, см	75	88	64	80
Количество видов на учетной площадке, шт.	38	29	32	47
Число особей <i>E. vulgare</i> на УП	112	286	452	62
Количество особей <i>E. vulgare</i> , шт./ м ²	1,12	1,91	2,26	0,41
Название вида	УП 1	УП 8	УП 12	УП 14
I	II	III	IV	V
<i>Achillea millefolium</i> L.	2	1	-	+
<i>Achnatherum caragana</i> (Trin.) Nevski	-	-	-	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	r	-	-	-
<i>Agrostis vulgaris</i> With.	+	1	+	+
<i>Alyssum tortuosum</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	-	-	-	+
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	-	1	-	-
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	1	+	+	+
<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	-	-	-	+
<i>Asparagus officinalis</i> L.	-	-	-	+
<i>Astragalus austriacus</i> Jacq.	-	-	-	r
<i>Astrodaucus orientalis</i> (L.) Drude	-	-	+	-
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	2	-	-	-
<i>Bromopsis variegata</i> (M. Bieb.) Holub	-	-	1	-
<i>Bromus arvensis</i> L.	3	2	1	2
<i>Bromus inermis</i> Leyss.	1	-	-	-
<i>Bromus mollis</i> L.	-	1	-	-
<i>Caragana grandiflora</i> (M. Bieb.) DC.	-	-	-	r
<i>Carduus hamulosus</i> Ehrh.	2	-	-	-
<i>Carex humilis</i> Leyss.	-	-	-	+
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medikus	-	+	-	-
<i>Carthamus lanatus</i> L.	+	-	-	-
<i>Centaurea albida</i> K. Koch	-	-	+	-
<i>Centaurea ciscaucasica</i> Sosn.	-	-	-	r
<i>Centaurea cyanus</i> L.	-	-	-	r
<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	1	-	-	-
<i>Centaurea iberica</i> Trevir. ex Spreng.	-	1	-	-
<i>Centaurea kubanica</i> Klokov	-	-	-	r
<i>Cichorium intybus</i> L.	1	1	-	+
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	2	-	-	-
<i>Cirsium incanum</i> (S.G. Gmel.) Fisch.	-	1	-	-
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	1	-	-	-
<i>Coronilla varia</i> L.	1	-	-	-
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	2	-	+	-
<i>Dactylis glomerata</i> L.	-	1	-	-
<i>Dianthus pseudarmeria</i> M. Bieb.	-	-	-	r
<i>Echium vulgare</i> L.	+	+	+	r

I	II	III	IV	V
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	3	1	3	2
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	2	-	-	-
<i>Eryngium planum</i> L.	-	+	-	-
<i>Euphorbia stepposa</i> Zoz ex Prokh.	-	-	1	-
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	-	-	1	-
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	3	-	2	1
<i>Geranium pratense</i> L.	-	+	-	r
<i>Gypsophila elegans</i> M. Bieb.	-	-	-	r
<i>Hordeum leporinum</i> Link	2	+	2	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	+	-	r	-
<i>Inula aspera</i> Poir.	+	-	-	-
<i>Inula germanica</i> L.	r	-	-	-
<i>Juniperus sabina</i> L.	-	-	-	r
<i>Jurinea ciscaucasica</i> (Sosn.) Iljin	-	-	-	r
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	-	-	-	r
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	2	-	-	1
<i>Koeleria macrantha</i> (Ledeb.) Schult.	-	-	1	-
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	-	-	-	-
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	-	r	-	-
<i>Linum austriacum</i> L.	-	-	-	r
<i>Lolium perenne</i> L.	-	2	-	-
<i>Lotus caucasicus</i> Kuprian. ex Juz.	2	-	-	-
<i>Lotus corniculatus</i> L.	-	+	1	-
<i>Medicago falcata</i> L.	2	3	2	+
<i>Medicago lupulina</i> L.	-	-	-	r
<i>Medicago minima</i> (L.) Bartal.	-	1	-	-
<i>Melica transsilvanica</i> Schur	-	-	-	3
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	1	-	-	-
<i>Nepeta cyanea</i> Steven	-	-	-	+
<i>Nepeta czegegensis</i> Pojark.	-	-	-	+
<i>Onobrychis biebersteinii</i> Sirj.	-	-	1	-
<i>Onosma caucasica</i> E.G. Levin ex Popov	-	-	-	r
<i>Origanum vulgare</i> L.	-	-	+	-
<i>Phalacrolooma annuum</i> (L.) Dumort.	-	3	-	-
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	-	-	1	2
<i>Phleum pratense</i> L.	-	-	-	-
<i>Phlomidoides tuberosa</i> (L.) Moench	-	-	+	-
<i>Picris hieracioides</i> L.	-	-	r	-
<i>Plantago major</i> L.	-	+	-	-
<i>Plantago saxatilis</i> M. Bieb.	-	-	-	+
<i>Poa angustifolia</i> L.	+	2	+	1
<i>Poa annua</i> L.	1	1	-	-
<i>Poa pratensis</i> L.	-	1	2	-
<i>Prunella vulgaris</i> L.	-	-	-	-
<i>Rumex confertus</i> Willd.	r	+	-	-
<i>Salvia canescens</i> C.A. Mey.	-	-	-	1
<i>Salvia stepposa</i> Des.-Shost.	1	-	-	-

Продолжение приложения 4

I	II	III	IV	V
<i>Salvia tesquicola</i> Klokov & Pobed.	-	-	-	r
<i>Scabiosa bipinnata</i> K. Koch	-	-	-	+
<i>Seseli petraeum</i> M. Bieb.	-	-	-	r
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	1	-	-	2
<i>Setaria pumila</i> Roem. & Schult.	+	2	+	1
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	1	-	-	-
<i>Teucrium nuchense</i> K. Koch	-	-	-	+
<i>Teucrium orientale</i> L.	-	-	-	+
<i>Teucrium polium</i> L.	-	-	+	-
<i>Tragopogon graminifolius</i> DC.	-	-	+	-
<i>Trifolium pratense</i> L.	+	+	1	-
<i>Trifolium repens</i> L.	-	-	-	-
<i>Vicia angustifolia</i> Reichard	1	1	1	+
<i>Vicia tenuifolia</i> Roth	-	-	1	-

Геоботаническая характеристика фитоценозов с участием

E. vulgare в умеренно нарушенных экотопах

Параметры фитоценоза	УП 6	УП 7	УП 10	УП 13	УП 15
Высота н. у. м., м	840	600	500	260	380
Площадь описания, м ²	200	60	200	250	250
Общее проективное покрытие, %	100	70	60	100	40
Средняя высота травостоя, см	70	45	64	72	50
Количество видов на учетной площадке, шт.	16	12	15	25	24
Число особей <i>E. vulgare</i> на УП	692	701	1568	814	1672
Количество особей <i>E. vulgare</i> , шт./ м ²	3,46	11,68	7,84	3,26	6,69
Название вида	УП 6	УП 7	УП 10	УП 13	УП 15
I	II	III	IV	V	VI
<i>Achillea millefolium</i> L.	-	-	-	-	2
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	-	-	+	1	1
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	2	-	3	1	1
<i>Arctium lappa</i> L.	+	+	-	+	+
<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	-	-	r	-	2
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	1	1	+	1	+
<i>Bromus arvensis</i> L.	2	+	+	2	+
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medikus	-	-	-	+	-
<i>Chenopodium album</i> L.	+	-	1	2	2
<i>Cichorium intybus</i> L.	1	-	-	+	1
<i>Cirsium incanum</i> (S.G. Gmel.) Fisch.	-	-	-	1	-
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	-	-	-	+	+
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	+	-	-	1	r
<i>Dactylis glomerata</i> L.	-	-	-	-	+
<i>Echium vulgare</i> L.	1	+	2	1	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	1	+	2	1	1
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	-	-	+	1	-
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	-	-	-	-	-
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	-	1	-	+	+
<i>Geum urbanum</i> L.	-	+	-	-	-
<i>Inula aspera</i> Poir.	-	-	-	r	-
<i>Lamium album</i> L.	-	r	-	r	+
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	-	-	-	+	+
<i>Lolium perenne</i> L.	-	1	-	-	-
<i>Phleum pratense</i> L.	+	-	-	-	-
<i>Plantago major</i> L.	+	-	+	-	+
<i>Plantago media</i> L.	1	-	1	-	1
<i>Poa annua</i> L.	-	-	+	1	2
<i>Polygonum aviculare</i> L.	+	+	-	+	1
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	+	-	-	+	+
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	-	-	+	+	-
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	+	+	1	1	+

Продолжение приложения 5

I	II	III	IV	V	VI
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	1	1	-	+	-
<i>Thlaspi arvense</i> L.	-	-	1	-	-
<i>Thymus pastoralis</i> Iljin ex Klokov	-	-	+	-	-
<i>Trifolium pratense</i> L.	+	+	-	+	-
<i>Trifolium repens</i> L.	+	-	-	-	1
<i>Veronica polita</i> Fr.	-	-	+	-	-

Геоботаническая характеристика фитоценозов с участием
E. vulgare в сильно нарушенных экотопах

Параметры фитоценоза	УП 5	УП 9	УП 11
Высота над у. м., м	620	370	750
Площадь описания, м ²	200	250	250
Общее проективное покрытие, %	50	30	60
Средняя высота травостоя, см	30	40	100
Количество видов на учетной площадке, шт.	14	19	21
Число особей <i>E. vulgare</i> на УП	754	796	1346
Количество особей <i>E. vulgare</i> , шт./ м ²	3,77	3,18	5,38
Название вида	УП 5	УП 9	УП 11
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	1	-
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	-	1	+
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	-	2	3
<i>Arctium lappa</i> L.	1	1	+
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	-	1	2
<i>Bromus arvensis</i> L.	1	2	-
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medikus	-	1	+
<i>Carduus crispus</i> L.	-	r	-
<i>Chenopodium album</i> L.	-	+	+
<i>Cichorium intybus</i> L.	+	1	r
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Besser	-	1	-
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	+	+	+
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	r	2	r
<i>Dactylis glomerata</i> L.	1	-	-
<i>Echium vulgare</i> L.	1	1	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+	1	+
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	-	1	-
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	-	-	+
<i>Heracleum asperum</i> (Hoffm.) M. Bieb.	-	-	r
<i>Lamium album</i> L.	-	-	r
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	r	-	-
<i>Lepidium ruderales</i> L.	-	2	-
<i>Melilotus albus</i> Medikus	-	r	-
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	-	+	-
<i>Phleum pratense</i> L.	1	-	-
<i>Plantago major</i> L.	1	1	+
<i>Poa annua</i> L.	3	+	-
<i>Polygonum aviculare</i> L.	-	2	2
<i>Potentilla anserina</i> L.	-	+	-
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	-	+	-
<i>Prunella vulgaris</i> L.	+	-	-
<i>Rumex confertus</i> Willd.	-	-	+
<i>Setaria pumila</i> Roem. & Schult.	-	+	+
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	-	-	+
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	-	1	-
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	-	1	-
<i>Thlaspi arvense</i> L.	-	-	+
<i>Trifolium pratense</i> L.	1	-	-
<i>Urtica dioica</i> L.	-	-	3

Геоботаническая характеристика фитоценозов с участием

E. vulgare в узкоадаптивных техногенных экотопах

Параметры фитоценоза	УП 2	УП 3	УП 4
Высота над у. м., м	1190	1280	1360
Площадь описания, м ²	200	200	200
Общее проективное покрытие, %	59	37	13
Средняя высота травостоя, см	55	46	30
Число видов на учетной площадке, шт.	57	48	17
Число особей <i>E. vulgare</i> на УП	667	584	356
Плотность особей <i>E. vulgare</i> на 1 м ²	3,34	2,92	1,78
Название вида	УП 2	УП 3	УП 4
I	II	III	IV
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	r	-
<i>Achnatherum caragana</i> (Trin.) Nevski	1	+	+
<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy	+	r	-
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	-	-	+
<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski	1	+	1
<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. & Kit.	1	1	-
<i>Asparagus officinalis</i> L.	1	-	-
<i>Asperula humifusa</i> (M. Bieb.) Besser	r	-	-
<i>Aster amelloides</i> Besser	r	-	-
<i>Astrodaucus orientalis</i> (L.) Drude	r	r	-
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	-	1	-
<i>Bunias orientalis</i> L.	r	-	-
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i> (Haller f.) Koeler	1	r	r
<i>Campanula hohenackeri</i> Fisch. & C.A. Mey.	r	r	-
<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv.	r	r	-
<i>Carduus hamulosus</i> Ehrh.	+	r	-
<i>Caucalis lappula</i> (Weber) Grande	r	r	-
<i>Centaurea ciscaucasica</i> Sosn.	+	-	-
<i>Centaurea cyanus</i> L.	+	-	-
<i>Centaurea kubanica</i> Klokov	r	r	1
<i>Chenopodium album</i> L.	+	r	-
<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC.	r	r	+
<i>Cichorium intybus</i> L.	1	r	-
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	1	+	1
<i>Dianthus pseudarmeria</i> M. Bieb.	r	-	-
<i>Echium vulgare</i> L.	1	1	+
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	1	+	-
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	2	1	-
<i>Geranium sibiricum</i> L.	r	-	-
<i>Gypsophila elegans</i> M. Bieb.	r	r	r
<i>Inula britannica</i> L.	+	+	-
<i>Inula germanica</i> L.	+	-	-
<i>Jurinea ciscaucasica</i> (Sosn.) Iljin	+	r	+
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	1	-	-

I	II	III	IV
<i>Koeleria macrantha</i> (Ledeb.) Schult.	-	1	-
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	-	r	-
<i>Lepidium ruderale</i> L.	-	-	1
<i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh) Nutt.	+	r	-
<i>Linum austriacum</i> L.	r	r	-
<i>Marrubium catariifolium</i> Desr.	+	r	-
<i>Medicago falcata</i> L.	+	-	-
<i>Medicago lupulina</i> L.	1	-	-
<i>Melica nutans</i> L.	-	1	-
<i>Melica transsilvanica</i> Schur	1	-	-
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	-	r	-
<i>Mentha caucasica</i> Gand.	r	r	-
<i>Onobrychis bobrovii</i> Grossh.	r	-	-
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	1	+	-
<i>Plantago major</i> L.	1	+	-
<i>Plantago media</i> L.	1	r	-
<i>Poa annua</i> L.	1	1	-
<i>Pyrethrum parthenifolium</i> Willd.	+	r	r
<i>Scabiosa bipinnata</i> K. Koch	+	r	
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	r	-	-
<i>Senecio vulgaris</i> L.	-	r	r
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	-	r	r
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	-	r	r
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	+	-	-
<i>Stachys atherocalyx</i> K. Koch	r	r	-
<i>Stipa capillata</i> L.	-	r	-
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	-	r	-
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	1	+	+
<i>Teucrium nuchense</i> K. Koch	+	-	-
<i>Teucrium orientale</i> L.	+	-	-
<i>Tussilago farfara</i> L.	-	-	1
<i>Urtica dioica</i> L.	r	-	-
<i>Verbascum thapsus</i> L.	r	r	-

Характеристика и типы ЦП *E. vulgare*

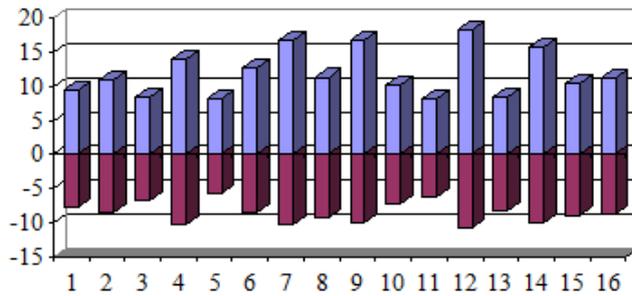
№ ЦП	Ив	Δ	ω	Тип ЦП
1	0,38	0,39	0,75	зрелая
2	0,76	0,36	0,62	переходная
3	1,97	0,25	0,55	молодая
4	1,95	0,19	0,43	молодая
5	1,93	0,18	0,44	молодая
6	0,33	0,36	0,52	переходная
7	0,50	0,25	0,62	зреющая
8	0,45	0,30	0,72	зреющая
9	1,51	0,20	0,52	молодая
10	0,39	0,71	0,37	зрелая
11	0,36	0,40	0,71	зрелая
12	0,50	0,30	0,60	молодая
13	0,65	0,40	0,69	переходная
14	0,72	0,39	0,69	переходная
15	0,40	0,40	0,72	зрелая

Содержание микроэлементов (подвижные и валовые формы – средние значения) в почве исследуемых участков, мг/кг

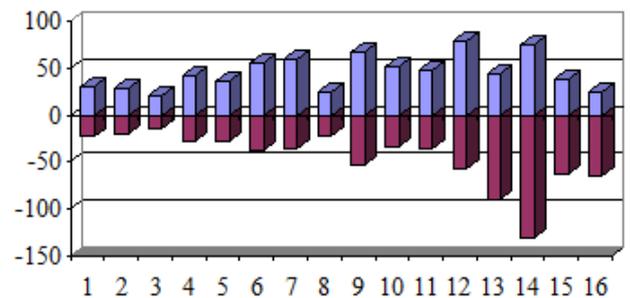
№ участка	Cu		Mn		Zn		Pb		Mo	
	Подв.	Вал.	Подв.	Вал.	Подв.	Вал.	Подв.	Вал.	Подв.	Вал.
1	0,26	3,38	21,28	115,45	8,26	22,17	2,12	4,85	0,09	1,20
2	0,28	2,58	20,35	89,78	5,52	22,14	2,54	3,26	0,11	1,52
3	0,22	3,22	14,15	104,92	9,45	20,35	2,18	5,16	0,12	1,50
4	0,56	3,48	33,12	114,12	14,86	24,16	4,28	10,18	0,18	1,44
5	0,34	6,16	22,86	99,75	7,46	40,23	2,73	6,14	0,08	1,56
6	0,93	4,93	36,32	115,86	15,52	26,52	5,54	19,37	0,16	1,45
7	0,82	5,67	37,88	78,22	18,11	37,18	5,16	27,84	0,20	1,51
8	0,48	3,25	14,32	105,16	14,48	20,17	2,32	4,20	0,11	1,30
9	1,26	12,46	32,14	120,68	10,34	26,27	3,62	12,45	0,19	1,52
10	0,29	14,68	20,50	102,14	8,12	41,15	2,63	4,74	0,16	1,46
11	0,19	8,54	14,12	76,45	5,35	17,46	1,20	4,28	0,20	1,56
12	1,46	15,32	53,26	126,90	8,60	21,84	5,53	18,67	0,18	1,50
13	0,84	6,94	56,47	130,12	6,5	23,82	5,65	18,78	0,12	1,44
14	2,48	65,62	79,34	468,23	12,52	130,40	27,67	42,85	2,76	52,60
15	0,64	6,26	38,34	79,15	5,26	39,28	5,26	23,71	0,19	1,52
16	0,72	14,20	22,90	98,44	7,25	38,21	2,37	10,84	0,17	1,49
ПДК, мг/кг (ГН 2.1.7.2041- 06)	3,0	55,0	80,0	1500,0	23,0	100,0	6,0	32,0	0,20	1,10*

*Фоновая концентрация (Реутова и др., 2010)

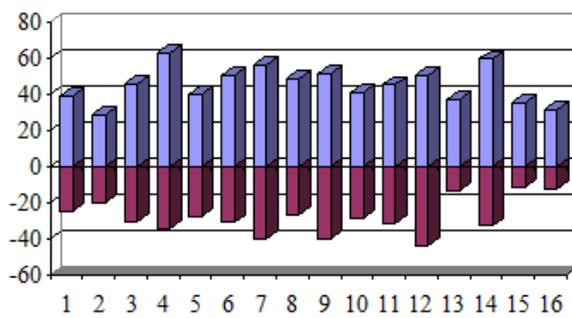
Биологическое поглощение тяжёлых металлов надземными и подземными органами растений: по оси абсцисс номера участков (*P. mollis* 1-4, *S. caucasicum* 5-8, *S. asperum* 9-12, *E. vulgare* 13-16), по оси ординат – содержание, мг/кг, Cu (а), Mn (б), Zn (в), Pb (г), Mo (д)



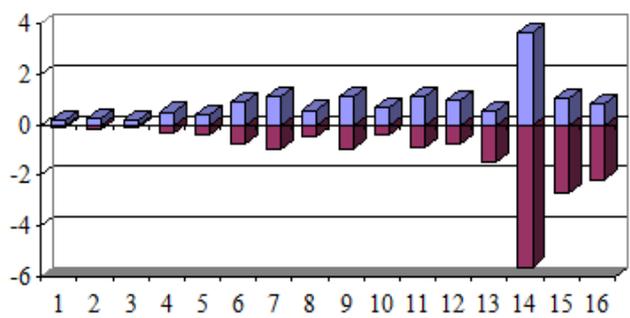
а)



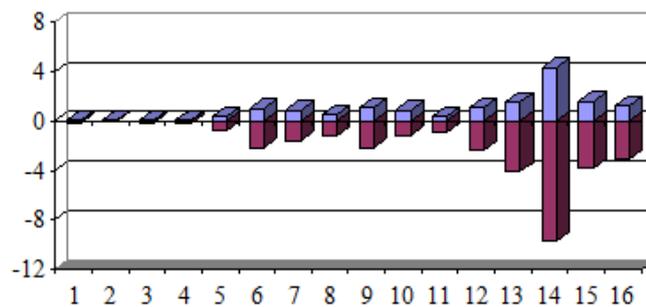
б)



в)



г)

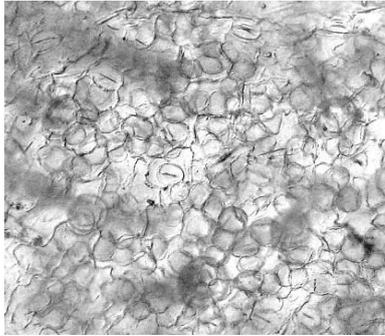


д)

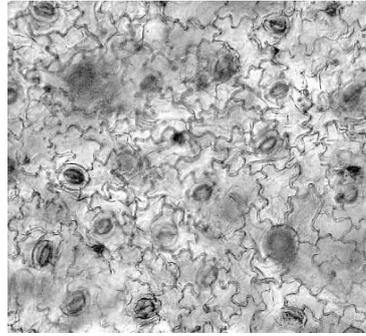
■ надземная фитомасса

■ подземная фитомасса

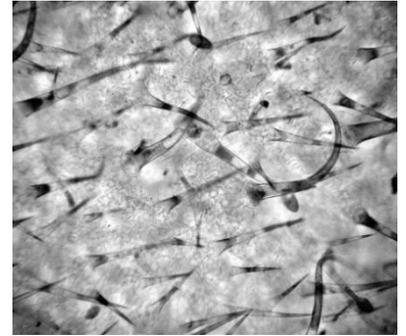
Анатомо-морфологические особенности листьев медуницы мягкой: а - форма клеток верхнего эпидермиса; б - форма клеток нижнего эпидермиса; в - фрагмент верхнего эпидермиса с кроющими и железистыми трихомами, г - фрагмент нижнего эпидермиса с кроющими и железистыми трихомами; д - фрагмент центральной жилки с кроющими и железистыми трихомами; е - край листа; ж - трихомы края листа; з - кристаллы оксалата кальция; и - локализация дубильных веществ.



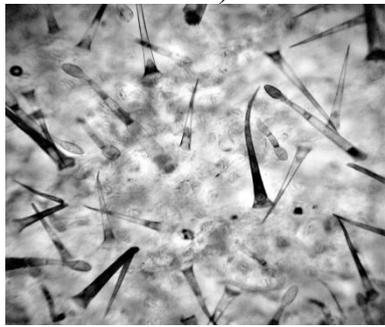
а)



б)



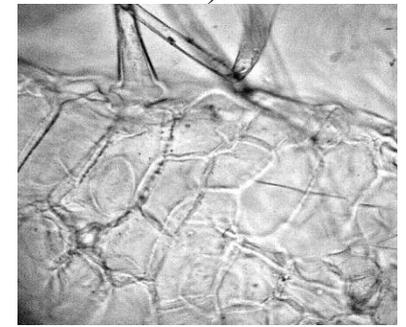
в)



г)



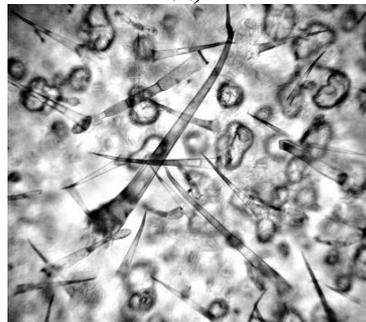
д)



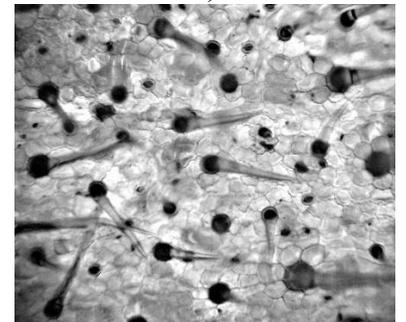
е)



ж)



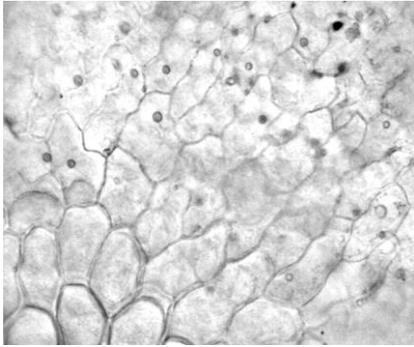
з)



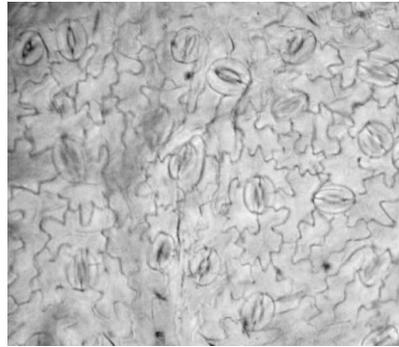
и)

ПРИЛОЖЕНИЕ 12

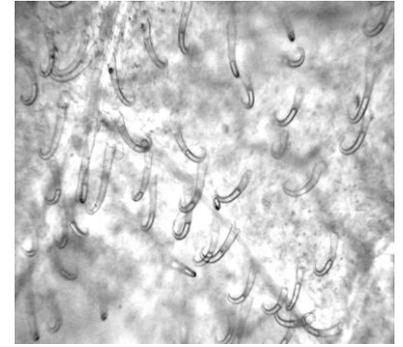
Анатомо-морфологические особенности листьев окопников шершавого и кавказского: а - основные клетки адаксиального эпидермиса; б – основные клетки абаксиального эпидермиса; в - трихомы на абаксиальной поверхности; г - трихомы на центральной жилке; д – трихомы на адаксиальной поверхности; е - трихомы по краю листа; ж – локализация дубильных веществ в клетках основания волосков; з-и – локализация алкалоидов.



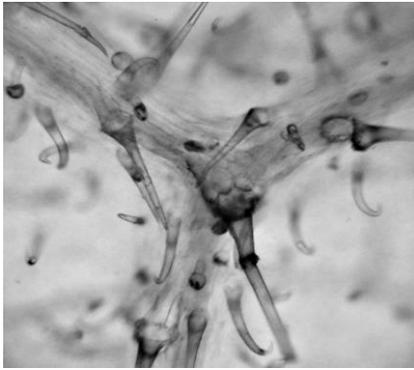
а)



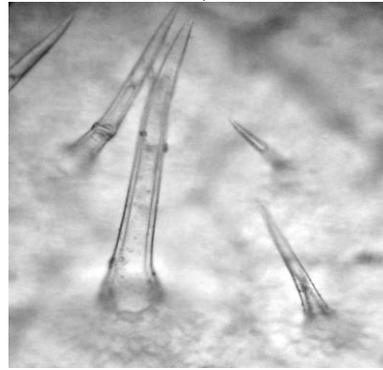
б)



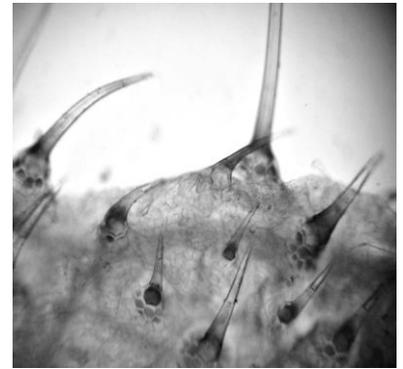
в)



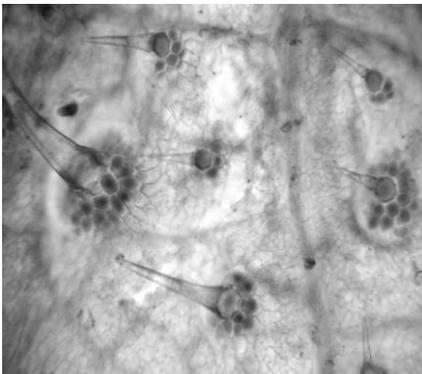
г)



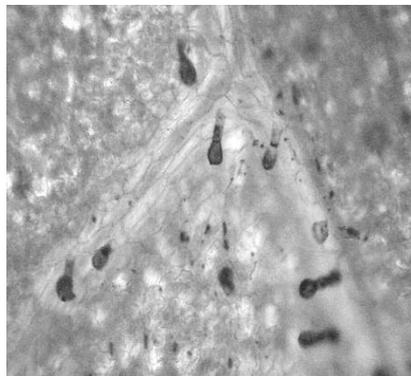
д)



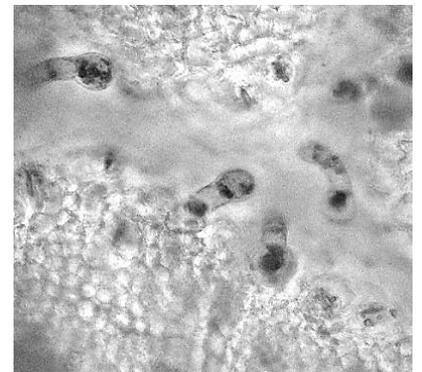
е)



ж)



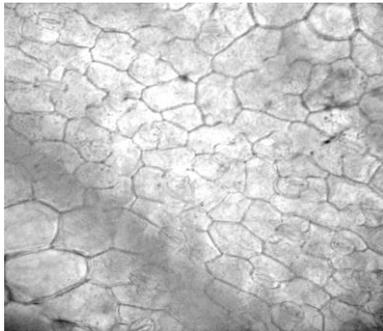
з)



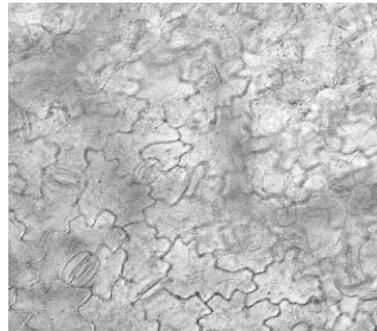
и)

ПРИЛОЖЕНИЕ 13

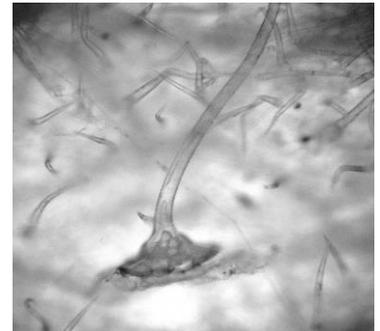
Анатомо-морфологические особенности листьев синяка обыкновенного: а - основные клетки адаксиального эпидермиса; б - основные клетки абаксиального эпидермиса; в - кроющие трихомы в межжилковой области; г - кроющие трихомы на главной жилке; д, е - кроющие и железистые трихомы по краю листа; ж - локализация дубильных веществ; з - отложения оксалата кальция; и - отложения карбоната кальция.



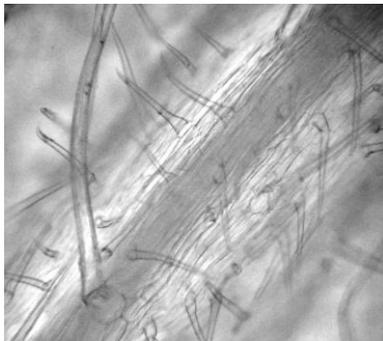
а)



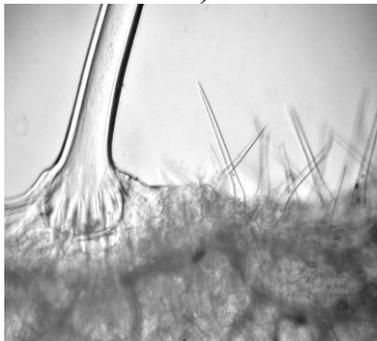
б)



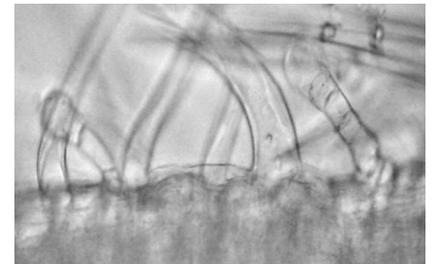
в)



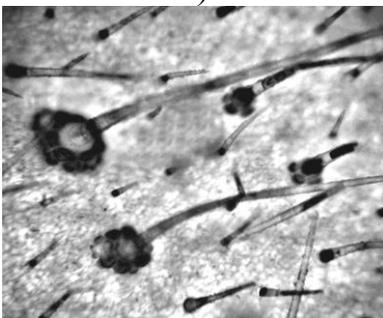
г)



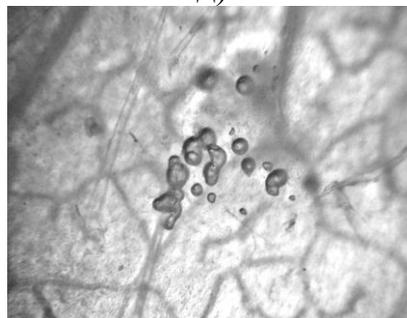
д)



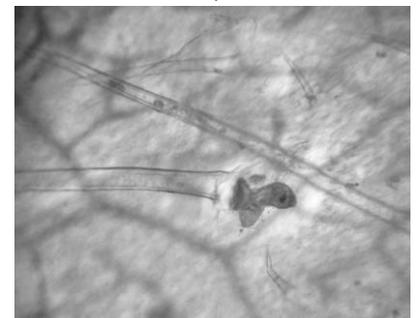
е)



ж)



з)



и)

ПРИЛОЖЕНИЕ 14

Парный корреляционный анализ морфометрических признаков эпидермы листа : Лл – длина листа, Wл – ширина листа, ОКЭаб – количество основных клеток эпидермиса абаксиальной поверхности, ОКЭад - количество основных клеток эпидермиса адаксиальной поверхности, Уаб – количество устьиц на абаксиальной поверхности, Уад - количество устьиц на адаксиальной поверхности, КВаб - количество кроющих волосков на абаксиальной поверхности, КВад - количество кроющих волосков на адаксиальной поверхности, ЖТаб – количество железистых трихом на абаксиальной поверхности, ЖТад - количество железистых трихом на адаксиальной поверхности, Лв – длина кроющих волосков.

15.1 Медуница мягкая в условиях экологического оптимума ($R^2_m=0,21$)

	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	Уад	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1										
Wл	0,846	1									
ОКЭаб	-0,522	0,280	1								
ОКЭад	0,082	0,494	0,172	1							
Уаб	0,577	0,321	0,276	0,573	1						
Уад	0,561	0,522	-0,173	0,347	0,622	1					
КВаб	-0,372	0,186	0,695	0,465	0,230	-0,123	1				
КВад	-0,453	0,094	0,682	0,516	0,074	-0,221	0,652	1			
ЖТаб	0,381	0,558	0,537	0,652	0,488	0,560	0,416	0,582	1		
ЖТад	-0,517	0,024	0,641	0,549	0,009	-0,274	0,726	0,872	0,462	1	
Лв	0,036	0,105	0,203	0,118	0,316	0,255	0,462	0,488	0,272	0,305	1

15.2 Медуница мягкая в условиях экологического стресса ($R^2_m=0,36$)

	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	Уад	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1										
Wл	0,894	1									
ОКЭаб	-0,751	0,326	1								
ОКЭад	0,183	0,672	0,375	1							
Уаб	0,790	0,572	0,526	0,632	1						
Уад	0,683	0,723	-0,339	0,408	0,720	1					
КВаб	-0,539	0,465	0,890	0,655	0,308	-0,206	1				
КВад	-0,652	0,290	0,812	0,638	0,142	-0,445	0,750	1			
ЖТаб	0,687	0,781	0,720	0,852	0,601	0,709	0,553	0,722	1		
ЖТад	-0,712	0,162	0,744	0,740	0,120	-0,472	0,812	0,942	0,511	1	
Лв	0,142	0,270	0,531	0,386	0,570	0,441	0,680	0,774	0,562	0,519	1

15.3 Окопник шершавый в условиях экологического оптимума ($R^2m=0,32$)

	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1									
Wл	0,655	1								
ОКЭаб	0,729	0,630	1							
ОКЭад	0,790	0,781	0,609	1						
Уаб	-0,620	-0,652	-0,779	-0,831	1					
КВаб	-0,443	-0,340	-0,553	-0,539	0,701	1				
КВад	-0,453	-0,131	-0,502	-0,540	0,750	0,553	1			
ЖТаб	-0,560	-0,490	-0,778	-0,711	0,622	0,544	0,844	1		
ЖТад	-0,661	-0,355	-0,554	-0,803	0,377	0,566	0,727	0,759	1	
Лв	0,057	0,219	0,210	0,109	0,006	0,265	0,103	0,009	0,114	1

15.4 Окопник шершавый в условиях экологического стресса ($R^2m=0,55$)

	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1									
Wл	0,956	1								
ОКЭаб	0,920	0,886	1							
ОКЭад	0,911	0,893	0,817	1						
Уаб	-0,820	-0,741	-0,968	-0,963	1					
КВаб	-0,662	-0,228	-0,738	-0,723	0,882	1				
КВад	-0,676	-0,570	-0,713	-0,598	0,790	0,944	1			
ЖТаб	-0,834	-0,512	-0,886	-0,808	0,712	0,957	0,929	1		
ЖТад	-0,779	-0,600	-0,809	-0,900	0,977	0,931	0,876	0,957	1	
Лв	0,226	0,434	0,322	0,497	0,118	0,448	0,390	0,214	0,355	1

15.5 Окопник кавказский в условиях экологического оптимума ($R^2m=0,31$)

	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	Уад	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1										
Wл	0,810	1									
ОКЭаб	-0,781	-0,582	1								
ОКЭад	-0,663	-0,353	0,873	1							
Уаб	0,616	0,784	-0,355	-0,142	1						
Уад	-0,503	-0,494	0,771	0,782	-0,262	1					
КВаб	-0,704	-0,462	0,654	0,906	-0,213	0,803	1				
КВад	-0,430	-0,235	0,772	0,893	0,080	0,760	0,865	1			
ЖТаб	-0,632	-0,607	0,851	0,819	-0,355	0,638	0,633	0,820	1		
ЖТад	-0,221	-0,017	0,119	0,332	0,083	0,402	0,558	0,673	0,202	1	
Лв	-0,126	0,005	0,009	0,102	0,004	0,112	0,009	0,116	0,007	0,115	1

15.6 Окопник кавказский в условиях экологического стресса ($R^2m=0,47$)

	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	Уад	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1										
Wл	0,951	1									
ОКЭаб	-0,778	-0,668	1								
ОКЭад	-0,726	-0,477	0,978	1							
Уаб	0,869	0,940	-0,380	-0,541	1						
Уад	-0,718	-0,595	0,970	0,978	-0,306	1					
КВаб	-0,710	-0,581	0,964	0,913	-0,467	0,901	1				
КВад	-0,580	-0,683	0,899	0,962	0,582	0,935	0,940	1			
ЖТаб	-0,835	-0,730	0,954	0,920	-0,460	0,930	0,977	0,842	1		
ЖТад	-0,455	-0,367	0,290	0,455	0,245	0,499	0,601	0,790	0,351	1	
Лв	0,307	0,109	0,440	0,539	0,210	0,358	0,317	0,338	0,237	0,202	1

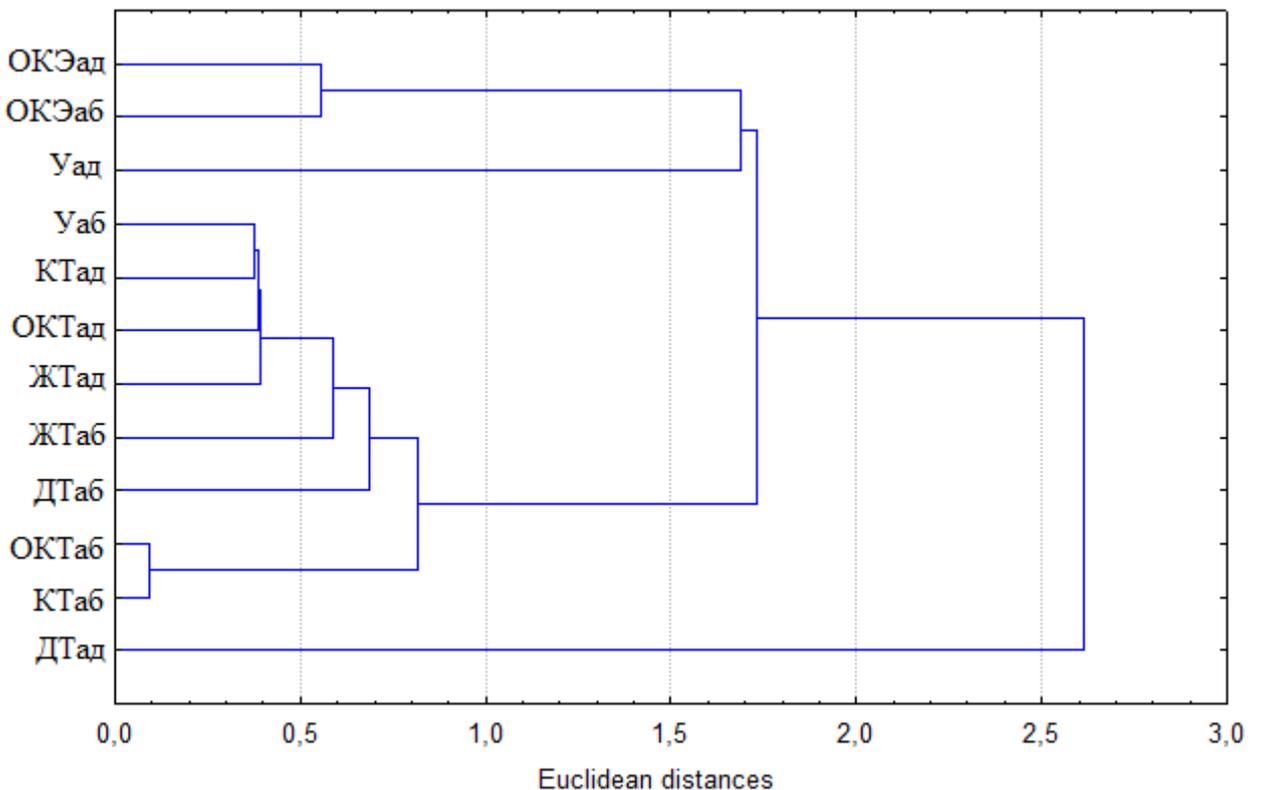
15.7 Синяк обыкновенный в условиях экологического оптимума
($R^2_m=0,23$)

	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	Уад	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1										
Wл	0,705	1									
ОКЭаб	-0,671	-0,578	1								
ОКЭад	-0,623	-0,330	0,687	1							
Уаб	0,530	0,578	-0,388	-0,154	1						
Уад	-0,600	-0,455	0,812	0,755	-0,299	1					
КВаб	-0,705	-0,311	0,602	0,596	-0,313	0,473	1				
КВад	-0,422	-0,315	0,523	0,632	0,098	0,779	0,785	1			
ЖТаб	-0,440	-0,655	0,451	0,381	-0,377	0,538	0,658	0,544	1		
ЖТад	-0,210	-0,093	0,142	0,432	0,108	0,482	0,589	0,617	0,323	1	
Лв	-0,165	0,015	0,092	0,126	0,044	0,126	0,011	0,255	0,062	0,177	1

15.8 Синяк обыкновенный в условиях экологического стресса ($R^2_m=0,50$)

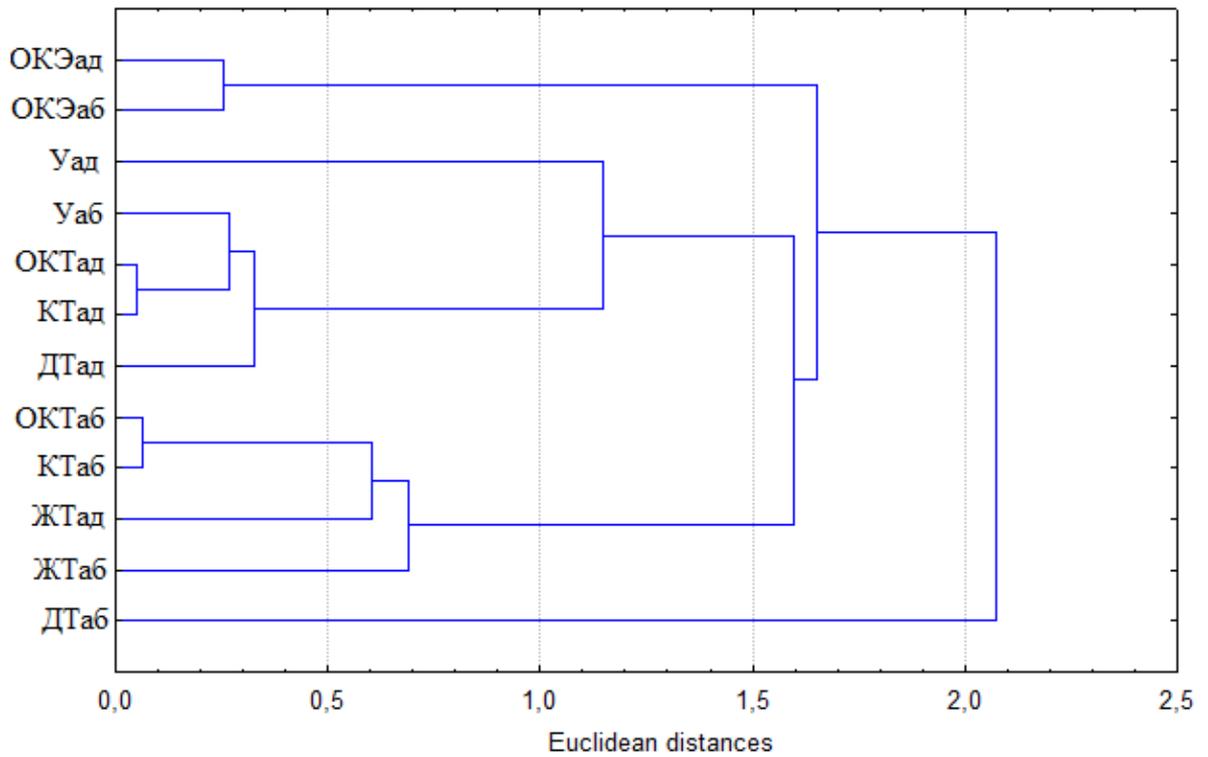
	Лл	Wл	ОКЭаб	ОКЭад	Уаб	Уад	КВаб	КВад	ЖТаб	ЖТад	Лв
Лл	1										
Wл	0,971	1									
ОКЭаб	-0,789	-0,693	1								
ОКЭад	-0,765	-0,547	0,907	1							
Уаб	0,899	0,978	-0,430	-0,509	1						
Уад	-0,783	-0,600	0,955	0,981	-0,431	1					
КВаб	-0,757	-0,812	0,969	0,930	-0,476	0,899	1				
КВад	-0,680	-0,783	0,803	0,960	0,502	0,975	0,909	1			
ЖТаб	-0,859	-0,730	0,942	0,907	-0,494	0,901	0,981	0,890	1		
ЖТад	-0,540	-0,536	0,300	0,525	0,353	0,552	0,618	0,877	0,311	1	
Лв	0,372	0,199	0,412	0,544	0,229	0,487	0,457	0,455	0,176	0,126	1

Кластерный анализ морфометрических признаков эпидермы листьев в условиях экологического оптимума (а) и стресса (б): – общее количество основных клеток эпидермиса адаксиальной (ОКЭад) и абаксиальной поверхности (ОКЭаб) листа, количество устьиц адаксиальной (Уад) и абаксиальной (Уаб) поверхности, общее число трихом адаксиальной (ОКТад) и абаксиальной (ОКТаб) поверхности, количество железистых трихом адаксиальной (ЖТад) и абаксиальной (ЖТаб) поверхности, число кроющих трихом адаксиальной (КТад) и абаксиальной (КТаб) поверхности, длина кроющих трихом адаксиальной (ДТад) и абаксиальной (ДТаб) поверхности листовой пластинки.



	ОКЭад	ОКЭаб	Уад	Уаб	ОКТад	ОКТаб	ЖТад	ЖТаб	КТад	КТаб	ДТад	ДТаб
ОКЭад		0,56	1,69	2,18	2,69	2,83	2,87	2,98	2,44	2,78	3,18	2,36
ОКЭаб	0,56		1,86	1,73	2,32	2,61	2,55	2,66	2,02	2,55	3,36	1,93
Уад	1,69	1,86		2,80	3,02	3,40	3,18	2,99	2,87	3,38	2,73	2,47
Уаб	2,18	1,73	2,80		0,73	1,44	1,04	1,26	0,38	1,37	3,30	0,82
ОКТад	2,69	2,32	3,02	0,73		1,13	0,39	0,60	0,39	1,09	3,03	0,91
ОКТаб	2,83	2,61	3,40	1,44	1,13		0,84	1,36	1,35	0,09	2,61	1,94
ЖТад	2,87	2,55	3,18	1,04	0,39	0,84		0,59	0,76	0,82	2,84	1,27
ЖТаб	2,98	2,66	2,99	1,26	0,60	1,36	0,59		0,90	1,36	2,79	1,07
КТад	2,44	2,02	2,87	0,38	0,39	1,35	0,76	0,90		1,29	3,20	0,69
КТаб	2,78	2,55	3,38	1,37	1,09	0,09	0,82	1,36	1,29		2,67	1,89
ДТад	3,18	3,36	2,73	3,30	3,03	2,61	2,84	2,79	3,20	2,67		3,26
ДТаб	2,36	1,93	2,47	0,82	0,91	1,94	1,27	1,07	0,69	1,89	3,26	

а)



	ОКЭад	ОКЭаб	Уад	Уаб	ОКТад	ОКТаб	ЖТад	ЖТаб	КТад	КТаб	ДТад	ДТаб
ОКЭад		0,26	1,83	2,40	2,57	3,00	2,81	3,26	2,57	2,98	3,21	2,44
ОКЭаб	0,26		1,65	2,21	2,39	2,93	2,79	3,19	2,39	2,91	3,30	2,25
Уад	1,83	1,65		1,44	1,49	2,77	3,00	2,72	1,45	2,78	3,35	1,15
Уаб	2,40	2,21	1,44		0,27	1,67	2,04	1,74	0,29	1,67	3,18	0,44
ОКТад	2,57	2,39	1,49	0,27		1,63	2,06	1,60	0,05	1,64	3,10	0,37
ОКТаб	3,00	2,93	2,77	1,67	1,63		0,65	0,69	1,66	0,06	2,28	1,94
ЖТад	2,81	2,79	3,00	2,04	2,06	0,65		1,25	2,10	0,60	2,19	2,34
ЖТаб	3,26	3,19	2,72	1,74	1,60	0,69	1,25		1,62	0,75	2,07	1,88
КТад	2,57	2,39	1,45	0,29	0,05	1,66	2,10	1,62		1,68	3,10	0,33
КТаб	2,98	2,91	2,78	1,67	1,64	0,06	0,60	0,75	1,68		2,30	1,96
ДТад	3,21	3,30	3,35	3,18	3,10	2,28	2,19	2,07	3,10	2,30		3,19
ДТаб	2,44	2,25	1,15	0,44	0,37	1,94	2,34	1,88	0,33	1,96	3,19	

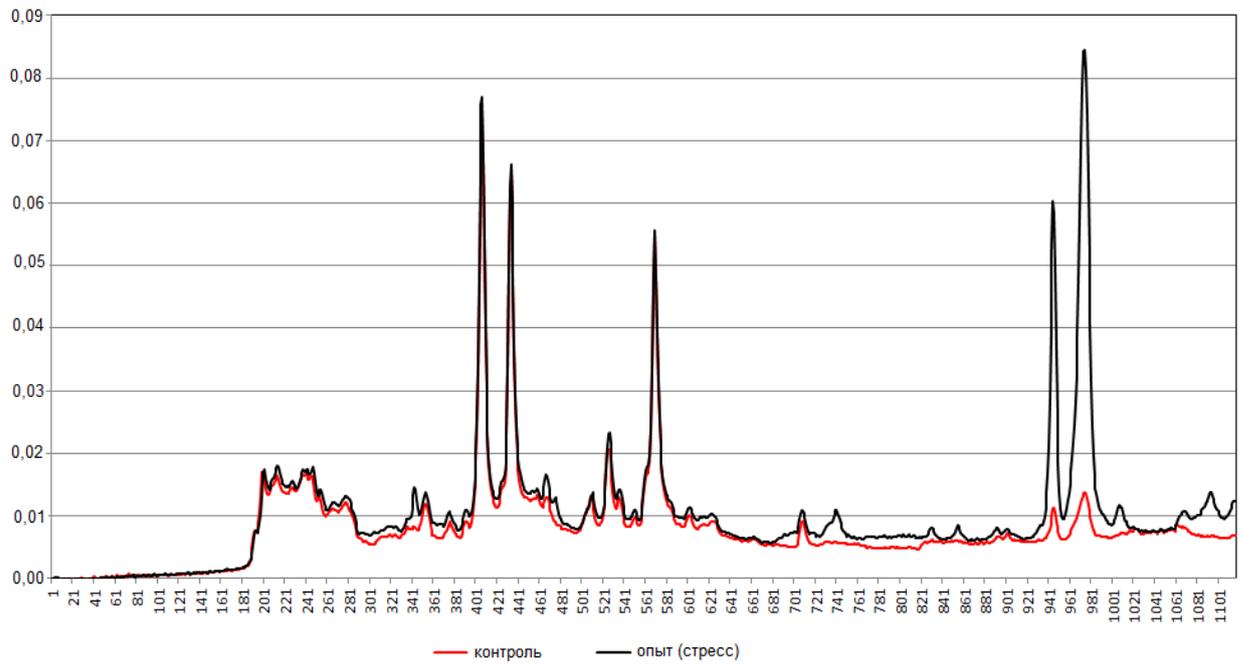
б)

Содержание алкалоидов (% от массы абс. сух. сырья) в зависимости от фазы вегетации растений

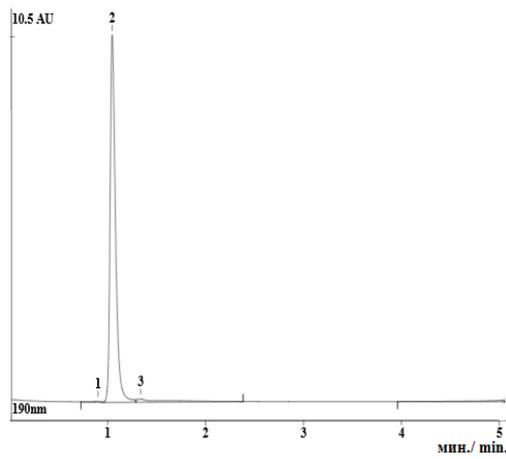
Виды	N участ-ка	Цветение		Плодоношение	
		надземная фитомасса	подземная фитомасса	надземная фитомасса	подземная фито-масса
<i>P. mollis</i>	1	0,015±0,002	0,048±0,008	0,010±0,002	0,062±0,012
	2	0,021±0,004	0,052±0,011	0,014±0,003	0,081±0,014
	3	0,016±0,001	0,035±0,006	0,011±0,002	0,056±0,010
	4	0,018±0,003	0,068±0,014	0,015±0,004	0,094±0,017
$\bar{X} \pm m$		0,017±0,001	0,051±0,007	0,012±0,001	0,073±0,009
V, %		15,12	26,79	19,04	23,84
<i>S. caucasicum</i>	5	0,086±0,013	0,239±0,105	0,073±0,005	0,340±0,018
	6	0,130±0,009	0,325±0,022	0,125±0,009	0,394±0,007
	7	0,307±0,024	0,446±0,018	0,279±0,010	0,508±0,024
	8	0,202±0,012	0,358±0,014	0,196±0,023	0,416±0,033
$\bar{X} \pm m$		0,181±0,048	0,342±0,043	0,168±0,045	0,414±0,035
V, %		53,25	25,02	53,14	16,90
<i>S. asperum</i>	9	0,148±0,110	0,268±0,025	0,127±0,037	0,384±0,054
	10	0,078±0,007	0,314±0,037	0,062±0,006	0,405±0,062
	11	0,113±0,009	0,201±0,048	0,096±0,008	0,238±0,029
	12	0,190±0,017	0,262±0,015	0,183±0,011	0,320±0,047
$\bar{X} \pm m$		0,132±0,024	0,261±0,023	0,117±0,026	0,337±0,038
V, %		36,61	17,76	43,92	22,30
<i>E. vulgare</i>	13	0,076±0,008	0,065±0,005	0,070±0,011	0,092±0,006
	14	0,156±0,022	0,102±0,009	0,132±0,008	0,113±0,008
	15	0,082±0,009	0,070±0,004	0,074±0,006	0,082±0,010
	16	0,109±0,016	0,062±0,007	0,096±0,008	0,073±0,009
$\bar{X} \pm m$		0,106±0,018	0,075±0,009	0,095±0,016	0,090±0,008
V, %		34,13	24,94	34,60	19,09

Хроматограмма алкалоидов надземной части растений *E. vulgare*,
произрастающих на нижней террасе хвостохранилища ТВМК (стресс).

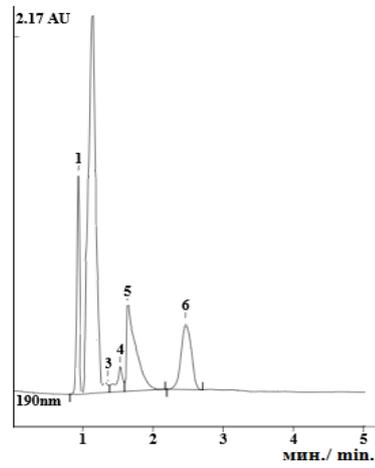
Контроль - растения мезофильного луга г.о. Нальчик



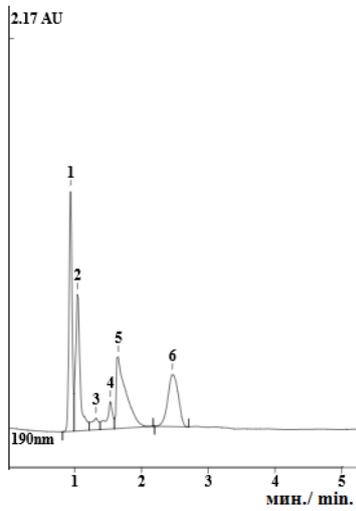
Хроматограммы аллantoина (пик 2), извлечённого из корней *S. asperum* (б), *S. caucasicum* (в), *E. vulgare* (г), *P. mollis* (д). Контроль – х.ч. аллantoин (а)



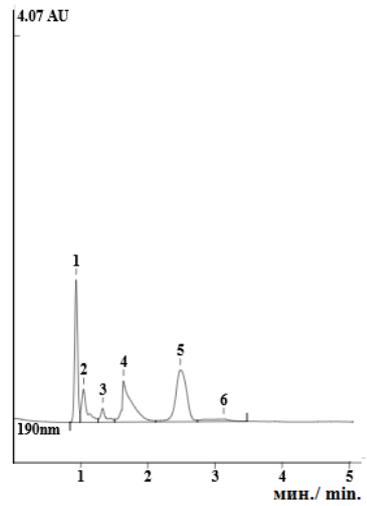
а)



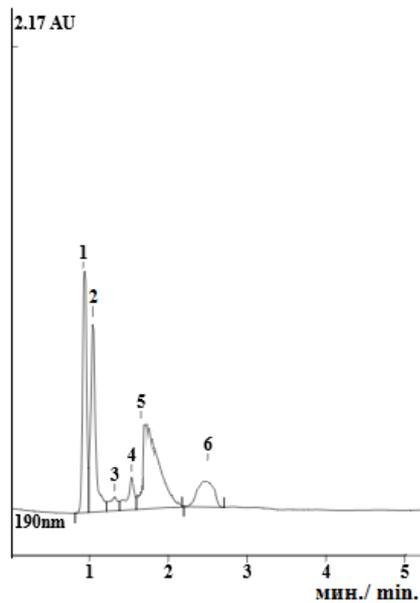
б)



в)



г)



д)

Динамика содержания аллantoина в органах растений

Вид	Содержание аллantoина, % от абс. с. в-ва				
	в фазе цветения		в фазе плодоношения		в конце вегетации, корни
	побеги	корни	побеги	корни	
<i>P. mollis</i>	0,878±0,093	0,523±0,006	0,582±0,023	0,342±0,044	0,537±0,048
	1,044±0,104	0,629±0,011	0,741±0,058	0,546±0,071	0,761±0,122
	1,129±0,116	0,558±0,083	0,725±0,104	0,712±0,096	1,089±0,137
	0,715±0,087	0,427±0,035	0,628±0,091	0,297±0,012	0,512±0,086
$\bar{X} \pm m$	0,941±0,092	0,534±0,042	0,669±0,038	0,474±0,096	0,725±0,134
CV, %	19,54	40,51	11,44	15,72	36,89
<i>S. caucasicum</i>	0,464±0,026	0,594±0,062	0,306±0,012	0,465±0,062	1,022±0,121
	0,442±0,115	0,524±0,074	0,276±0,034	0,449±0,083	0,891±0,103
	0,480±0,772	0,615±0,088	0,317±0,065	0,498±0,095	1,138±0,140
	0,405±0,068	0,518±0,036	0,220±0,047	0,420±0,054	0,872±0,075
$\bar{X} \pm m$	0,448±0,016	0,563±0,024	0,280±0,022	0,458±0,016	0,981±0,062
CV, %	7,26	8,71	15,53	7,10	12,67
<i>S. asperum</i>	1,228±0,087	1,572±0,059	0,892±0,130	1,344±0,082	1,636±0,213
	1,701±0,132	2,693±0,206	1,466±0,109	1,058±0,104	3,883±0,427
	1,634±0,055	2,124±0,171	1,232±0,095	1,815±0,153	3,432±0,386
	1,863±0,062	2,310±0,226	1,585±0,118	1,980±0,228	3,745±0,488
$\bar{X} \pm m$	1,606±0,135	2,175±0,233	1,294±0,153	1,549±0,212	3,174±0,421
CV, %	16,81	21,45	23,57	9,32	32,85
<i>E. vulgare</i>	0,512±0,077	0,345±0,058	0,428±0,016	0,229±0,010	-
	0,567±0,032	0,212±0,047	0,413±0,028	0,183±0,022	-
	0,483±0,067	0,289±0,034	0,382±0,017	0,253±0,035	-
	0,614±0,120	0,518±0,072	0,544±0,052	0,316±0,031	-
$\bar{X} \pm m$	0,544±0,029	0,341±0,065	0,442±0,035	0,245±0,028	-
CV, %	10,70	38,12	16,07	22,59	-

Характеристика экотопов по эндогенным факторам

№ УП	T ¹⁾ , °C	O ²⁾ , мм	B ³⁾ , м н.у.м.	Г ⁴⁾ , %	P ₂ O ₅ , мг/кг	K ₂ O, мг/кг	Cu, мг/кг	Mn, мг/кг	Zn, мг/кг	Pb, мг/кг	Mo, мг/кг
1	10,8	574	840	2,80	60,50	241,20	0,26	21,28	8,26	2,12	0,09
2	9,5	485	2380	3,0	25,00	268,30	0,28	20,35	5,52	2,54	0,11
3	10,4	600	264	3,2	29,5	265,8	0,22	14,15	9,45	2,18	0,12
4	10,8	574	840	2,8	60,20	234,2	0,56	33,12	14,86	4,28	0,18
5	12,3	440	570	3,80	52,60	320,70	0,34	22,86	7,46	2,73	0,08
6	11,7	515	255	3,30	26,80	270,00	0,93	36,32	15,52	5,54	0,16
7	10,2	592	848	2,90	28,00	280,10	0,82	37,88	18,11	5,16	0,20
8	9,8	580	680	4,20	20,50	459,50	0,48	14,32	14,48	2,32	0,11
9	10,8	574	514	2,82	60,54	241,22	1,26	32,14	10,34	3,62	0,19
10	10,2	515	880	6,44	26,80	358,14	0,29	20,50	8,12	2,63	0,16
11	9,2	472	1120	2,82	20,45	220,51	0,19	14,12	5,35	1,20	0,20
12	11,7	515	260	2,97	28,00	270,10	1,46	53,26	8,60	5,53	0,18
13	11,5	520	226	3,57	24,5	240,2	0,84	56,47	6,5	5,65	0,12
14	10,6	480	1128	0,78	16,3	54,2	2,48	79,34	12,52	27,67	2,76
15	10,2	344	620	3,02	100,2	105,0	0,64	38,34	5,26	5,26	0,19
16	11,8	514	648	6,15	29,4	280,2	0,72	22,90	7,25	2,37	0,17

¹⁾ T – температура

²⁾ O – осадки

³⁾ B – высота

⁴⁾ Г – гумус

Изменение среднего уровня корреляций по совокупности факторов (R^2m)
и по отдельным факторам (R^2ch)

Экологические факторы	Компоненты хим. состава	<i>P. molis</i>	<i>S. caucasicum</i>	<i>S. asperum</i>	<i>E. vulgare</i>
1	2	3	4	5	6
Температура	N	0,305	0,743	0,002	0,852
	P	0,728	0,785	0,113	0,874
	K	0,596	0,091	0,053	0,781
	Cu	0,017	0,348	0,893	0,156
	Mn	0,164	0,025	0,920	0,241
	Zn	0,542	0,440	0,381	0,197
	Pb	0,150	0,006	0,882	0,204
	Mo	0,095	0,143	0,004	0,226
	Вит. С	0,770	0,800	0,055	0,760
	Алкалоиды	0,659	0,684	0,584	0,026
	Аллантоин	0,381	0,135	0,023	0,370
Среднее R^2ch		0,401	0,382	0,355	0,426
Осадки	N	0,001	0,931	0,002	0,396
	P	0,201	0,826	0,880	0,493
	K	0,235	0,001	0,070	0,376
	Cu	0,052	0,634	0,471	0,001
	Mn	0,003	0,020	0,290	0,002
	Zn	0,421	0,743	0,292	0,008
	Pb	0,011	0,149	0,593	0,003
	Mo	0,003	0,409	0,022	0,001
	Вит. С	0,769	0,710	0,138	0,380
	Алкалоиды	0,780	0,806	0,085	0,057
	Аллантоин	0,023	0,050	0,480	0,428
Среднее R^2ch		0,227	0,480	0,302	0,195
Высота н.у.м.	N	0,001	0,079	0,013	0,558
	P	0,163	0,047	0,183	0,553
	K	0,198	0,031	0,007	0,674
	Cu	0,011	0,149	0,970	0,852
	Mn	0,394	0,013	0,980	0,400
	Zn	0,025	0,092	0,549	0,596
	Pb	0,001	0,110	0,837	0,696
	Mo	0,001	0,030	0,012	0,837
	Вит. С	0,741	0,808	0,005	0,697
	Алкалоиды	0,753	0,545	0,707	0,856
	Аллантоин	0,010	0,062	0,002	0,166
Среднее R^2ch		0,209	0,179	0,389	0,626
Гумус	N	0,982	0,067	0,951	0,704
	P	0,778	0,004	0,084	0,590
	K	0,416	0,925	0,843	0,585
	Cu	0,394	0,590	0,158	0,368
	Mn	0,733	0,966	0,176	0,884
	Zn	0,100	0,442	0,686	0,752
	Pb	0,817	0,608	0,020	0,709
	Mo	0,242	0,769	0,904	0,613
	Вит. С	0,185	0,024	0,498	0,533
	Алкалоиды	0,004	0,231	0,533	0,242
	Аллантоин	0,821	0,610	0,070	0,151
Среднее R^2ch		0,497	0,476	0,447	0,557

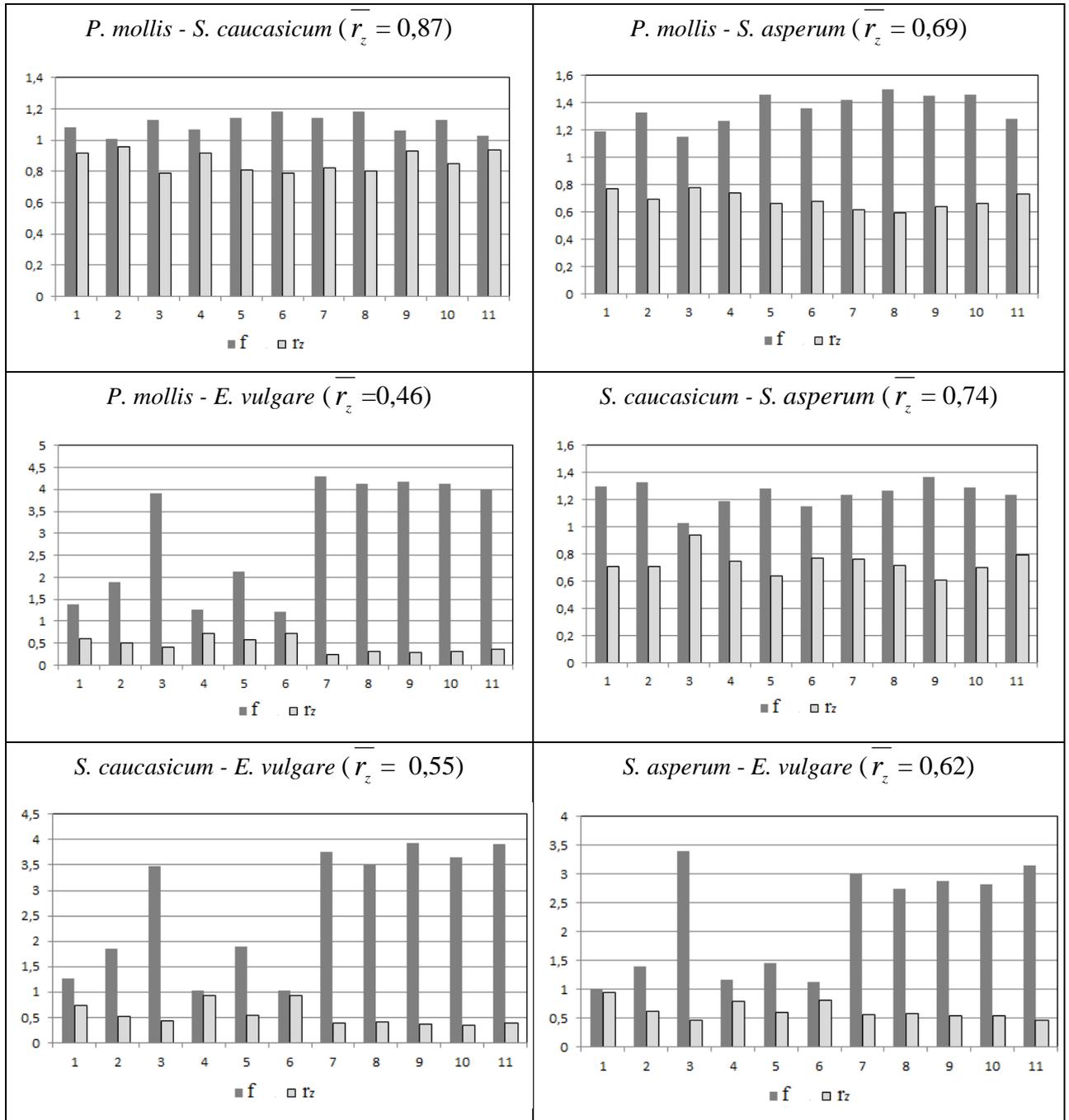
Продолжение приложения 21

1	2	3	4	5	6
P ₂ O ₅	N	0,817	0,920	0,092	0,108
	P	0,986	0,958	0,998	0,171
	K	0,677	0,005	0,001	0,100
	Cu	0,194	0,392	0,332	0,098
	Mn	0,540	0,005	0,173	0,127
	Zn	0,360	0,575	0,379	0,178
	Pb	0,567	0,255	0,313	0,152
	Mo	0,214	0,292	0,168	0,107
	Вит. С	0,382	0,244	0,420	0,105
	Алкалоиды	0,261	0,354	0,080	0,268
Аллантоин	0,787	0,279	0,750	0,434	
Среднее R ² ch		0,526	0,389	0,337	0,168
K ₂ O	N	0,702	0,038	0,986	0,982
	P	0,914	0,226	0,060	0,937
	K	0,810	0,927	0,951	0,922
	Cu	0,339	0,127	0,020	0,475
	Mn	0,687	0,830	0,020	0,607
	Zn	0,480	0,060	0,430	0,573
	Pb	0,694	0,411	0,100	0,597
	Mo	0,373	0,312	0,960	0,611
	Вит. С	0,265	0,110	0,658	0,891
	Алкалоиды	0,159	0,001	0,240	0,261
Аллантоин	0,897	0,670	0,132	0,130	
Среднее R ² ch		0,574	0,337	0,414	0,635
Cu	N	0,294	0,365	0,117	0,403
	P	0,223	0,151	0,308	0,314
	K	0,778	0,588	0,015	0,404
	Cu	0,914	0,600	0,986	0,806
	Mn	0,857	0,697	0,962	0,869
	Zn	0,624	0,642	0,780	0,976
	Pb	0,769	0,996	0,702	0,978
	Mo	0,980	0,797	0,120	0,937
	Вит. С	0,020	0,002	0,030	0,386
	Алкалоиды	0,052	0,170	0,814	0,819
Аллантоин	0,737	0,051	0,020	0,073	
Среднее R ² ch		0,568	0,460	0,441	0,633
Mn	N	0,539	0,043	0,017	0,320
	P	0,367	0,010	0,040	0,212
	K	0,733	0,980	0,001	0,236
	Cu	0,912	0,461	0,850	0,321
	Mn	0,986	0,997	0,953	0,943
	Zn	0,444	0,360	0,480	0,819
	Pb	0,949	0,734	0,653	0,736
	Mo	0,946	0,700	0,010	0,578
	Вит. С	0,010	0,003	0,040	0,200
	Алкалоиды	0,045	0,100	0,790	0,307
Аллантоин	0,889	0,496	0,080	0,030	
Среднее R ² ch		0,620	0,444	0,356	0,427

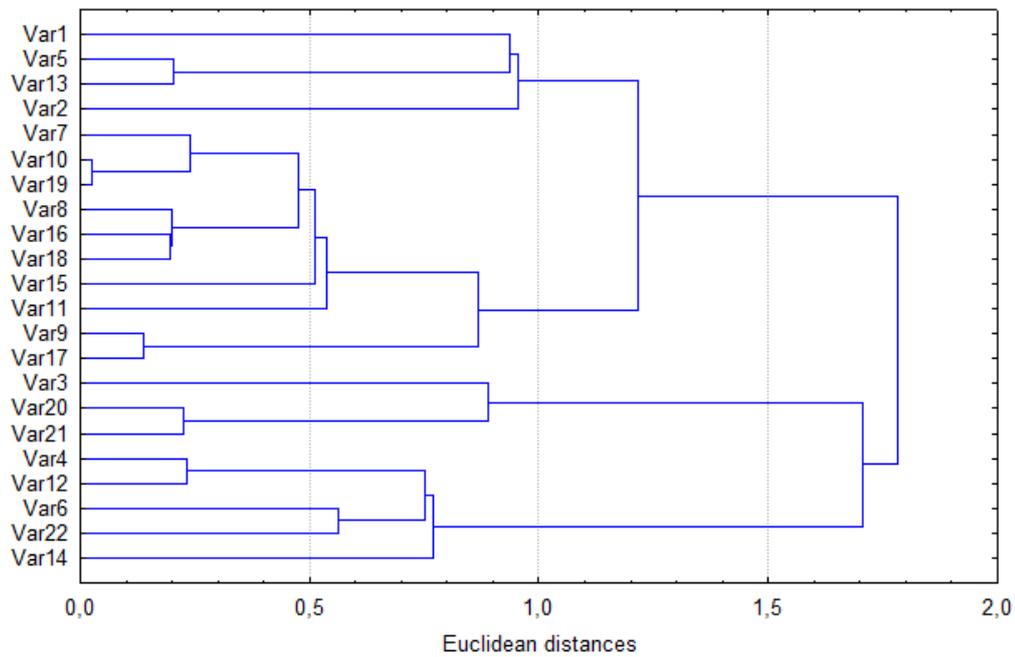
Продолжение приложения 21

1	2	3	4	5	6
Zn	N	0,135	0,887	0,008	0,244
	P	0,302	0,621	0,671	0,181
	K	0,899	0,162	0,148	0,271
	Cu	0,405	0,870	0,637	0,821
	Mn	0,453	0,288	0,465	0,696
	Zn	0,994	0,970	0,382	0,861
	Pb	0,358	0,592	0,830	0,880
	Mo	0,691	0,794	0,001	0,869
	Вит. С	0,118	0,343	0,020	0,264
	Алкалоиды	0,067	0,661	0,152	0,914
	Аллантоин	0,518	0,005	0,224	0,227
Среднее R ² ch		0,449	0,563	0,322	0,566
Pb	N	0,176	0,137	0,001	0,526
	P	0,121	0,010	0,070	0,425
	K	0,692	0,861	0,030	0,511
	Cu	0,906	0,513	0,874	0,788
	Mn	0,757	0,920	0,350	0,926
	Zn	0,614	0,471	0,394	0,998
	Pb	0,998	0,922	0,806	0,998
	Mo	0,658	0,760	0,001	0,953
	Вит. С	0,04	0,004	0,064	0,486
	Алкалоиды	0,101	0,103	0,648	0,745
	Аллантоин	0,604	0,247	0,050	0,022
Среднее R ² ch		0,515	0,450	0,299	0,671
Mo	N	0,026	0,498	0,927	0,493
	P	0,035	0,197	0,031	0,408
	K	0,615	0,555	0,953	0,508
	Cu	0,669	0,943	0,001	0,878
	Mn	0,466	0,702	0,002	0,842
	Zn	0,736	0,897	0,281	0,966
	Pb	0,356	0,752	0,204	0,990
	Mo	0,906	0,998	0,906	0,982
	Вит. С	0,022	0,201	0,665	0,493
	Алкалоиды	0,052	0,570	0,122	0,851
	Аллантоин	0,355	0,170	0,137	0,070
Среднее R ² ch		0,385	0,589	0,384	0,680
R ² m		0,452	0,432	0,368	0,508

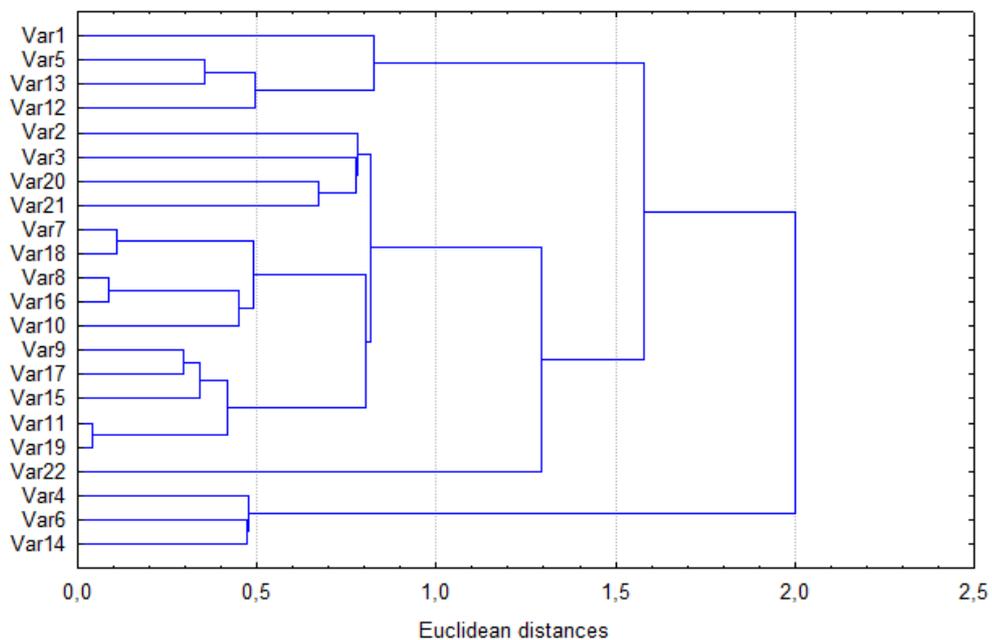
Оценка различий (f) и сходства матриц по структуре связей (r_z): 1 – температура, 2 – осадки, 3 – высота н.у.м., 4 – гумус, 5 – подвижные формы фосфора, 6 – подвижные формы калия, 7 – Cu, 8 – Mn, 9 – Zn, 10 – Pb, 11 – Mo.



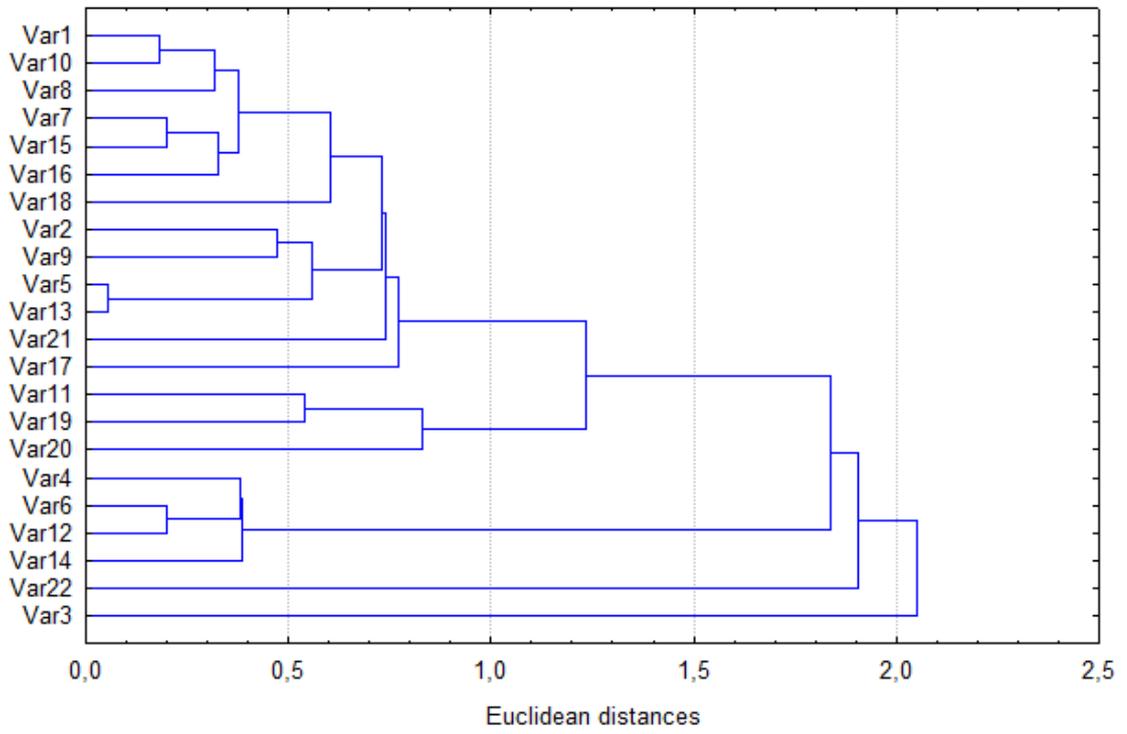
Дендрограмма кластеризации и межкластерные расстояния между экологическими факторами и компонентами химического состава медуницы мягкой (а), окопника кавказского (б), окопника шершавого (в) и синяка обыкновенного (г): Var 1 – Т, Var 2 – О, Var 3 – В, Var 4 – Г, Var 5 – P_2O_5 , Var 6 – K_2O , Var 7 - подвижные формы меди, Var 8 – марганца, Var 9 – цинка, Var 10 – свинца, Var 11 – молибдена в почве, Var 12 – азот, Var 13 - фосфор, Var 14 – калий, Var 15 – медь, Var 16 – марганец, Var 17 – цинк, Var 18 - свинец, Var 19 - молибден, Var 20 – витамин С, Var 21 – алкалоиды, Var 22 - аллантоин в надземной фитомассе.



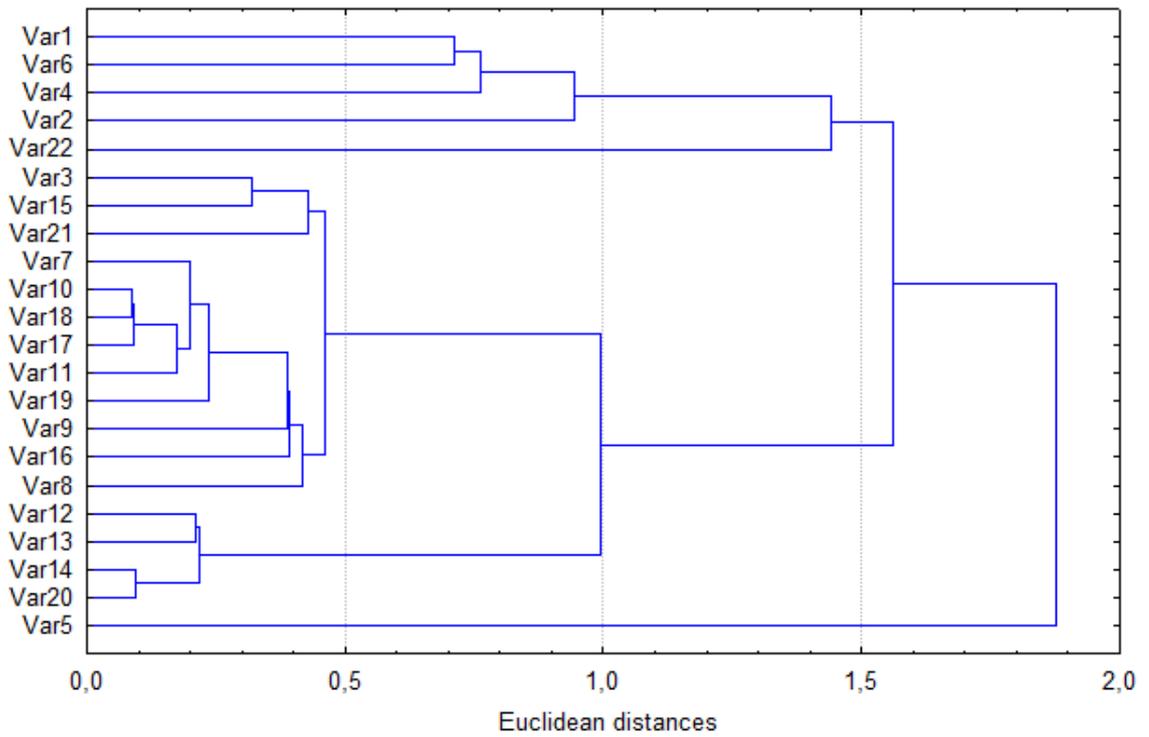
а)



б)

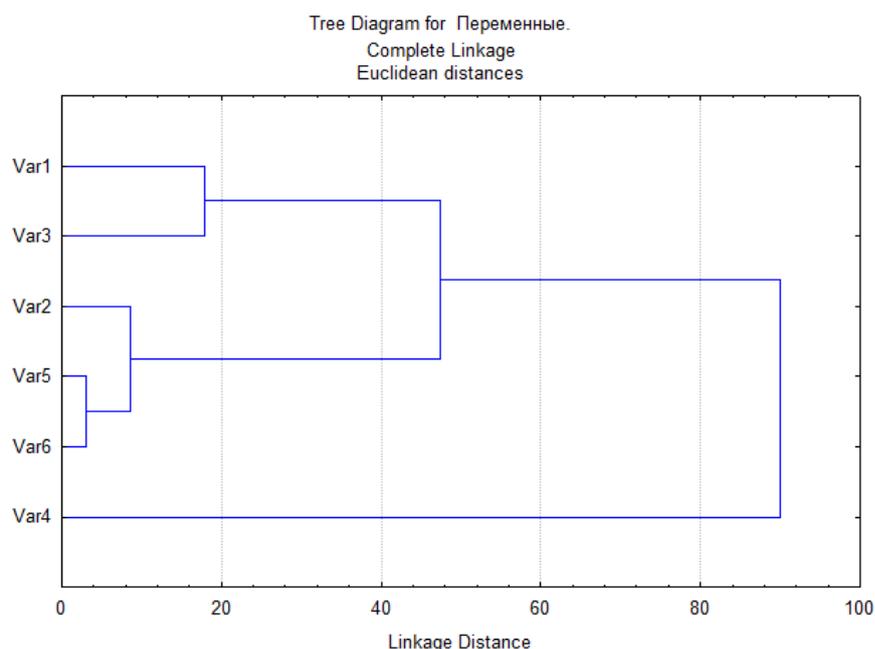


B)



Γ)

Кластерный анализ химического состава зеленой массы окопников в благоприятных погодных условиях (а) и в условиях засухи (б)



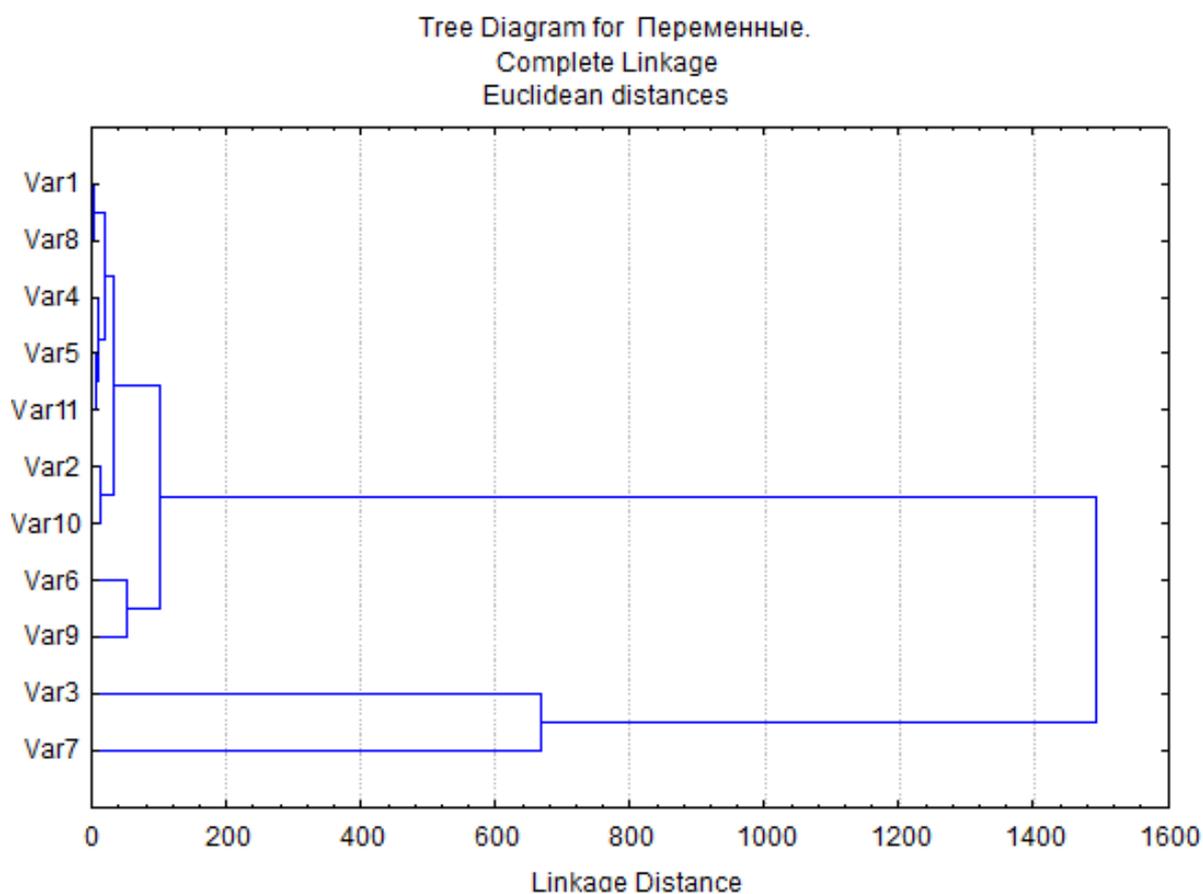
а)

Var		1	2	3	4	5	6
		Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Алкалоиды	Аллантоин
1	Сырой протеин	0,0	34,0	17,9	49,5	42,0	39,3
2	Сырой жир	34,0	0,0	38,9	82,2	8,5	6,5
3	Сырая клетчатка	17,9	38,9	0,0	52,1	47,4	45,3
4	БЭВ	49,5	82,2	52,1	0,0	90,0	87,2
5	Алкалоиды	42,0	8,5	47,4	90,0	0,0	3,0
6	Аллантоин	39,3	6,5	45,3	87,2	3,0	0,0

б)

Var		1	2	3	4	5	6
		Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ	Алкалоиды	Аллантоин
1	Сырой протеин	0,0	41,2	18,6	46,2	49,9	47,1
2	Сырой жир	41,2	0,0	40,4	86,1	9,1	7,1
3	Сырая клетчатка	18,6	40,4	0,0	55,6	49,4	47,4
4	БЭВ	46,2	86,1	55,6	0,0	94,5	91,6
5	Алкалоиды	49,9	9,1	49,4	94,5	0,0	4,5
6	Аллантоин	47,1	7,1	47,4	91,6	3,5	0,0

Кластерный анализ факторов: var1 – алкалоиды, var2 температура, var3 – осадки, var4 – pH почвенного раствора, var5 – гумус, var6 – подвижный фосфор, var7 – подвижный калий, var8 – подвижные формы меди, var9 – подвижные формы марганца, var10 – подвижные формы цинка, var11 – подвижные формы свинца.

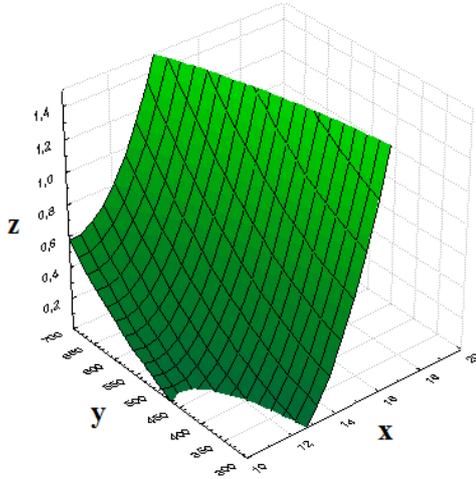


	Var1	Var2	Var3	Var4	Var5	Var6	Var7	Var8	Var9	Var10	Var11
Var1	0	30	1492	19	10	101	879	2	89	33	11
Var2	30	0	1463	11	21	74	850	28	62	12	21
Var3	1492	1463	0	1474	1483	1401	667	1491	1411	1461	1483
Var4	19	11	1474	0	10	84	861	17	71	16	10
Var5	10	21	1483	10	0	92	869	9	81	24	6
Var6	101	74	1401	84	92	0	793	99	51	76	92
Var7	879	850	667	861	869	793	0	878	805	849	870
Var8	2	28	1491	17	9	99	878	0	87	31	9
Var9	89	62	1411	71	81	51	805	87	0	61	78
Var10	33	12	1461	16	24	76	849	31	61	0	23
Var11	11	21	1483	10	6	92	870	9	78	23	0

ПРИЛОЖЕНИЕ 26

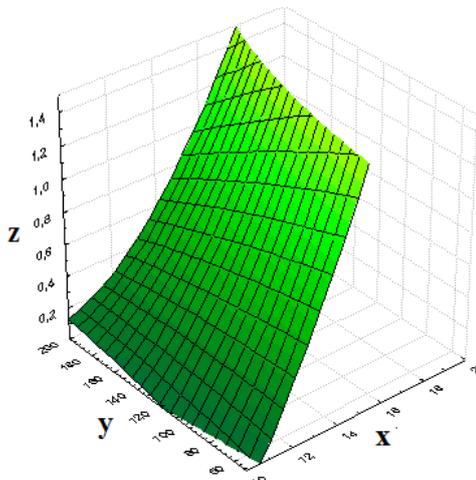
Модели квадратичной регрессии для оценки содержания алкалоидов в зеленой массе окопников (z) в зависимости от климатических и эдафических факторов:

$$\text{Var1} = 8,4679 - 1,4181 \cdot x - 0,0056 \cdot y + 0,0606 \cdot x^2 + 0,0003 \cdot x \cdot y + 4,5426 \cdot 10^{-6} \cdot y^2$$



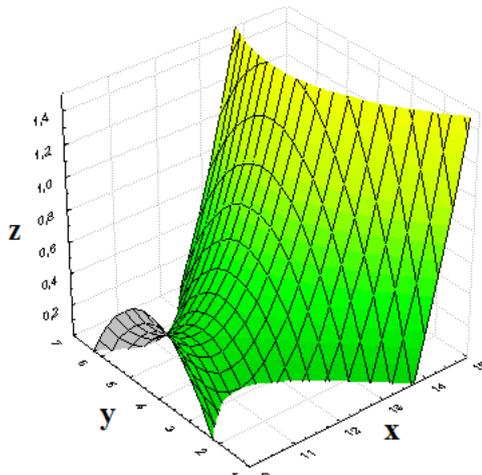
x – температура, y - осадки

$$\text{Var1} = -1,612 - 0,0267 \cdot x + 0,015 \cdot y + 0,0161 \cdot x^2 - 0,0012 \cdot x \cdot y + 4,298 \cdot 10^{-6} \cdot y^2$$



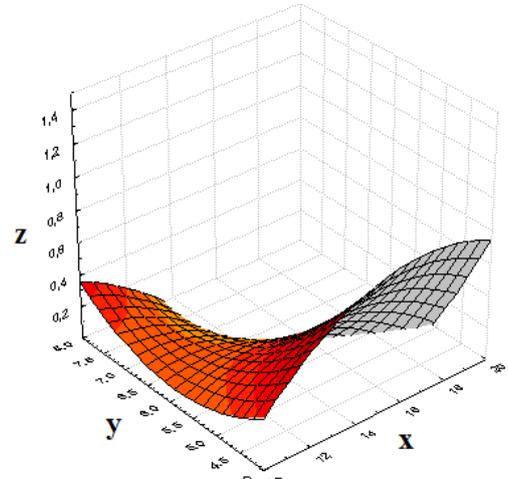
x – температура, y – обменный калий

$$\text{Var1} = 30,6104 - 5,6964 \cdot x + 0,5618 \cdot y + 0,2469 \cdot x^2 + 0,0466 \cdot x \cdot y - 0,1215 \cdot y^2$$



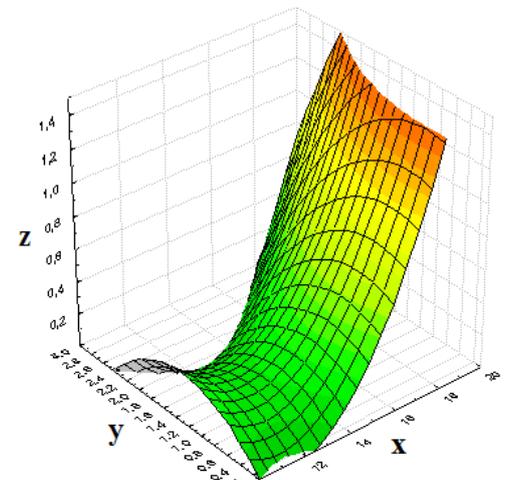
x – температура, y – подвижные формы Rb

$$\text{Var1} = -2,554 + 0,5814 \cdot x - 0,1691 \cdot y - 0,0109 \cdot x^2 - 0,0527 \cdot x \cdot y + 0,0587 \cdot y^2$$



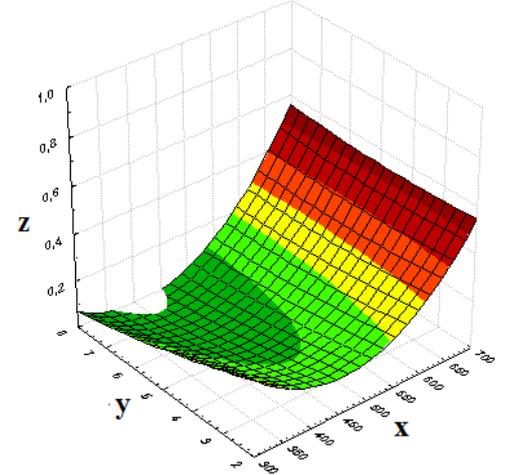
x – температура, y - pH почвенного раствора

$$\text{Var1} = 4,0851 - 0,7525 \cdot x + 1,0909 \cdot y + 0,0338 \cdot x^2 - 0,0516 \cdot x \cdot y - 0,2266 \cdot y^2$$



x – температура, y – подвижные формы Cu

$$\text{Var1} = 1,7596 - 0,0064 \cdot x - 0,0968 \cdot y + 6,7815 \cdot 10^{-6} \cdot x^2 + 0,0001 \cdot x \cdot y + 0,0021 \cdot y^2$$

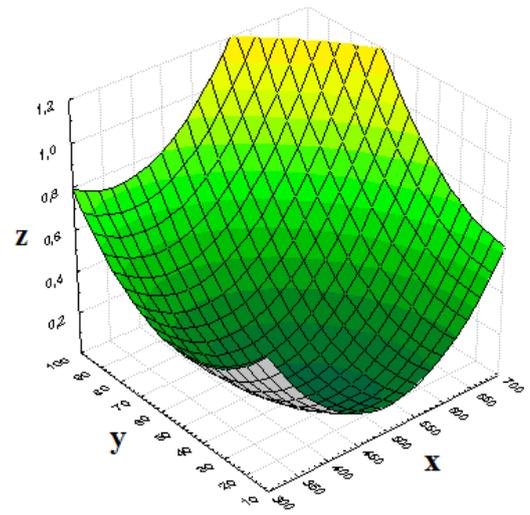
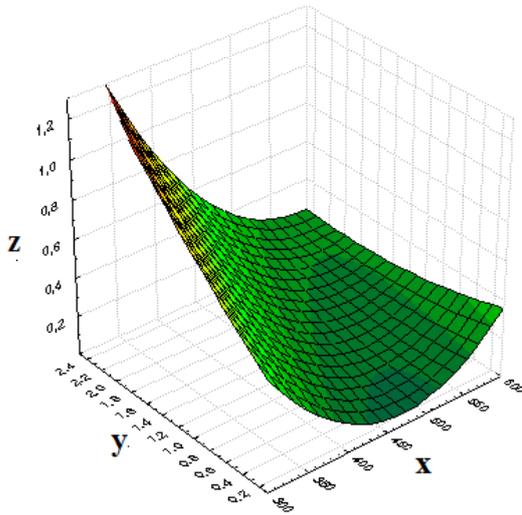


x – осадки, y – гумус

Продолжение приложения 26

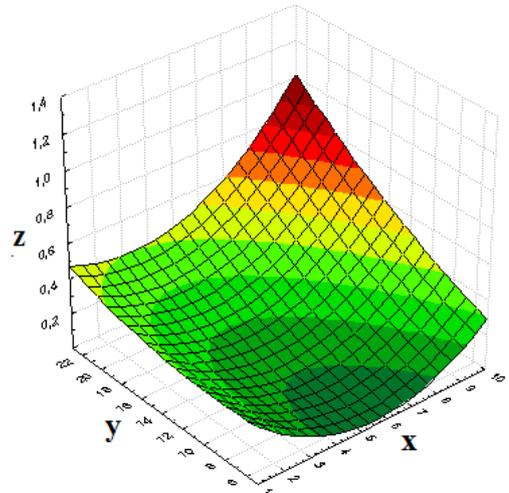
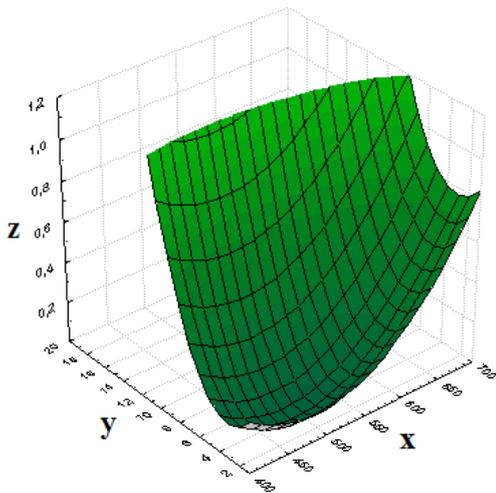
$$\text{Var1} = 3,8692 - 0,0164 \cdot x + 0,9041 \cdot y + 1,7638E-5 \cdot x^2 - 0,0018 \cdot x \cdot y + 0,0415 \cdot y^2$$

$$\text{Var1} = 3,5106 - 0,0129 \cdot x - 0,0273 \cdot y + 1,2488E-5 \cdot x^2 + 3,5756E-5 \cdot x \cdot y + 0,0002 \cdot y^2$$



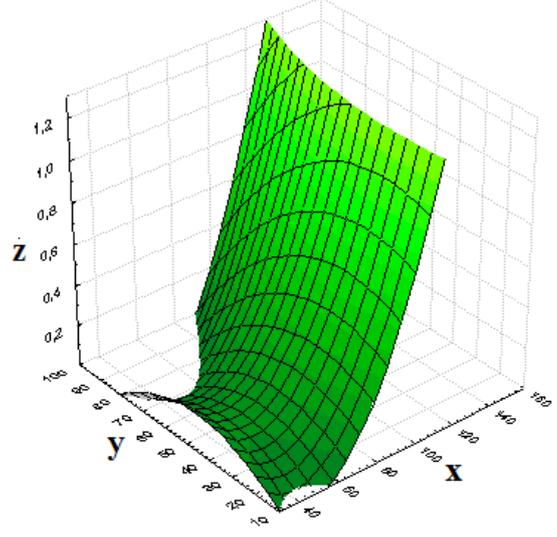
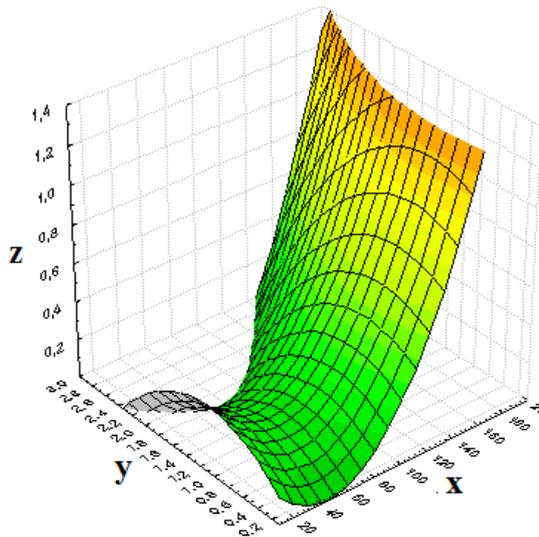
x – осадки, y – подвижные формы Cu
 $\text{Var1} = 4,04 - 0,0156 \cdot x - 0,1217 \cdot y + 1,5979E-5 \cdot x^2 + 1,4793E-5 \cdot x \cdot y + 0,0181 \cdot y^2$

x – осадки, y – подвижные формы Mn
 $\text{Var1} = 0,5347 - 0,1735 \cdot x - 0,0185 \cdot y + 0,0139 \cdot x^2 + 0,0035 \cdot x \cdot y + 0,0008 \cdot y^2$



x – осадки, y – подвижные формы Pb
 $\text{Var1} = 0,1766 - 0,0098 \cdot x + 0,4911 \cdot y + 0,0001 \cdot x^2 - 0,0014 \cdot x \cdot y - 0,22 \cdot y^2$

x – гумус, y – подвижные формы Zn
 $\text{Var1} = 0,3431 - 0,0239 \cdot x + 0,0155 \cdot y + 0,0003 \cdot x^2 - 6,5775E-5 \cdot x \cdot y - 0,0001 \cdot y^2$

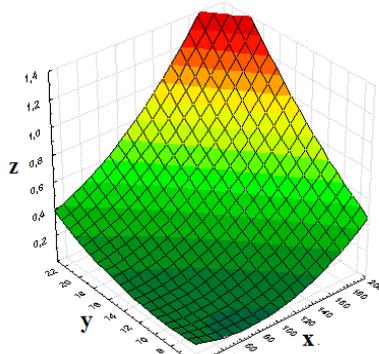


x – подвижный фосфор, y – подвижные формы Cu

x – подвижный фосфор, y – подвижные формы Mn

Продолжение приложения 26

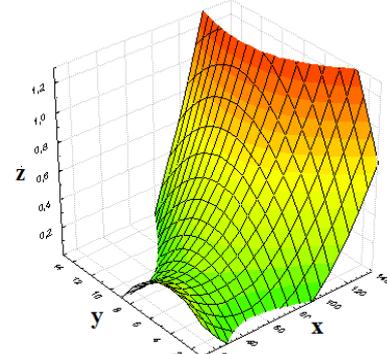
$$\text{Var1} = 0,2717-0,0045 \cdot x-0,0242 \cdot y+2,2119 \cdot 10^{-5} \cdot x^2+0,0003 \cdot x \cdot y+0,0012 \cdot y^2$$



x – подвижный фосфор, y – подв. формы Zn

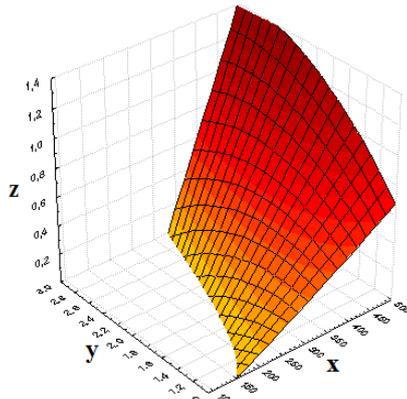
$$\text{Var1} = 0,4078-0,0016 \cdot x-0,4669 \cdot y+4,2857 \cdot 10^{-7} \cdot x^2+0,0033 \cdot x \cdot y-0,1957 \cdot y^2$$

$$\text{Var1} = 0,3181-0,0191 \cdot x+0,0786 \cdot y+0,0001 \cdot x^2+0,0016 \cdot x \cdot y-0,0124 \cdot y^2$$



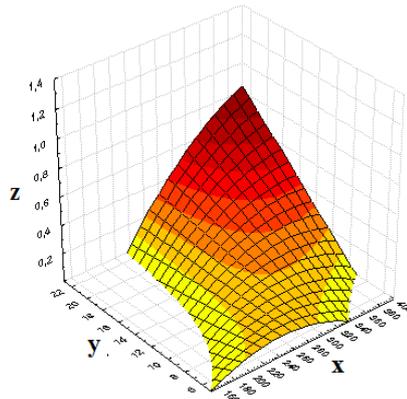
x – подвижный фосфор, y – подвиж. формы Pb

$$\text{Var1} = -0,2815+0,0057 \cdot x-0,1047 \cdot y-1,6149 \cdot 10^{-5} \cdot x^2+0,0004 \cdot x \cdot y-6,817 \cdot 10^{-5} \cdot y^2$$



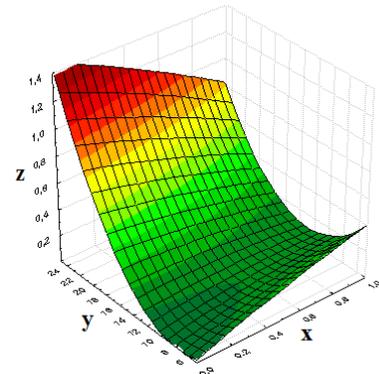
x – обмен. калий, y – подвиж. формы Cu

$$\text{Var1} = 0,2841+0,7305 \cdot x-0,0755 \cdot y-0,1023 \cdot x^2-0,0512 \cdot x \cdot y+0,0049 \cdot y^2$$

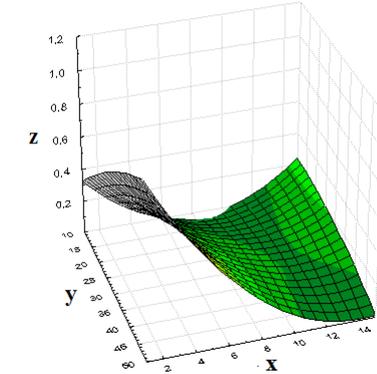


x – обменный калий, y – подвижные формы Zn

$$\text{Var1} = 0,1522+0,0283 \cdot x-0,0885 \cdot y-0,0001 \cdot x^2-0,0017 \cdot x \cdot y+0,0063 \cdot y^2$$

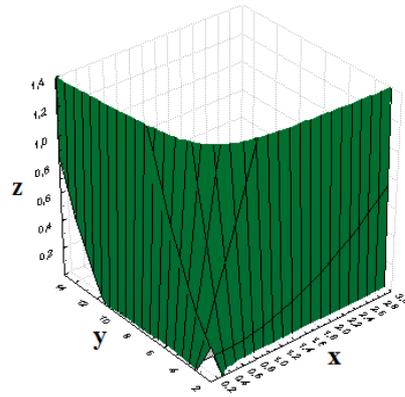


x – подвиж. формы Cu, y – подвиж. формы Zn



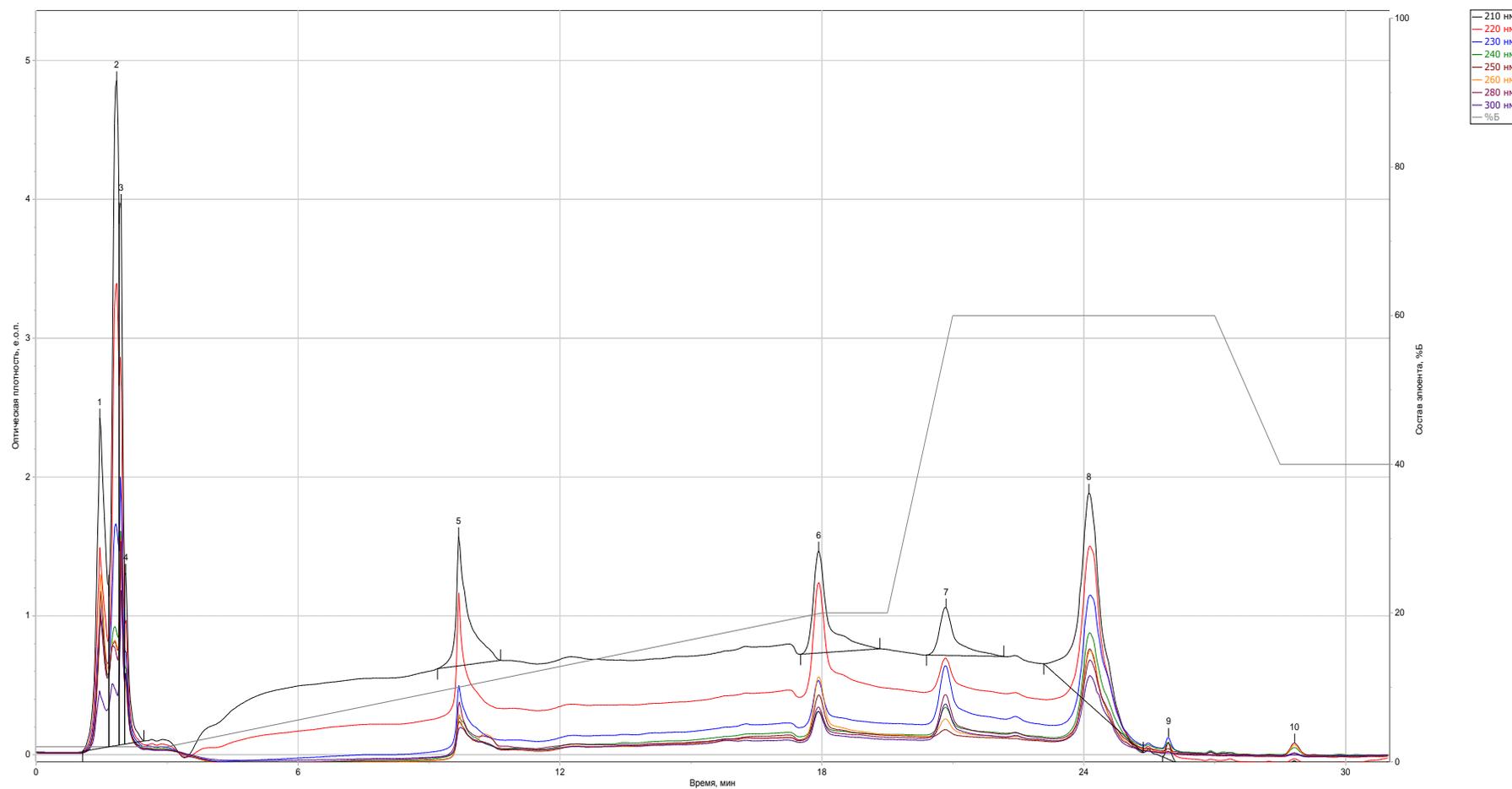
x – подвиж. формы Mn, y – подвиж. формы Pb

$$\text{Var1} = 1,3311-5,7748 \cdot x-0,5069 \cdot y+0,0876 \cdot x^2+2,1301 \cdot x \cdot y+0,0201 \cdot y^2$$



x – подвиж. формы Mo, y – подвиж. формы Pb

Хроматограмма водного экстракта медуницы мягкой



Характеристика хроматограммы

Номер пика	Время удерживания, мин.	Площадь пика, мкл*е.о.п.	Высота пика, е.о.п.	Идентифицированные фенольные соединения
1	1,46	56,3218	2,390	Галловая кислота
2	1,85	78,7916	4,807	Не опр.
3	1,95	37,8431	3,916	Цикориевая кислота
4	2,06	13,3959	1,237	Хлорогеновая кислота
5	9,68	30,3544	0,936	Кофейная кислота
6	17,93	29,8006	0,739	Гиперозид
7	20,84	15,1287	0,345	Ванилиновая кислота
8	24,12	90,0015	0,529	Не опр.
9	25,94	1,6303	0,119	Не опр.
10	28,83	1,6779	0,076	Не опр.



АКТ

внедрения результата научно-исследовательской работы в производство ООО «Любимый Пекаръ»

Настоящий акт подтверждает внедрение результата интеллектуальной собственности на изобретение «Способ производства пшеничного хлеба функционального назначения» авторов Тамахиной А.Я., Бориевой Л.З., Ахкубековой А.А., зарегистрированный в РОСПАТЕНТЕ документами: заявка № 2020123132, патент № 2740094, исключительное право на который принадлежит ФГБОУ ВО «Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет им. В.М. Кокова», в производство ООО «Любимый Пекаръ» в соответствии с формулой изобретения.

Основным результатом внедрения является способ производства хлеба, с водным настоем медуницы мягкой (*Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem) с содержанием сухого вещества 10-12,5% в количестве 10% к массе муки. Полученный данным способом хлеб обладает профилактическими свойствами, позволяющими повысить качество и биологическую ценность хлеба за счет увеличения содержания флавоноидов и микроэлементов. Использование данного способа позволяет сократить продолжительность расстойки тестовых заготовок; снизить затраты сухих веществ основного сырья, расширить ассортимент хлеба функционального назначения, а также увеличить длительность хранения.

Директор ООО «Любимый Пекаръ»



Маремов Т.А.