

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ХРАМОВА

Елена Петровна

**РОД *PENTAPHYLLOIDES* HILL (ROSACEAE) АЗИАТСКОЙ РОССИИ
(ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ, ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ В ПРИРОДЕ
И КУЛЬТУРЕ, ХЕМОТАКСОНОМИЯ)**

03.02.01 – «Ботаника»

03.02.08 – «Экология» (Биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант –

д.б.н., профессор

Высочина Г.И.

Новосибирск – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ, МЕТОДОВ И РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	12
1.1. Таксономическое положение видов рода <i>Pentaphylloides</i> Hill	12
1.2. Ареал и экологическая приуроченность видов рода <i>Pentaphylloides</i> ...	19
1.3. Практическое использование <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	25
1.3.1. Целебные свойства и химический состав <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	26
1.3.2. Декоративные свойства <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	33
1.4. Природные условия естественных местообитаний и районов интродукции растений рода <i>Pentaphylloides</i>	36
1.5. Материал и методы исследования	49
ГЛАВА 2. ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	57
2.1. Фенольные соединения и их функциональная роль в жизни растений	57
2.2. Фенольный состав <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	70
ГЛАВА 3. ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ РОДА <i>PENTAPHYLLOIDES</i> АЗИАТСКОЙ РОССИИ.....	81
3.1. Фенольный состав видов рода <i>Pentaphylloides</i> и его таксономическое значение	81
3.2. Сравнительное изучение элементного состава представителей рода <i>Pentaphylloides</i>	103
ГЛАВА 4. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ <i>PENTAPHYLLOIDES</i> <i>FRUTICOSA</i> ПО СОДЕРЖАНИЮ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ	113
4.1. Эндогенная и индивидуальная изменчивость <i>Pentaphylloides fruticosa</i> по содержанию фенольных соединений и морфологическим показателям	114
4.2. Межпопуляционная изменчивость <i>Pentaphylloides fruticosa</i> по содержанию фенольных соединений	118
4.2.1. Изменчивость в высотно-поясном градиенте	119

4.2.2.Изменчивость по широтному градиенту	132
4.2.3.Изменчивость при интродукции <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	139
4.3. Сезонные изменения фенольного состава <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	149
4.4. Суточные колебания в накоплении фенольных соединений	197
4.5. Изменчивость содержания фенольных соединений в онтогенезе	206
4.6. Сравнительный анализ состава и содержания фенольных соединений <i>Pentaphylloides fruticosa</i> в природе и культуре	211
ГЛАВА 5. ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	218
5.1. Состав и содержание макро- и микроэлементов в растениях <i>Pentaphylloides fruticosa</i> из природных ценопопуляций Горного Алтая	220
5.2. Элементный состав в листьях <i>Pentaphylloides fruticosa</i> разных возрастных состояний.....	225
5.3. Элементный состав <i>Pentaphylloides fruticosa</i> при интродукции	229
5.4. Обобщенная модель распространенности ряда химических элементов <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	237
ГЛАВА 6. ТЕХНОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ <i>PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA</i>	247
6.1. Влияние промышленно-транспортного загрязнения на растения <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	248
6.1.1. Макро- и микроэлементный состав <i>Pentaphylloides fruticosa</i> в условиях промышленно-транспортного загрязнения	248
6.1.2. Состав и содержание фенольных соединений <i>Pentaphylloides fruticosa</i> в условиях промышленно-транспортного загрязнения в течение вегетационного сезона	258
6.1.3. Интегральная оценка влияния промышленно-транспортного загрязнения на морфологические и биохимические показатели	270
6.2. Влияние радиационного воздействия на растения <i>Pentaphylloides fruticosa</i>	276
6.2.1. Особенности накопления фенольных соединений в условиях радионуклидного загрязнения	279

6.2.2. Анализ влияния радиационного фактора на содержание фенольных соединений и морфометрические показатели растений в градиенте радионуклидного загрязнения	289
6.2.3. Особенности накопления химических элементов в условиях радионуклидного загрязнения	309
ГЛАВА 7. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТЕНИЙ РОДА <i>PENTAPHYLLOIDES</i>	315
7.1. Использование <i>Pentaphylloides fruticosa</i> в пищевой и фармацевтической промышленности	315
7.2. Антимикробная активность некоторых видов рода <i>Pentaphylloides</i>	316
ВЫВОДЫ	323
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	326
ПРИЛОЖЕНИЯ	365

ВВЕДЕНИЕ

Проблема устойчивости отдельного организма и популяции в целом, их адаптации к изменяющимся факторам среды является одной из центральных проблем биологии. Понятие адаптации охватывает широкий круг вопросов приспособления организма к условиям обитания (Немова, 2010). Изменчивость морфофизиологических и биохимических показателей организмов является важнейшей характеристикой, определяющей способность адаптироваться к условиям окружающей среды.

Наличие и накопление вторичных метаболитов отражает адаптационную стратегию растений, выработанную естественным отбором в ходе эволюции (Wink, 2003). В качестве критериев, которые позволяют подойти к пониманию адаптивной способности, могут быть использованы фенольные соединения, имеющие определенное значение в приспособлении организма к условиям среды (Запрометов, 1993; Судачкова и др., 1997; Полякова, Ершова, 2000; Dixon, Paiva, 1995; Strack, 1997; Lattanzio, 2013). Значительная пластичность фенольных соединений, которая проявляется в изменчивости содержания компонентов и их соотношения в зависимости от условий произрастания, составляет основу экологической устойчивости природных популяций в процессе эволюции и вписывается в общий механизм приспособления к условиям обитания (Полякова, 1993). В этом аспекте особенности состава и содержания фенольного комплекса могут в определенной мере отражать их участие в адаптивной стратегии природных и интродукционных популяций.

В условиях усиления антропогенного давления на биосферу особое значение приобретают исследования популяций в техногенных зонах в целях оценки путей адаптации растений к разным типам воздействий и выявления реакции растительных организмов на стресс. Возможно, что ценопопуляции растений имеют определенный адаптивный потенциал к природным и техногенным факторам и реагируют на комплексное воздействие среды в рамках этих возможностей (Безель и др., 2001; Позолотина и др., 2006).

На основании сравнительного анализа фенольных соединений таксонов

различного уровня решаются вопросы их естественной дифференциации. С изучением химического разнообразия растений связаны исследования хемотаксономического плана. Каждый вид и отдельная популяция, представляющая элементарную генетическую, эволюционную и экологическую структурную единицу, несут определенный потенциал изменчивости (Высочина, 2004).

Род *Pentaphylloides* Hill (Rosaceae) в азиатской части России представлен 5 видами: *P. fruticosa* (L.) O. Schwarz (Сибирь, Дальний Восток), *P. davurica* (Nestl.) Ikonn. (Юго-Восточное Забайкалье, Дальний Восток), *P. mandshurica* (Maxim.) Soják (юг Приморья), *P. parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Soják (Алтай, Южное Забайкалье) и *P. gorovoi* (Pshennikova) Khramova et Andysheva (юг Приморья) (Курбатский, 1988; Якубов, 1996; Пшенникова, 2006).

Повышенный интерес к одному из представителей рода *P. fruticosa*, широко распространенному в северном полушарии, обладающему высокой экологической пластичностью и морфологической поливариантностью, целебными и декоративными свойствами, привел к всестороннему изучению этого вида по многим направлениям - исследованию биохимического состава (Федосеева, 1979; Ганенко и др., 1988, 1991; Ганенко, Семенов, 1989; Шкель и др., 1997; Николаева, 2007; Bate-Smith, 1961; Miliauskas et al., 2004), фармакологического действия (Арьяева и др., 1999; Евстропов и др., 2002; Николаева, 2012; Tomczys et al., 2008, 2010; Tomczys, Latte, 2009), онтогенеза и структуры популяций вида (Шафранова, 1964; Годин, Комаревцева, 2015), решению ресурсоведческих задач и введению в культуру (Триль и др., 2008; Худоногова и др., 2010), использованию в садово-парковом строительстве (Александрова, 2008; Davidson, Lenz, 1989; Innes et al., 1989). При этом имеющиеся в литературе сведения носят разрозненный характер и не дают объективного представления о виде *P. fruticosa* и роде *Pentaphylloides* в целом. Остаются недостаточно рассмотренными многие вопросы, касающиеся биохимического состава представителей рода *Pentaphylloides*, в частности, фенольного и элементного комплексов, в значительной степени обеспечивающих

лечебный эффект растения и отражающих участие в адаптивном потенциале растений.

Целью исследования является установление особенностей состава и содержания фенольных соединений и химических элементов в растениях рода *Pentaphylloides* Hill (Rosaceae) Азиатской России в связи с видовой специфичностью, эколого-географическими факторами, онтогенезом и техногенным воздействием.

Для достижения цели решались следующие **задачи**:

1. Исследовать состав и содержание фенольных соединений и химических элементов у азиатских представителей родового комплекса *Pentaphylloides* для выявления видовой специфичности;
2. Провести сравнительный анализ морфологических и биохимических признаков *P. fruticosa* на эндогенном, индивидуальном и межпопуляционном уровнях в природных и интродукционных популяциях;
3. Изучить внутривидовую изменчивость *P. fruticosa* по содержанию фенольных соединений и химических элементов в процессе развития в зависимости от стадии вегетации, онтогенетического состояния, времени суток, экологической природы и органа растения;
4. Проанализировать воздействие техногенных факторов на состав и содержание фенольных соединений и элементов в растениях *P. fruticosa* в условиях промышленно-транспортного и радионуклидного загрязнения.
5. Определить перспективные направления изучения растений рода *Pentaphylloides*.

Научная новизна. Впервые проведено исследование представителей рода *Pentaphylloides* Hill (Rosaceae) Азиатской России по составу и содержанию фенольного комплекса и химических элементов с использованием современных методов - высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ), спектрального анализа (УФ- и масс-спектроскопия, ЯМР) и многоэлементного неdestructивного рентгенофлуоресцентного анализа с синхротронным излучением (РФА СИ). Впервые выделены и идентифицированы два

флавонолгликозида – изокверцитрин и астрагалин, установлены 19 химических элементов в надземных органах *P. fruticosa*. Выявлена специфичность фенольного комплекса для каждого из изученных видов.

Впервые проведено детальное исследование фенольного комплекса и элементного состава *P. fruticosa* в связи с эколого-географическими факторами, возрастом растений, сезонным развитием, условиями интродукции и техногенным воздействием.

Изучение внутривидовой изменчивости *P. fruticosa* по составу и содержанию фенольных соединений позволило показать их участие в формировании адаптации как отдельных особей, так и ценопопуляций. Результаты исследования существенно расширяют и углубляют сведения о составе фенольных и минеральных компонентов *P. fruticosa* и закономерностях их накопления.

На основе оригинальных материалов получены новые данные по радиационному и промышленно-транспортному воздействию на растения *P. fruticosa* и ответной реакции на них.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные вносят значительный вклад в выявление особенностей фенольного метаболизма растений и выяснение теоретических вопросов, связанных с функциональной ролью фенольных соединений в жизни растений в изменяющихся эколого-географических условиях на примере *P. fruticosa*.

Изложенные приемы изучения растений, обнаруженные закономерности накопления фенольных соединений *P. fruticosa* в процессе онтогенетического развития в природе и при интродукции могут найти практическое применение при обосновании рациональных способов изыскания и использования ценных флавоноидсодержащих видов в ресурсоведении. Выявленная связь накопления фенольных соединений с экологическими факторами позволяет прогнозировать содержание этой группы веществ и отдельных компонентов в растениях. Показана возможность использования *P. fruticosa* в качестве биоиндикатора техногенного загрязнения среды. Результаты определения фенольного и

элементного состава *P. fruticosa* могут быть использованы в базе данных. Предложен способ получения концентрата заменителя чая (Патент 2053678 РФ, 1996). Материалы диссертации представляют интерес для ботаников, физиологов, биохимиков, ресурсоведов, могут быть применены в лекционных курсах по экологической биохимии, хемотаксономии, ресурсоведению.

Защищаемые положения.

1. Фенольный комплекс, эволюционно сложившийся в растениях рода *Pentaphylloides* Hill, дифференцирован в соответствии с их видовой принадлежностью. Агликоновая структура флавонолгликозидов отражает степень эволюционной продвинутости видов.

2. Высокая изменчивость содержания фенольных компонентов *Pentaphylloides fruticosa* в разных эколого-географических условиях и в процессе онтогенеза, выраженная в характере распределения, соотношении компонентов и смене преобладающих соединений при стабильности суммарного содержания фенольного комплекса, подтверждает участие фенольных соединений в адаптации к условиям окружающей среды.

3. Растения *P. fruticosa*, произрастающие в условиях техногенного стресса разных типов, приобретают специфические особенности: в условиях промышленно-транспортного влияния снижается содержание фенольных соединений и изменяется сезонная динамика их накопления; в условиях радиационного воздействия увеличивается изменчивость содержания фенольных компонентов.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были представлены в виде устных докладов на 24 конференциях (международных, всероссийских и региональных): 4-ой Российской биогеохимической школе (Москва, 2003), the 4-th International Symposium on Trace Elements in Human: New Perspectives, (Athens, 2003); VII научной конференции "Аналитика Сибири и Дальнего Востока" (Новосибирск, 2004); 3-ей и 4-ой Международной специализированной выставке и научном конгрессе «ГЕО-Сибирь-2007» и «ГЕО-Сибирь-2008» (Новосибирск, 2007, 2008); VII, VIII и IX Международных

симпозиумах по фенольным соединениям: Фундаментальные и прикладные аспекты (Москва, 2009, 2012, 2015); 3-ей Международной конференции «Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека (Томск, 2009); XVI, XVII, XVIII Международных конференциях "СИ-2002", "СИ-2004", "СИ-2006" (Новосибирск, 2006, 2008, 2010), Всесоюзной конференции «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии» (Новосибирск, 2006 2008, 2010, 2012); XIX и XX Национальной конференции по использованию синхротронного излучения «СИ-2012», «СИ-2014» (Новосибирск, 2012, 2014); 3-d International Conference «Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology and Evolution» (Alushta, 2010); III и IV Всероссийских научно-практических конференциях с международным участием «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Нижний Тагил, 2010, 2012); 1-st International Symposium on Secondary Metabolites (Chemical, biological and biotechnological properties) (Denizli, Turkey, 2011); I Международной научной конференции «Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы» (Новосибирск, 2013); Всероссийской конференции «Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия» (Новосибирск, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 40 работ, в том числе 1 монография, 7 статей – в журналах, входящих в международные реферативные базы и системы цитирования, из них 2 – в зарубежных изданиях; 29 – в российских журналах, рекомендуемых ВАК, 1 статья – в рецензируемом издании, 2 статьи в коллективных монографиях. Получен патент на изобретение 2053678 РФ «Способ получения концентрата заменителя чая».

Личный вклад автора заключается в постановке задач исследования, разработке методических подходов к их решению, сборе растений в природе и при интродукции, непосредственном выполнении биохимических анализов, в формулировке основных положений и выводов диссертационной работы, являющейся результатом многолетних исследований (1993-2015). Работа по разделению и идентификации компонентов методом масс- и ЯМР-спектроскопии

выполнена в НИОХ СО РАН им. Ворожцова при содействии к.х.н. Е.В. Кузакова и к.х.н. с.н.с. В.Г. Васильева. Определение элементного состава выполнено в сотрудничестве с н.с. ИХКГ СО РАН О.В. Чанкиной. Определение возрастного состояния особей *P. fruticosa* проведено с участием к.б.н. н.с. лаборатории интродукции лекарственных растений ЦСБС СО РАН Е.К. Комаревцевой. Принадлежность *P. fruticosa* к высотным поясам определена д.б.н. с.н.с. лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН Н.И. Макуниной. Статистический анализ полученных данных выполнен при содействии д.ф.-м.н. г.н.с. ИВиЭП СО РАН (г. Барнаул) В.Е. Павлова, к.т.н. И.В. Хвостова и к.г.-м.н. доцента НГУ (г. Новосибирск) А.В. Лавренчука.

Часть исследований осуществлена в рамках грантов: РФФИ № 98-03-32467, № 07-04-01414. Работа по определению элементного состава выполнена при использовании оборудования ЦКП СЦСТИ и финансовой поддержке Минобрнауки России.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 437 страницах, содержит 112 иллюстраций, 57 таблиц и состоит из введения, семи глав, выводов, списка использованной литературы и девятнадцати приложений. Список литературы включает 383 работ, из них 120 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному консультанту проф. д.б.н. Г.И. Высочиной за ценные советы, многочисленные дискуссии и помощь во время работы. Особую признательность выражаю н.с. ИХКГ СО РАН О.В. Чанкиной за помощь в определении элементного состава в образцах, анализе и обсуждении результатов. За многолетнее сотрудничество, помощь в работе, измерение удельной активности радионуклидов – ^{90}Sr и ^{137}Cs искренне благодарна сотрудникам Центральной заводской лаборатории ФГУП ПО «Маяк» (г. Озерск, Челябинская обл.) к.б.н. О.В. Тарасову и инженеру Е.И. Крыловой. Искренне признательна к.б.н. с.н.с. лаборатории фитохимии Н.В. Цыбуле и к.б.н. с.н.с. лаборатории дендрологии Л.Н. Чиндяевой за совместную работу по определению антимикробной активности у представителей рода *Pentaphyllloides*, а также всем сотрудникам лаборатории фитохимии, содействовавшим выполнению диссертационной работы.

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ, МЕТОДОВ И РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Таксономическое положение видов рода *Pentaphylloides* Hill

Род *Pentaphylloides* Hill (= *Dasiphora* Raf., = *Potentilla* L. s. lato) относится к семейству *Rosaceae* Juss. Род насчитывает около 15 видов, произрастающих в умеренных областях Северного полушария. На территории бывшего СССР встречается 7 видов (Юзепчук, 1941; Курбатский, 1988; Черепанов, 1995; Якубов, 1996; Пшенникова, 2006).

Впервые К. Линней систематизировал многочисленные виды рода *Potentilla* по принципу бинарной номенклатуры.

В 1755 г. М.Н.Л. Duhamel кустарниковые виды лапчаток выделил в самостоятельный род *Pentaphylloides* Duham. (цит. по Klackenberg, 1983). О. Schwarz (1949), В.И. Курбатский (1988) и В.В. Якубов (1996) придерживаются того же мнения. В 1838 г. С.С. Rafinesque (цит. по: Wolf, 1908) рассматривал кустарниковые лапчатки как самостоятельный род *Dasiphora* Rafin. К.Ф. Ледебур (Ledebour, 1844) выделил в роде *Potentilla* две группы по биоморфе: *Fruticosae* (кустарники) и *Herbaceae* (травянистые). В дальнейшем роды *Potentilla* L., *Pentaphylloides* Duham. (= *Dasiphora* Raf.) и *Comarum* L. К.Ф. Ледебур объединил в колено *Potentilleae*.

Т. Вольф (Wolf, 1908), проанализировав известные работы С.Г. Нестлера, Дж. Леманна и Р.А. Ридберга по роду *Potentilla*, провел тщательное исследование многочисленных образцов лапчаток, определил и описал новые неизвестные науке виды и разработал естественную систему этого рода, приблизив свою систему к филогенетической. Т. Вольф, в отличие от своих предшественников, принимает в качестве главных для внутривидовой систематики не вегетативные, а генеративные признаки: форму столбика, место его прикрепления к плодику, наличие или отсутствие опушенности плодиков. Понимая этот род в широком смысле, Т. Вольф включил в него *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. В монографии Т.

Вольфа «*Monographie der Gattung Potentilla*» (1908) лапчатка кустарниковая представлена под видовым названием *Potentilla fruticosa* L.

С.В. Юзепчук (1941) во «Флоре СССР», используя описания и диагностические таблицы Т. Вольфа, изучил виды рода *Potentilla*, произрастающие в СССР и, несколько отступив от системы, принятой Т. Вольфом, переработал многие ряды и виды, существенно дополнил род *Potentilla* описанием многих новых видов, применив морфолого-географический метод. С.В. Юзепчук выделил из рода *Potentilla* кустарниковые лапчатки и определил для рода Курильский чай – *Dasiphora* Raf. три ряда:

Ряд 1. *Fruticosae* Juz. — входит 2 вида: *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. – курильский чай кустарниковый и *D. phyllocalyx* Juz. – курильский чай листочашечный, у которых листья, как правило, имеют 5 листочков, цветки крупные с желтыми лепестками, наружные и внутренние чашелистики большей частью равны.

Ряд 2. *Parvifoliae* Juz. — объединяет 2 вида: *D. parvifolia* (Fisch.) – курильский чай мелколистный и *D. dryadanthoides* Juz. – курильский чай дриадоцветовидный, у которых листья за частую имеют 7 листочков, нижние из них образуют как бы мутовку, цветки обычно небольшие, лепестки желтые, наружные чашелистики равны или короче внутренних.

Ряд 3. *Davuricae* Juz. — также включает 2 вида: *D. davurica* (Nestl.) Kom. et Klob. Alis. – курильский чай даурский и *D. mandshurica* (Maxim.) Juz. – курильский чай маньчжурский, листья которых обычно имеют 5 листочков, цветки крупные с белыми лепестками, наружные чашелистики тупые и короче внутренних.

Такого же мнения придерживались ботаники J. Hutchinson (1964), А.В. Положий и Л.Н. Лошкарева (1975), признавая все три указанных ряда в качестве самостоятельных.

В.И. Курбатский (1988) во «Флоре Сибири» род *Pentaphylloides* принимает в том же объеме, как его понимал С.В. Юзепчук во «Флоре СССР» (1941), при этом в дальнейшем отмечает о нецелесообразности деления рода *Potentilla* на более

мелкие роды (Курбатский, 2008), тем самым подтверждая точку зрения ботаников J. Sojak (1987) и Р.В. Камелина (2001).

В 2006 г. Л.М. Пшенниковой описан новый вид рода *Dasiphora gorovoi* Pshennikova с Дальнего Востока России. По мнению автора, данный таксон возник в результате гибридизации *D. mandshurica* и *D. davurica*. Отличается от *D. mandshurica* более мелкими листьями, опушением верхней и нижней поверхностей листовой пластинки, характером опушения цветка, от *D. davurica* – опушением и цветом верхней поверхности листовой пластинки.

В современной российской ботанической литературе принято придерживаться последней сводки по флоре России и сопредельных государств (Черепанов, 1995), согласно которой кустарниковые виды лапчаток относятся к роду *Pentaphylloides* Hill.

В азиатской России встречается пять видов, из них в Сибири – *P. fruticosa*, *P. parvifolia* и *P. davurica*; на Дальнем Востоке – *P. fruticosa*, *P. mandshurica*, *P. davurica* и *P. gorovoi* (Pshennikova) Khramova et Andysheva, comb. nov., prov. (= *Dasiphora gorovoi* Pshennikova).

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz = *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. = *Potentilla fruticosa* L. (пятилистник кустарниковый) – геоксильный кустарник, до 1.6 м высотой с подземным ветвлением осей, образующих толстые и долговечные подземные оси – ксилоподии (Серебряков, 1962). Мезофит, мезотроф, теневынослив, размножается семенами. По определению И.Г. Серебрякова (1962) и Л.М. Шафрановой (1964), *P. fruticosa* имеет главный побег в начале жизни, который затем теряется среди равных ему более сильных скелетных осей, возникающих из спящих почек у основания материнских осей, и отмирает. Довольно подробно онтоморфогенез *P. fruticosa* описан Л.М. Шафрановой (1964) и Е.К. Комаревцевой (2005). Прилистники яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, заостренные, пленчатые, сросшиеся с черешками. Листья сложные, непарноперистые с 3(5) – 7(9) отдельными листочками. Листочки обычно продолговатые, реже продолговато-яйцевидные или ланцетовидные, цельнокрайние, обычно острые на верхушке, плоские или чаще с более или менее

отороченными краями, (0.5)1–3 см длиной, сверху рассеяно или обычно более или менее густо волосистые, беловатые, нередко с обеих сторон шелковистые, особенно снизу по жилкам и краю листа (Юзепчук, 1941). Цветки одиночные, пазушные или в рыхлых немногочетковых верхушечных соцветиях, довольно крупные (15)20–30 мм в диаметре. Гипантий волосистый или шелковистомохнатый блюдцевидной формы. Наружных, внутренних чашелистников и лепестков по пять штук. Наружные чашелистники линейно ланцетные, в большинстве равны внутренним чашелистникам или несколько длиннее их, часто на конце неправильно двухнадрезные, внутренние листочки яйцевидные, заостренные. Лепестки желтые, обычно округлые, почти без ноготка, длиннее чашелистников – $0.6 - 1.6 \times 0.6 - 1.7$ см. Тычинок около 25, расположены на пятиугольном диске, окружающем колонку цветоложа. Цветоложе полушаровидное, пестики многочисленные; столбики булавовидные, толстые, отходящие почти от основания завязи, с крупными лопастным рыльцем. Семена удлинено-овальной формы, чуть сплюснутые с боков, покрыты волосками (Юзепчук, 1941; Курбатский, 1988).

Число хромосом у *P. fruticosa* для Восточной Сибири $2n = 42$ и 56 (Курбатский, 1988). У алтайских популяций – $2n = 14$ и 42 (Триль и др., 1990), при этом авторами установлено, что диплоиды обоеполы, а гексаплоиды – двудомны, т.е. половая структура популяций *P. fruticosa* зависит от уровня пloidности.

Анализу полового полиморфизма в антропоэкологическом, популяционном и филогенетическом аспектах посвящена обширная и многогранная литература. В частности, установлена зависимость между половой структурой ценопопуляций и эколого-географической структурой ареала вида (Годин, Комаревцева, 2015). При этом выявлена лабильность полового состояния у *P. fruticosa* и её значение для существования и поддержания его ценопопуляций и освоения видом новых мест произрастания. На поясno-высотном градиенте при увеличении высоты над уровнем моря и в направлении с севера на юг в Алтае-Саянской горной области усиливался половой полиморфизм *P. fruticosa*. В условиях интродукционного

эксперимента у *P. fruticosa* отсутствует апомиктический способ образования семян, основным типом опыления является ксеногамия, а резервным – идиогамия.

Pentaphylloides parvifolia (Fischer ex Lehm.) Soják = *Dasiphora parvifolia* (Fischer ex Lehm.) Juz. = *Potentilla fruticosa* var. *parvifolia* (Fischer) Th. Wolf (пятилистник мелколистный) – невысокий, распростертый или нередко прямостоячий растопыренно-ветвистый кустарник, (10)15–150 см высотой. Ветви покрыты красновато-коричневой или буровато-серой отслаивающейся корой, молодые ветки шелковисто-волосистые. Листья перистосложные, с 2 (редко с 3) парами листочков, самые верхние иногда тройчатые. Листочки продолговатые или продолговато-яйцевидные, 5- 25(30) мм дл., 1-10 мм шир., с обеих сторон обычно прижато-волосистые, редко почти голые. Цветки одиночные или в числе 2-7 на верхушках ветвей. Наружные линейно-ланцетные чашелистики цельные или на конце двунадрезные, почти равны яйцевидным внутренним. Орешки густодлинноволосистые, с булавовидным почти базальным столбиком. Число хромосом у *P. parvifolia* на плато Путорана (оз. Хакома), в Восточном Саяне (хр. Тункинский), Иркутской области, Якутской АССР (реки Могды, Арга-Салаа), на Таймыре, северо-восточном побережье оз. Байкал $2n = 42$ и 56 в Западном Саяне (Курбатский, 1988).

Вид сходен с *P. fruticosa*, но характеризуется большей ксероморфностью: более мелкими и сильно опушенными листочками. *P. parvifolia* встречается на речных галечниках, степях, на скалах, каменистых склонах, в арчовниках (Юзепчук, 1941; Курбатский, 1988).

Вид *P. parvifolia* является полиморфным, который, по мнению С.В. Юзепчука (1941), при дальнейшем изучении можно разделить на ряд географических рас. В пределах ареала намечаются четыре формы: 1 – типичная форма *P. parvifolia*; 2 – несколько более крупноцветная и чаще более широколистная восточно-забайкальская форма; 3 – похожая на последнюю, но во всех частях густо оттопыренно-волосистая западно-забайкальская форма; 4 – высокогорная тянь-шаньская форма, до известной степени параллельная *P. phyllocalyx*, с более широкими, чем у типичной *P. parvifolia*, листочками, и

одинокими, сравнительно крупными цветками (Юзепчук, 1941). Вид занесен в Красную книгу Красноярского края (Антипова, 2012).

Pentaphylloides davurica (Nestler) Ikonn. = *Dasiphora davurica* (Nestler) Kom. et Aliss. = *Potentilla glabrata* Willd. (пятилистник даурский) – листопадный кустарник высотой от 0.3 до 0.7 м, с прямостоячими побегами, листорасположение очередное по длине стебля, листья перистосложные с двумя парами листочков, прикрепление черешковое, цветки белые, реже чуть желтоватые, околоцветник актиноморфный, число лепестков 5, тип плодов сухой орешек, семянка. Число хромосом, по данным В.И. Курбатского (1988), $2n = 14$. Размножается семенами, черенками, отводками, корневыми отпрысками. Рекомендуется для озеленения каменистых откосов и склонов, высаживается группами на газонах, альпийских горках или в низких изгородях. Хорош в одиночной посадке, небольшими группами, перед более высокими кустами, в виде рабаток и бордюров. Наиболее декоративна его гибридная форма с *P. fruticosa* – *P. friedrichsenii* Hort. (пятилистник Фридрихсена) с крупными золотисто-желтыми цветками. *P. davurica* используется как лекарственное растение, подлежит охране (Древесные растения..., 2008).

Pentaphylloides mandshurica (Maxim.) Sojak = *Dasiphora mandshurica* (Maxim.) Juz. = *Potentilla mandshurica* (Maxim.) Inqwersen (пятилистник маньчжурский) – листопадный, сильно разветвленный кустарник, с шелушащейся серой или буровой корой, 50–70 (100) см высотой. Листья обычно непарноперистые, очень редко тройчатые, из 5 или 7 яйцевидных, цельнокрайних шелковисто-мохнатых листочков. Цветки одиночные или в небольших верхушечных, кистевидных или щитковидных соцветиях, до 3 см в диаметре, белые. Чашелистики в числе 10, расположены в два чередующихся круга. Наружные чашелистики короче внутренних, тупые. Лепестки в числе 5, округлые, почти без ноготка. Тычинок около 25. Пестики многочисленные, расположенные на полушаровидном цветоложе. Столбики булабовидные, толстые, отходящие почти от основания завязи. Плоды сухие – сборные семянки (каждая семянка густодлинноволосистая). Цветет в июне – сентябре, плодоносит в августе – сентябре. Очень близок к *P.*

davurica, от которого отличается более широкими, яйцевидными, опушенными с обеих сторон, шелковисто-мохнатыми, беловато-серыми листочками (Юзепчук, 1941; Курбатский, 1988).

Растения *P. mandshurica* разрастаются куртинами за счёт побегов, отрастающих от корневой шейки. Светолюбив, не выносит заболоченных почв, обладает повышенной морозо- и засухоустойчивостью. Декоративен. Отлично подходит для живых изгородей, каменистых горок, одиночных и групповых посадок, особенно в многоярусных насаждениях (Коропачинский, Встовская, 2012).

Pentaphylloides gorovoi (Pshennikova) Khramova et Andysheva, comb. nov., prov. (= *Dasiphora gorovoi* Pshennikova) (пятилистник горового) – раскидистый кустарник 60 – 70 см высотой. Молодые побеги рассеяно волосистые, более старые покрыты бурой отделяющейся корой. Листья с 3-7 листочками (если 7, то нижние часто мутовчато сближены), листья плодущих побегов мелкие, 12 -15 мм длиной и 14-20 мм шириной. На вегетативных побегах длина листа достигает 30-35 мм, ширина – 28-30 мм. Сверху листовые пластинки рассеяно волосистые, темно-зеленые, иногда с сизым оттенком, снизу более светлые, сизовато-зеленые, опушенные по главной жилке. Черешок листа на генеративных побегах 4-5 мм длиной, на вегетативных – 10-14 мм, опушенный. Прилистники клиновидные, волосистые по краю, 5-7 мм длиной. Цветоножки опушенные, 13–15 мм длиной. Чашечка опушенная. Чашелистники светло-зеленые, одного цвета с чашечкой, опушенные, треугольные. Наружные чашелистники темно-зеленые, ланцетные или широколанцетные, сверху с рассеянным опушением, снизу чаще голые или опушенные по жилке. Лепестки белые, 25 – 32 мм в диаметре, в числе 1 – 3(6) в соцветии, функционально мужские, женские и обоеполые. Зрелые плодики образуются в августе – сентябре. Семянки 1.5 – 2 мм длиной, 0.8 – 1 мм шириной, яйцевидные, коричнево-бурые, покрытые тонкими волосками с заостренной, иногда слегка изогнутой верхушкой, по морфологическим признакам не отличаются от семян других дальневосточных видов (Пшенникова, 2006).

1.2. Ареал и экологическая приуроченность видов рода *Pentaphylloides*

Кроме морфологических признаков, для видов рода *Pentaphylloides* характерны свои экологические ниши. Если растения *P. fruticosa* распространены в более увлажненных местах, то растения *P. parvifolia*, *P. davurica* и *P. mandshurica* поднимаются в горы на более сухие каменистые южные склоны с недостаточным увлажнением (Юзепчук, 1941).

Наиболее широко распространенный *P. fruticosa* имеет обширный дизъюнктивный ареал в северном полушарии, состоящий из неравноценных по своей величине частей, значительно разобщенных друг от друга (рис. 1.1). Наиболее крупным и почти единым является азиатский участок ареала, охватывающий Алтай, Саяны, Средне-Сибирское плоскогорье, Забайкалье, горную область северо-востока Азии от Верхоянского хребта до Чукотки, Охотское побережье, Амурскую обл., Приморский край, Камчатку, Сахалин, Курильские острова, Японию, северную часть п-ва Корея, Китай, Монголию и отчасти горы Средней Азии (Горчаковский, 1966).

Естественным продолжением основного азиатского ареала *P. fruticosa* является область распространения его в Северной Америке, отделенная Беринговым проливом. Этот вид распространен на Аляске повсеместно (Sperzman, 1959 цит. по: Горчаковский, 1966; Artic and alpine Biodiversity., 1995), а также в Западной части Канады, горах Сьерра Невада, Скалистых горах в США.

От основного азиатского участка распространения *P. fruticosa* обособлены фрагменты ареала на Урале, Кавказе (Предкавказье, Главный Кавказский хребет и Закавказье – северная часть Армянского нагорья), в Прибалтике (Эстония, Латвия) и в Западной Европе – Пиренеи, приморские Альпы, Британские острова (Горчаковский, 1960, 1966).

П.Н. Крылов (1933), С.В. Юзепчук (1941), А.В. Куминова (1960) указывают на полиморфность *P. fruticosa*. Вид встречается в различных сообществах: в лесах, лесотундре, в поймах рек и речек, вдоль русел ручьев, на галечнике, по склонам остепненных лугов и на высокогорных субальпийских лугах, каменистых

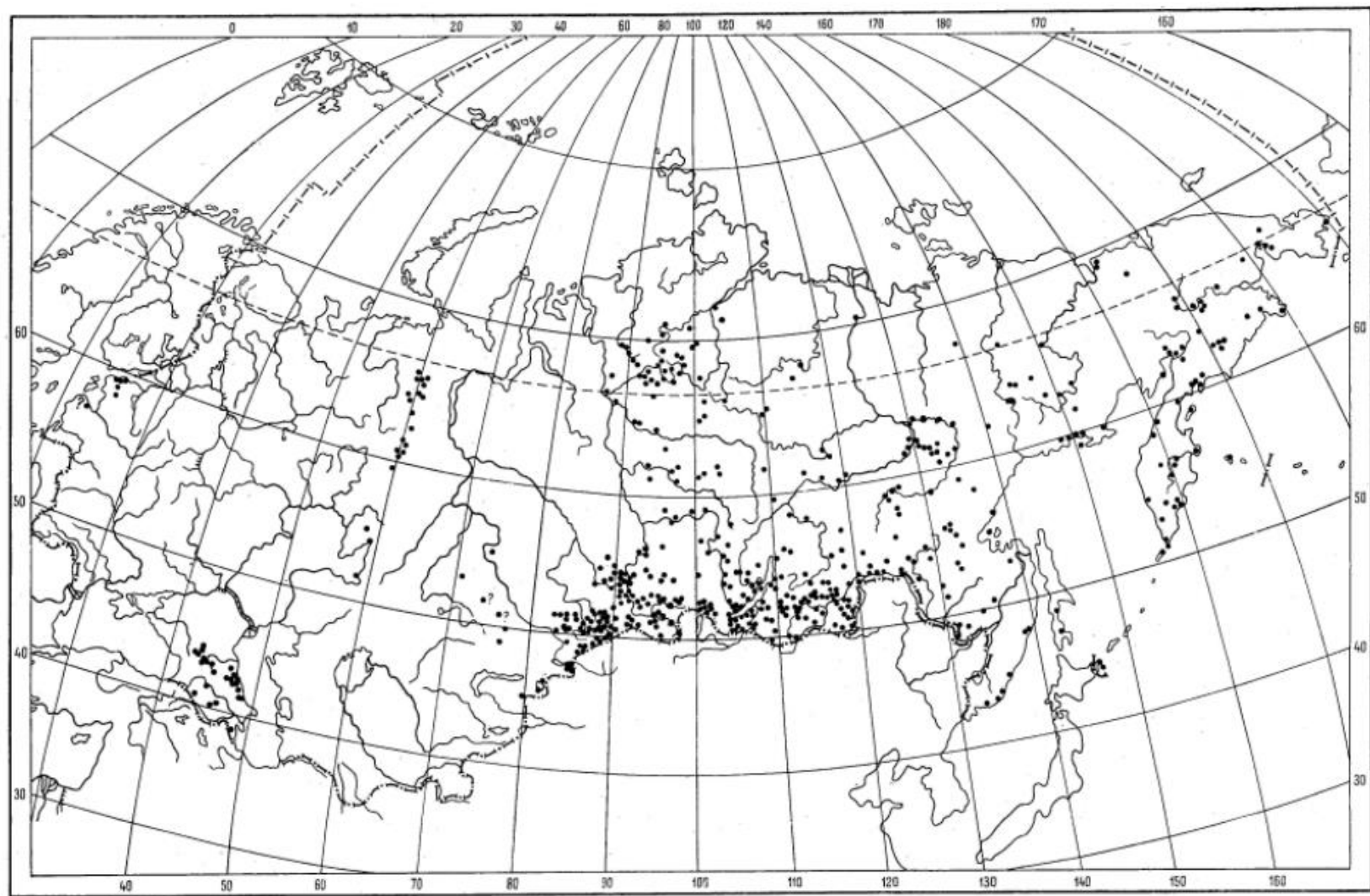


Рис. 1.1. Ареал *Pentaphylloides fruticosa* (Соколов и др., 1980).

россыпях, в горы проникает почти до предела распространения растительности. *P. fruticosa* часто является субэдификатором в кустарниковых тундрах и всюду предпочитает хорошо дренированные влажные почвы.

А.В. Куминова (1960) рассматривает этот вид как реликт плейстоценового времени. Жизненная форма и широкое распространение *P. fruticosa* указывают на то, что этот вид существовал уже в палеогене, когда Северная Америка, Евразия и Африка (в северной части) соединялись вместе (Голубев, 1965). В.Н. Годин в монографии (Годин, Комаревцева, 2015) выделяет три этапа эволюции *P. fruticosa*: поздне третичный, плейстоценовый и голоценовый.

При сравнении форм *P. fruticosa*, произрастающих в различных природно-климатических условиях, легко подмечаются значительные между ними отличия, однако большое количество этих форм и характер отличительных признаков, требующих экспериментальной проверки их константности, не позволяют пока различать в пределах данного типа более мелких единиц (Крылов, 1933; Юзепчук, 1941). Вид тяготеет к арктическим и горным областям, что объясняется во многом сходными климатическими условиями. Холодоустойчив, способен произрастать в условиях вечной мерзлоты грунта.

На Алтае и в Саянах отмечается во всех поясах, поднимаясь в горы до кромки вечного снега. Растет подлеском в лесах, образует заросли на лугах, болотах, в тундре и в то же время является характерным видом кустарниковых луговых степей (Куминова, 1960; Соколов и др., 1980), нередко заходит в нижние зоны альпийской области, где встречается на субальпийских и альпийских лугах, каменистых и щебнистых склонах и моренах (Крылов, 1933). Являясь преимущественно горным растением, наиболее широко распространен в верхней части лесного и в субальпийском поясах, но единичными экземплярами спускается до предгорий, а на северо-востоке Азии выходит на равнинные тундры. Верхний предел произрастания *P. fruticosa* отмечен на Становом нагорье – 2000 м, в Западном Саяне – 2200 м, в Туве – 2500 м, на Алтае – 3100 м над ур.м. (Соколов и др., 1980).

По экологии – мезофит или мезопсихрофит с мощно развитой корневой системой, холодоустойчив и способен произрастать в местах распространения вечной мерзлоты грунта. Периодические засухи, характерные для степного пояса, на развитие *P. fruticosa* не влияют, так как его корневая система располагается за пределами почвенных горизонтов, подвергающихся иссушению (Куминова, 1960). *P. fruticosa* – мезотрофный, газоустойчивый, светолюбивый, обладает слабой конкурентной способностью: на обнаженном субстрате прогрессивный, частично антропогенно-прогрессивный (вырубка леса, выпас скота и т.д.), позднее (при вытеснении более конкурентоспособными видами) регрессивный вид (Соколов и др., 1980; Встовская, 1986).

P. parvifolia произрастает, в основном, в Западной Сибири (Горный Алтай), в Средней Сибири (Красноярский край, Хакасия, Тыва), в районах Казахстана (Алтай, Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау) и Средней Азии (Тянь-Шанский и Памиро-Алайский районы) (рис. 1.2). Несколько обособлен фрагмент ареала в Восточной Сибири, включающий Южно-Байкальский район в Бурятии и Шилко-Аргуньский район в Забайкальском крае. За пределами бывшей территории СССР встречается в Монголии и Западном Китае (Юзепчук, 1941, Соколов и др., 1980; Курбатский, 1988).

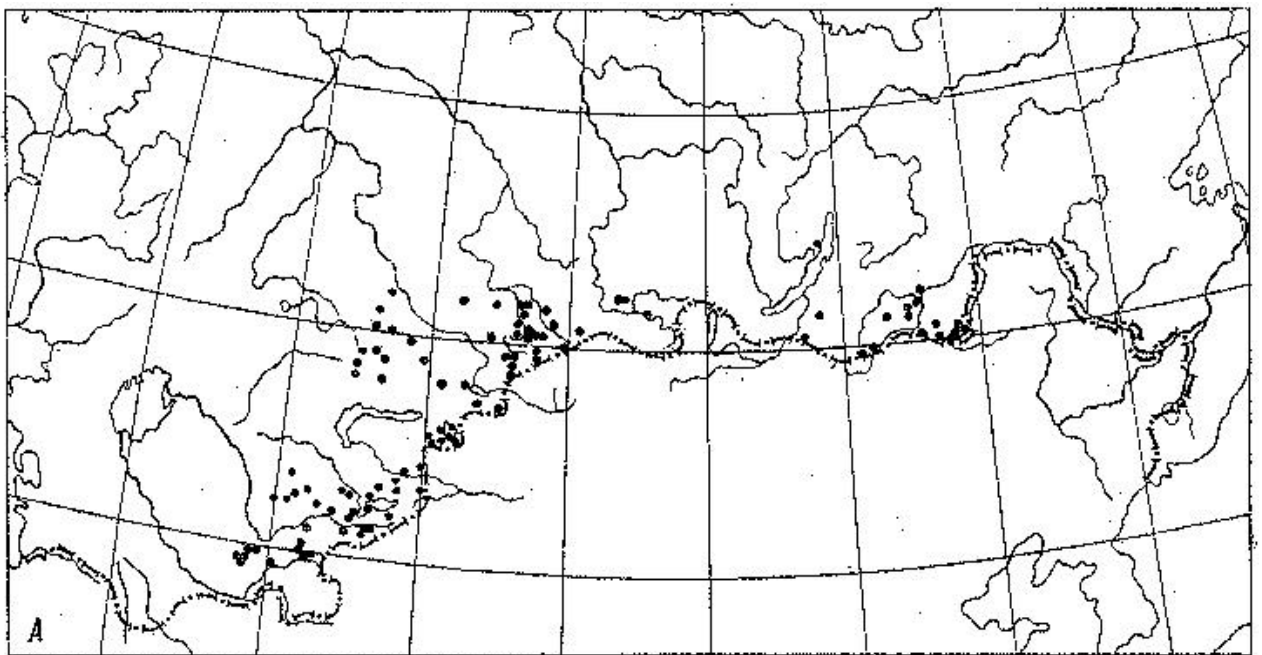


Рис. 1.2. Ареал *Pentaphylloides parvifolia* в Азиатской России (Соколов и др., 1980).

Растет одиночно, группами, нередко образует заросли или участвует в кустарниковых зарослях на каменистых склонах, в трещинах скал, на речных галечниках, крупнокаменистых россыпях, среди типчаково-полынной степи. В Казахстане и Забайкалье обычен в зоне степей, на Алтае – в горно-лесном и реже в степном поясе, в Памиро-Алае – в полосе арчевников. Встречается от равнин до верхнегорного пояса, на Памиро-Алае – на высоте 1600 – 3000 м над ур.м. (Соколов и др., 1980).

Благодаря обильно разрастающимся корневищам *P. parvifolia* переплетает почву на глубину до 30 см, способствуя зарастанию каменистых россыпей (Соколов и др., 1980).

По экологии *P. parvifolia* относится к ксерофитам (Соколов и др., 1980; Встовская, 1986) или психрофитам-петрофитам – растениям скальных местообитаний (Куминова, 1960). Светолюбивый, микротермный, микротрофный, петрофитный, ассектатор кустарниковых зарослей, устойчивый, местами прогрессивный вид (Соколов и др., 1980). *P. parvifolia* является довольно полиморфным видом (Юзепчук, 1941).

Ареал *P. davurica* состоит из двух небольших фрагментов (рис. 1.3).

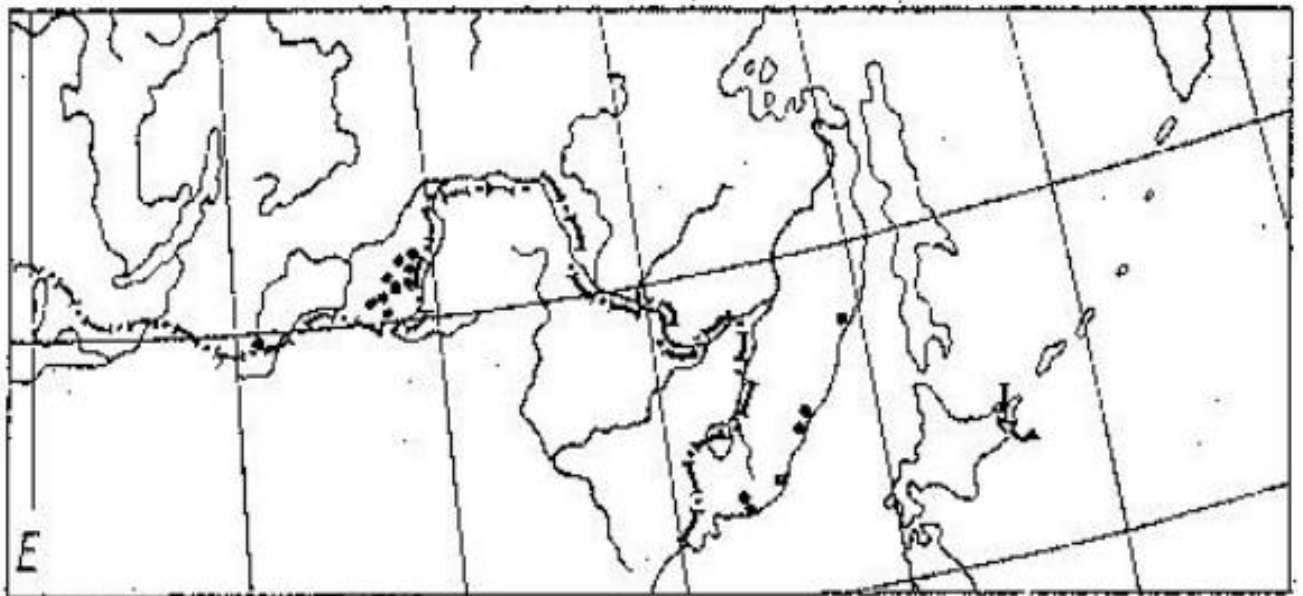


Рис. 1.3. Ареал *Pentaphylloides davurica* в Азиатской России (Соколов и др., 1980).

Произрастает в Забайкалье в Шилкинском районе Забайкальского края и на

Дальнем Востоке – в Приамурье и Приморье. За пределами России встречается в Китае и северной части п-ва Корея (Соколов и др., 1980; Курбатский, 1988). *P. davurica* растет на скалах, часто известняковых, каменных осыпях, в долинах рек, на сырых лугах. В Забайкалье поднимается выше 900 м над ур.м.

P. mandshurica произрастает на российском Дальнем Востоке в Приморском крае (гора Чандалаз, бассейны р. Ванчина и р. Сучана, в окрестности бухты Ольги). Распространен в Китае, на п-ве Корея и в Японии (Соколов и др., 1980; Коропачинский, Встовская, 2012) (рис.1.4).

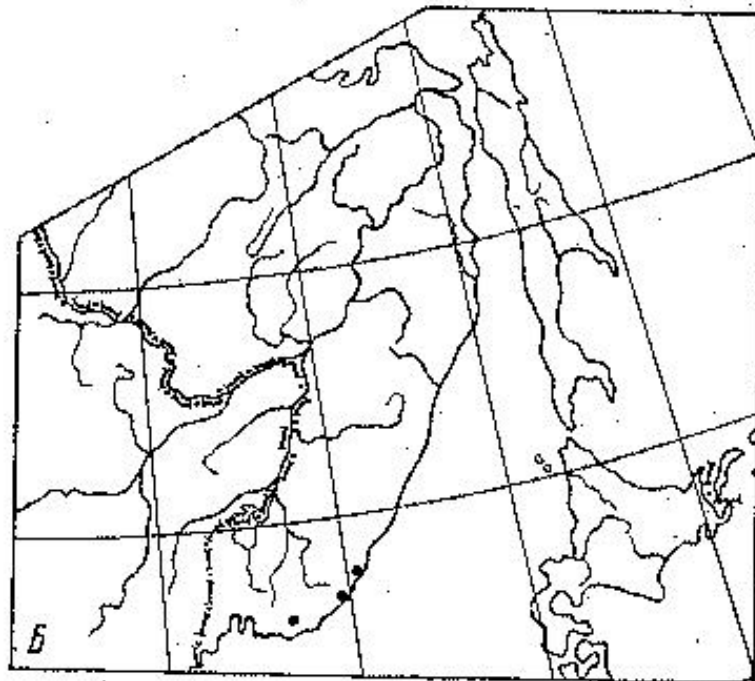


Рис. 1.4. Ареал *Pentaphylloides mandshurica* в Приморье (Соколов и др., 1980).

P. mandshurica относится к среднетеневыносливым, средnezасухоустойчивым кустарникам. Растет на скалах, преимущественно известковых, переносит бедные почвы. Ксеромезофитный (мезоксерофитный), светолюбивый, мезотрофный, микромезотермный, кальцефильный кустарник (Соколов и др., 1980; Встовская, 1986).

Pentaphylloides gorovoi (Pshennikova) Khramova et Andysheva произрастает в Ольгинском районе Приморского края на скалах Милоградовских водопадов (р. Милоградовка) (Пшенникова, 2006).

Из краткого описания следует, что виды пятилистника, произрастающие на территории азиатской части России, разнообразны по своей экологической природе и условиям обитания. Их можно встретить в различных растительных ассоциациях, где отмечают иногда их обилие, и довольно часто они занимают положение эдификаторов (Куминова, 1960; Соколов и др., 1980).

Среди представителей рода *Pentaphylloides* особенно выделяется *P. fruticosa*, наиболее широко распространенный в северном полушарии, обладающий высокой экологической пластичностью и морфологической поливариантностью.

1.3. Практическое использование *Pentaphylloides fruticosa*

Наибольшую известность получило погребение пазарыкской культуры в Горном Алтае в зоне покоя на плоскогорье Укок. В могильной яме этого кургана в 1993 году обнаружены конструкции в виде сруба, в котором, благодаря линзам мерзлоты кургана, сохранились уникальные материалы: высокохудожественные изделия из дерева, войлока, кожи, тканей. Кроме того, в слое вечной мерзлоты кургана сохранилась мумия женщины с татуировками, жившей 2500 лет назад и ставшей сенсацией века, которую мировая печать назвала «Принцессой Алтая» или «Леди Укок», алтайцы ее называют «Оочы-Бала» по имени героини героического эпоса. В этом захоронении обнаружено значительное количество стеблей пятилистника кустарникового с сохранившимися листьями, который использовался древним человеком в качестве подстилки при погребении лошадей (Алтай..., 1999; Седельников, Храмова, 2000).

В высокогорном районе Восточного Казахстана, входящем в Алтайскую горную систему, в окрестности пос. Берель в могильной яме кургана № 11 на перекрытии сруба также обнаружены ветки курильского чая. Погребение относится к III тысячелетию до нашей эры. Образцы курильского чая, обнаруженные археологами в древних захоронениях, уникальны по своей неповторимости и сохранности.

По всей вероятности, декоративность или другие полезные свойства *P. fruticosa* имели особое значение для населения таких климатически суровых мест, как высокогорные территории Алтая, Тывы, Монголии. Таким образом, результаты археологических исследований показывают, что в древних захоронениях Горного Алтая часто находится *P. fruticosa*.

В тех местах, где эти растения встречаются в природе – на Алтае, в Иркутской и Читинской областях, Бурятии, на юге Якутии, в Приамурье, Приморье, на Камчатке, сушеные листья и цветки издавна применяли для получения напитка – заменителя чая. Практически во всех частях своего ареала эти растения в том или ином качестве использовались местным населением. На Дальнем Востоке листья и цветки в чистом виде или в смеси с малиной, иван-чаем и другими видами растений использовались в качестве чая, откуда и пошло название – «курильский чай» (Телятьев, 1987).

1.3.1. Целебные свойства и химический состав *Pentaphylloides fruticosa*

Как лекарственное растение *P. fruticosa* известен давно. В многовековой практике тибетской медицины это растение под названием «спэн-ма», «спэн-наг», «спэн-дкар» применялось при заболеваниях молочной железы с жаром, для укрепления зубов. Отвар ветвей использовался как мочегонное средство, зола растений считалась полезной при лихорадке (Базарон, Асеева, 1984). Корни растений употребляли при желудочно-кишечных заболеваниях, туберкулезе легких (Варлаков, 1963). В монгольской народной медицине настой листьев и цветков *P. fruticosa* применялся при кровавом поносе, как кровоостанавливающее и улучшающее аппетит средство, при болезнях крови, а также в качестве гемостатического средства, при нервно-психических заболеваниях (Хайдав, Меньшикова, 1978). В Бурятии отвар его ветвей и цветков использовали как легкое желчегонное и потогонное средство, а в Забайкалье отвар применялся при диарее (Сергиевская, 1940).

Особенно популярен *P. fruticosa* у народов Дальнего Востока, Сибири, на Алтае. Настои и отвары этого растения известны как кровоостанавливающее, противовоспалительное, успокаивающее, обезболивающее средство. Их использовали при желудочно-кишечных и женских заболеваниях, наружно при лечении нарывов, ран, а также в виде полосканий при ангине и стоматите (Телятьев, 1987; Фруентов, 1987), рекомендовали при туберкулезе легких (Шретер, 1975).

Некоторые из этих свойств *P. fruticosa* подтверждены экспериментальными данными современной медицины. Доказаны антибактериальные свойства растения (Гаммерман и др., 1967). Установлено, что водный отвар *P. fruticosa* обладает бактерицидным действием на возбудителей кишечных инфекций, в частности, на холерные вибрионы (Коровкина и др., 1971).

Выявлена высокая тромбопластическая активность и Р-витаминное действие суммы флавоноидов из надземной части растения (Триль, 1983). В результате изучения антимикробной активности установлен выраженный ингибирующий эффект на грамположительные бактерии и мицелиальные грибы (Вичканова и др., 1986). В Томском медицинском институте изучены противовоспалительные свойства *P. fruticosa*, способность сухих экстрактов оказывать гепатопротекторное и радиопротекторное действие (Матвеев и др., 1990; Костеша и др., 1990). Кроме того, отвар этого растения является хорошим средством для устранения дисбактериоза, в том числе стафилококковой этиологии, и нормализации обмена веществ, а также мочегонным, седативным при стрессовых ситуациях (Минаева, 1991).

Отмечено, что водные извлечения *P. fruticosa* оказывают антитоксическое действие при пищевых отравлениях, в том числе при тяжелых формах, и некоторый желчегонный эффект (Телятьев, 1987), гепатопротекторное действие при хронических токсических гепатитах (Kolpakov et al., 2001). Установлено, что водные экстракты *P. fruticosa* предотвращают кариес зубов и тормозят образование зубных бляшек, поскольку проявляют выраженный антимикробный эффект в отношении кариесогенных штаммов *Streptococcus spp.* (Tomczyk et al.,

2010). Экстракты и настойки *P. fruticosa* способствуют усилению иммунного ответа и повышению резистентности организма к инфекциям, а также обладают бактерицидным и желчегонным действием, вызывают увеличение билирубина и снижение холестерина в крови (Горячкина, 1994). Имеются сведения, что экстракт растения оказывает десенсибилизирующее действие при различных формах аллергии у животных благодаря значительному (9.94%) содержанию флавоноидов (Николаева и др., 2001). Установлена активность полифенольного комплекса из *P. fruticosa* в отношении энтеровирусов ЕСНО II (химиотерапевтический индекс (ХТИ) = 2) и Коксаки В (ХТИ = 4) (Евстропов и др., 2002; Volkhonskaya et al., 1998).

Сухой экстракт *P. fruticosa* (ЭПК) обладает иммуномодулирующими свойствами на фоне иммунодефицита, вызванного применением некоторых лекарственных препаратов, что позволяет рекомендовать его для использования в комплексной терапии с целью повышения иммунного статуса (Сапин и др., 2001; Гончикова и др., 2001; Хобракова и др., 2008). Установлена противовирусная и иммуностимулирующая активность ЭПК (Патент 2072865 РФ, 1997). Сухой экстракт данного растения при его курсовом применении оказывает также антидиабетическое действие, которое характеризуется снижением уровня глюкозы и липидов в крови, протекторным действием в отношении поджелудочной железы и функциональной деятельности печени и почек (Арьяева и др., 1999), эффективен при энтероколите, при острой язве желудка (Баханова, Лоншакова, 2006; Тарнуев и др., 2008).

Доклиническое исследование показало, что сухой ЭПК не токсичен, не влияет на выраженность аллергических реакций и иммунотоксических свойств, но проявляет тератогенную активность (Николаев и др., 2005). Установлена эффективность использования *P. fruticosa* в качестве природного адаптогена для профилактики дизадаптационных состояний (Хышиктуев и др., 2008).

Способ лечения болезней, существующий в традиционных медицинских системах Востока, предполагает использование многокомпонентных лекарственных средств. Гармоничное сочетание и взаимодействие биологически

активных веществ усиливает терапевтический эффект. Так, *P. fruticosa* используют в растительных сборах для лечения и профилактики алкогольного гепатита с сопутствующим колитом (Лубсандоржиева, Дашинамжилов, 2009), сахарного диабета (Чекина и др., 2010), ишемической болезни (Mironova et al., 2008), иммунной системы — полиэкстракт «Иммунополифит» (Нагаслаева и др., 2009), для повышения свертывания крови — препарат «Профем» (Корнопольцева и др., 2009).

P. fruticosa разрешен к применению в пищевой промышленности. Используется как чай, нативный и ферментированный, под названием «Сибирский чай». Разработаны способы получения заменителя традиционного чая из растительного сырья пятилистника кустарникового (Патент 2053678 РФ, 1996; Патент 2061383 РФ, 1996). Экстракт *P. fruticosa* входит в состав безалкогольного многокомпонентного бальзама «Радиопротекторный», который рекомендуется для профилактики негативного воздействия окружающей среды, в том числе ионизирующего излучения (Высочина и др., 2003).

Широкий спектр фармакологического действия *P. fruticosa* и успешное применение его в народной медицине и пищевой промышленности обусловлены разнообразием природных биологически активных соединений и минеральных веществ, содержащихся в этом растении. Первые сведения по содержанию дубильных веществ в листьях (9.35 %) приведены Е.В. Вильфом (1925). Позднее в сухих листьях и стеблях этого растения были обнаружены аскорбиновая кислота (Ворошилов, 1941; Щербачев, 1946; Панкова, 1949), дубильные и ароматические вещества (Щербачев, 1946), каротин (Егоров, 1951). В дальнейшем из листьев были выделены тритерпеноиды и урсоловая кислота (Le Men, Pourrat, 1955).

Используя метод бумажной хроматографии, в листьях *P. fruticosa*, идентифицированы кверцетин, цианидин, кемпферол, фенолкарбоновые кислоты — кофейная, *p*-кумаровая, синаповая, феруловая и эллаговая (Bate-Smith, 1961). По данным А.С. Борозенец и Т.А. Андриановой (1962), облиственные побеги *P. fruticosa* содержат дубильные вещества, хиноны и флавоноиды (0.7 %).

Более подробно дубильные вещества *P. fruticosa* изучены П.Д. Соколовым (1961): в листьях, коре и древесине обнаружено их высокое содержание, а в цветках – низкое. Дубильные вещества представлены галлотанидами и катехинтанидами. При дальнейшем изучении в листьях обнаружен (+)-катехин (Запрометов, Бухлаева, 1968).

В.В. Телятьевым и Т.В. Тюниной (1971) проведено изучение химического состава надземных органов этого растения в период цветения. В результате качественного и количественного анализа определены флавоноиды (1.6%), алкалоиды (0.4%), сапонины, эфирные масла, аскорбиновая кислота (0.3%), кумарины, антраценпроизводные, витамин К, дубильные вещества (20.7%). Наряду с водорастворимыми дубильными веществами обнаружены нерастворимые; в результате разделения суммы танидов на фракции количество нерастворимых дубильных веществ составило 5.1%.

В Иркутском медицинском институте Г.М. Федосеевой (1979) из надземной части растения *P. fruticosa* методом колоночной хроматографии на полиамиде выделены два вещества флавоноидной природы: кверцетин и кверцитрин; методом бумажной хроматографии идентифицированы катехины и фенолкарбоновые кислоты: (-)-эпикатехингаллат, ($\pm$)-катехин, (-)-эпикатехин, (-)-эпигаллокатехин, (-)-эпигаллокатехингаллат, кофейная, *p*-кумаровая, синаповая, феруловая, эллаговая кислоты.

Данные по химическому составу *P. fruticosa* обобщены в монографии А.И. Шретера (1975) и сводках «Растительные ресурсы СССР» (1987), «Растительные ресурсы России» (2009).

За последние 25 лет появились новые сведения по качественному составу и содержанию химических веществ *P. fruticosa*. Из надземной части (цветы и молодые побеги) выделены и идентифицированы пять соединений: два флавоноловых гликозида – 3-О- α -L-арабинопиранозид кверцетина и 3-О- β -D-галактопиранозид кверцетина (гиперозид); два ацилированных флавоноидных гликозида – тернифлорин и трибулозид; флаван-3-ол – (-)-катехин (Ганенко и др., 1988). Были обнаружены три соединения тритерпенового типа: эпи-урсоловая

кислота, 2'-гидроксиурсоловая кислота и торментовая кислота (Ганенко, Семенов, 1989). В 1991 г. методом хромато-масс-спектро스코пии идентифицированы флавоноиды и свободные стеринны, а именно: 7,3',4'-триметил-О-кверцетин, 6"-галлат-3-β-D-галактопиранозид кверцетина, β-ситостерин, стигмастерин, кампестерин (Ганенко и др., 1991).

В ЦСБС СО РАН и НИОХ им. Н.Н. Ворожцова СО РАН (г. Новосибирск) из наземной части этого растения выделены и идентифицированы по результатам хроматографического анализа, данным спектроскопии УФ и ЯМР ^1H и ^{13}C два флавонолгликозида – кемпферол-3-О-β-D-глюкопиранозид (астрагалин) и кверцетин-3-О-β-D-глюкопиранозид (изокверцитрин) (Шкель и др., 1997).

В Институте общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ) исследован полифенольный состав побегов *P. fruticosa*. Методом ВЭЖХ выделены и идентифицированы на основании сопоставления времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временами удерживания пиков стандартных образцов, 12 соединений: 5 фенолкарбоновых кислот – коричная, хлорогеновая, кофейная, цикориевая и феруловая, 7 флавоноидов – лютеолин-7-гликозид, апигенин, гиперозид, рутин, робинин, дигидрокверцетин, кверцетин (Николаева, 2007).

Литовскими и нидерландскими учеными в 2004 г. из цветков *Potentilla fruticosa*, выращенной на экспериментальном участке Каунасского ботанического сада Университета Витаутаса Великого, выделены и идентифицированы 12 соединений, а именно, эллаговая кислота, катехин, кверцетин-3-β-глюкопиранозид (изокверцитрин), кверцетин-3-β-галактопиранозид (гиперозид), кверцетин-3-β-рутинозид (рутин), кверцетин-3-α-арабинофуранозид, кверцетин-3-β-глюкуронопиранозид, кемпферол-3-β-рутинозид, кемпферол-3-О-β-(6"-О-(Е)-р-кумарил)глюкопиранозид, рамнетин-3-β-глюкопиранозид, рамнетин-3-α-арабинофуранозид и рамнетин-3-β-галактопиранозид, из них 6 последних веществ – впервые (Miliauskas et al., 2004). Структура всех выделенных веществ установлена на основании результатов ЯМР ^1H спектроскопии, масс- и УФ-спектроскопии. Места присоединения углеводных остатков у всех выделенных

флавонолгликозидов определены с помощью гетероядерной корреляционной спектроскопии через несколько связей (HMBC). Для установления структуры углеводных фрагментов использованы современные методы одно- и двумерной ядерной спектроскопии (TOCSY, COSY) и ESI- MS данные.

Выявлен ряд алифатических кислот (каприновая, лауриновая, миристиновая, миристолеиновая, пентадекановая, пентадеценная, пальмитолеиновая, маргаритовая, олеиновая, стеариновая, линолевая, линоленовая, нонадекановая, арахидовая, гентадиановая, бегеновая, трикозановая, тетракозановая, пентакозановая, гексакозановая, гептакозановая, октакозановая, нонакозановая, триаконтановая, гентриаконтановая, дотриаконтановая, тетратриаконтановая) и тритерпеновых компонентов (циклоартенол, α - и β -амирины, α - и β -амиреноны, урсоловый и олеаноловый альдегиды, бетулин, эритродиол, уваол, десмостерин, холестерин, стигмат-7-ен-3- β -ол, стигма-7,16-диен-3-ол, стигма-4-ен-3-он, стигмастанол), вносящих вклад в биоактивность этанольных и водно-этанольных экстрактов (Кукина, Сальникова, 2013).

Используя метод атомно-абсорбционной спектрофотометрии, определено содержание 8 химических элементов (K, Na, Ca, Mg, Fe, Cu, Mn, Zn) в листьях, цветках и стеблях растений пятилистника кустарникового различных экотипов и их репродукций, выращенных в ЦСБС СО РАН (Волхонская и др., 2000).

Имеются данные по содержанию семи элементов (Mn, Cu, Zn, Pb, Cd, Sb, As) у *P. fruticosa*, произрастающего в Центральном Алтае (Мальгин и др., 1995), о следовых количествах молибдена в растениях из Центральной Якутии (Андрианова и др., 1976), о наличии двух форм мышьяка – As (III) и As (V) в растениях из Канады (Koch et al., 2000). Исследовано содержание микроэлементов - биофилов (Mn, Zn, Cu), тяжелых металлов (Pb, Cd, Sb, Be, Hg, Cr, Ni) и As в растениях *P. fruticosa* из Северного и Юго-Восточного Алтая (Ельчиногова и др., 2008, Рождественская и др., 2008).

С помощью метода рентгенофлуоресцентного анализа с синхротронным излучением (РФА СИ) определен многоэлементный анализ *P. fruticosa*, произрастающего в Горном Алтае и выращенного в культуре в Новосибирске, на

Южном Урале и Республике Адыгея (Храмова и др., 2000, 2002; Стальная, Храмова, 2002; Khramova et al., 2003a, 2003b; Chankina et al., 2007). Установлены среднегеометрические значения содержания химических элементов (K, Ca, Mn, Fe, Ni, Cu, Br, Rb, Zn и Sr) надземных органов *P. fruticosa* из разных мест произрастания и показано, что элементный комплекс свойственен виду и может применяться при сравнительном анализе с другими растениями (Павлов и др., 2008).

Химический состав остальных представителей рода менее изучен. Имеются данные о наличии в растениях *P. parvifolia* (*Potentilla parvifolia*) кверцетина и кемпферола (Чайка и др., 1973). В побегах *P. parvifolia* обнаружены оксикоричные кислоты (коричная, кофейная, цикориевая), гесперидин, дигидрокумарин, апигенин, гиперозид, рутин, витексин, дигидрокверцетин (Николаева, 2007). В надземных органах *P. parvifolia* установлены изокверцитрин, авикулярин, астрагалин, эллаговая кислота и ее гликозид (Храмова, 2013). Определены элементы Ca, Fe, Mn, Zn, Cu и Mg методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии у *P. parvifolia* (Chen et al., 2010).

С помощью метода РФА СИ получены достоверные данные о содержании в листьях и стеблях *P. fruticosa*, *P. parvifolia*, *P. mandshurica*, *P. davurica* и *P. gorovoi* 20 элементов – Ca, K, Ti, V, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Se, Br, Sr, Y, Zr, Nb, Mo и Pb (Храмова и др., 2013; 2015).

1.3.2. Декоративные свойства *Pentaphylloides fruticosa*

P. fruticosa привлекает к себе внимание исследователей не только целебными свойствами, но и декоративностью. В Центральной Европе (Австрия, Германия, Польша и Франция) растение издавна используется в зеленом строительстве (Горчаковский, 1960). Как декоративный кустарник он украшает многие населенные пункты России – Томск, Омск, Новосибирск, Москва, Кингисепп, Горно-Алтайск и др. (Морякина, 1965; Встовская, 1986; Пивкин, Чиндяева, 2002; Древесные растения..., 2008). Имеется в коллекционных насаждениях ботанических садов, испытан в Главном ботаническом саду АН

России (Александрова, 2008). Интродукционные исследования ведутся в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск), Алтайском филиале ЦСБС СО РАН (Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак), Майкопском государственном технологическом институте (Республика Адыгея, г. Майкоп), Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Благовещенск) и др.

Летом растение покрывается многочисленными довольно крупными цветками, часто желтого цвета, но различных оттенков. При хорошем уходе и освещении растения цветут обильно и продолжительно. Стригут кусты один раз в три года. В сентябре неодревесневшие побеги укорачивают в среднем на треть, в апреле – приблизительно на 10–20 см, поскольку весной это вызывает активный рост и ветвление. Зимует под снегом без укрытия (Александрова, 2008).

В культуре известен с 1700 г., к настоящему времени создано более 130 сортов. У большинства декоративных сортов листья зеленые, цветки же сохранили желтый, как у диких предков, цвет, но с большим разнообразием оттенков. Существуют формы с белыми, розовыми, оранжево-красными цветками. В Канаде выведены сорта *P. fruticosa* с новыми декоративными качествами – махровыми цветками (Innes et al., 1989; Davidson, Lenz, 1989). Одни из сортов пятилистника могут расти в форме довольно высокорослых (до 1.5 м) кустов, сформированных прямостоячими или наклонными, сильно разветвленными стеблями, другие – в виде низкорослых ковровых кустарничков высотой 30–50 см с почти стелющимися разветвленными стеблями, наиболее эффектно воспринимающимися в каменистых садах, на альпийских горках и в бордюрах.

В умеренном климате из низкорослых растений устойчивы сорта *P. fruticosa* с желто-оранжевой гаммой цветков и с серебристо-серой окраской листвы: «Beesii», «Dart's Golddigger», «Longacre», «Goldteppich», Goldfinger», «Coronaitin Triumph», «Donard Gold», «Dakota Sunrise», «Goldstar», «Jolina», «Reisenberg»; с белыми цветками – «Abbotswood», «Beanii», «Farrer's White», «Rhodocalyx». Из высокорослых (выше 1 м) сортов *P. fruticosa* зимостойки «Elizabethi» «Kathrine

Dykes» с желтыми цветками (Энциклопедия декоративных... <http://flower.onego.ru/kustar/pentap.html>. Обращение 15.12.2014г.).

Большинство декоративных пятилистников имеют желтые цветки различных оттенков – от светло-желтых у сортов «Kobold», «Klondike», «Jackman» до желтых у «Goldstar» и темно-желтых у «Farreri». Но есть и другие цвета: розовые цветки – у сортов «Pretty Polly» и «Princess», темно-красные – у сорта «Red Robin», оранжево-красное опушение – у «Red Ace». Сорт «Abbotswood» отличается белыми цветками и красивыми светло-зелеными листьями, «Longacre» привлекает внимание необычными голубовато-зелеными листьями. У невысокого сорта «Tangerine», растущего на солнце, края лепестков оранжевые, в центре – желто-золотистые, в тени – медно-оранжевые (Энциклопедия декоративных... <http://flower.onego.ru/kustar/pentap.html>. Обращение 15.12.2014г.).

Селекционеры декоративных сортов создали большое разнообразие по размерам цветков. Если у сорта «Abbotswood» их диаметр около 2.5 см, у «Pretty Polly» и «Princess» – 3.5 см, то у гибридов «Sommerflor», «Elizabeth» и «Goldteppich» он достигает 4 см, а самые крупные (до 5 см) у сорта «Goldfinger». Культурные сорта сравнительно неприхотливы и уход за ними несложен. Плотная крона, обильное и длительное цветение и компактность делают *P. fruticosa* великолепным растением для создания невысокой живой изгороди и композиций с многолетними культурами. Невысокие сорта *P. fruticosa* подходят для альпинариев, полуметровые хороши и как солитеры (Лапчатка... <http://www.uzhniy.ru/sale/articles/Potentilla/> Обращение 15.12.2014г.).

Декоративные сорта *P. fruticosa* сравнительно нетребовательны к плодородию и кислотности почв, но слишком тяжелая глинистая земля для нее неблагоприятна. Растение любит солнце – его лучше выращивать на хорошо освещенных местах (Лапчатка... <http://www.uzhniy.ru/sale/articles/Potentilla/> Обращение 15.12.2014г.).

Болезнями и вредителями поражается редко, иногда – ржавчиной; внекорневая обработка марганцовкой или борной кислотой делает растение устойчивым к грибным заболеваниям (Александрова, 2008).

В садах эти красивоцветущие кустарники можно высаживать одиночно или для подбивки групп из более высоких растений. Многие сорта *P. fruticosa* хорошо воспринимаются среди камней в скальных садах и небольших композициях с многолетниками, с невысокими темнохвойными тисами, можжевельниками, формами туи западной. Также они пригодны для декорирования склонов. Высокий декоративный эффект сорта *P. fruticosa* создают при размещении группы на фоне газона, а также в линейных посадках, живых изгородях и бордюрах (Александрова, 2008).

1.4. Природные условия естественных местообитаний и районов интродукции растений рода *Pentaphylloides*

Для исследования в природных местообитаниях отбирали популяции из различных экологических условий, проявляющихся при широтном и долготном расселении вида и особенно при продвижении вида в горы. Образцы растительного материала взяты из природных популяций Горного Алтая, Восточной Сибири, Дальнего Востока, а также на интродукционных участках – в Новосибирске, Республике Алтай (п. Камлак) и Челябинской обл.

Алтай является одной из самых высоких горных областей орогенного пояса Южной Сибири и представляет собой гигантский свод. Наиболее приподнятую часть его составляют хребты широтного направления – Катунский, Северо- и Южно-Чуйский, Шапшальский, Курайский и ряд других, высотой более 3000 м. Эти горы полукольцом огибают центральное поднятие рельефа, образуя дугу. Вторую, более низкую ступень свода составляют хребты в основном субмеридиального направления – Теректинский, Сумультинский, Иолго и другие, высота которых более 2000 м. Самую низкую ступень составляют хребты Семинский, Ануйский, Бащелакский и др. со средней высотой около 1200 м. Высотные уровни рельефа – высокогорный, среднегорный и низкогорный – играют существенную роль при дифференциации ландшафтов (Сухова, Русанов, 2004).

Положение Алтая в центре Азиатского континента, удаленность от берегов Атлантики, являющейся основным поставщиком влаги, открытый доступ сухим северным ветрам с Ледовитого океана и непосредственная близость сухих безводных пространств Северной Монголии и Казахстана определяют общие черты климата этого большого географического района как резко континентального (Куминова, 1960).

Климаты Алтая формируются в результате тесного взаимодействия и взаимовлияния солнечной радиации, общей циркуляции атмосферы, рельефа и других свойств подстилающей поверхности.

Горный рельеф обуславливает понижение температуры с высотой, что лежит в основе высотной поясности. Средняя годовая температура на Алтае изменяется от $+3^{\circ}\text{C}$ в наиболее теплых районах до минус 6°C на высокогорных водоразделах. Большие различия отмечены и в континентальности климата. Годовая амплитуда средних месячных температур изменяется от 23 до 45°C (Модина, 1997).

Резко различаются климатические характеристики отдельных районов Горного Алтая. А.В. Куминова (1960) выделяет в пределах Республики Алтай 3 климатических района: Северный, Центральный и Юго-Восточный.

Вместе с тем внутри указанных районов благодаря влиянию абсолютных высот, ориентированности хребтов по отношению к направлению воздушных течений, экспозиций и крутизны склонов, степени замкнутости котловин и речных долин, создаются многообразные локальные климатические режимы в пределах высотных поясов. Так, для гор характерно снижение температуры воздуха в летнее время в среднем на 1°C с поднятием на каждые 100 м высоты (Сапожникова, 1950).

Северный Алтай занимает северный макросклон Алтая с широким распространением низкогорного рельефа, с наиболее теплым и влажным климатом. По гидротермическому режиму Северный Алтай относится к самым теплым и влажным в республике. Среднегодовая температура в низкогорье составляет от $+1$ до $+3^{\circ}\text{C}$, среднемесячная температура января – -14 – $(-19)^{\circ}\text{C}$,

июля – +16 – (+18) °С. Средняя продолжительность безморозного периода 91 - 120 дней, а вегетационного (выше +10°C) – 95-110 дней. Почвы не промерзают вообще, либо в сильные морозы промерзают на глубину до 20 см. Среднегодовое количество осадков 700-850 мм, из которых 76% выпадает летом (табл. 1.1, рис. 1.5).

Центральный Алтай представляет собой сочетание межгорных обширных остепненных котловин и горных хребтов. Его климат характеризуется большими различиями гидротермических условий и ресурсов. В среднегорной части данного климатического района продолжительность вегетационного периода сокращается на 20 дней, а в высокогорном поясе на 30 дней. Средняя температура июля снижается соответственно на 2 и 4 градуса, а количество осадков увеличивается до 1200 мм и 1700 мм. Для этого района характерен более низкий температурный режим. В низкогорном поясе среднемесячная температура января составляет минус 22°C, июля +16°C. В среднегорном поясе соответственно минус 19°C и +14°C, а в высокогорном – минус 17°C и +6°C. Безморозный период колеблется от 87 дней в низкогорье до 62 дней в среднегорье. Среднегодовое количество осадков в низкогорном поясе составляет 345 мм, в среднегорном – 461 мм, а в высокогорном – 509 мм. Вегетационный период в зависимости от пояса составляет от 110 до 60 дней. В центральной климатической зоне отчетливо выражена климатическая контрастность северных и южных склонов.

Склоны южной экспозиции отличаются недостатком влаги из-за раннего весеннего прогревания почвы, высоких летних дневных температур, а также быстрого стекания поступающих атмосферных осадков. Снежный покров здесь не превышает 20- 30 см, а почвы промерзают на глубину более 1 м.

Юго-Восточный Алтай выделяется наличием высокогорных котловин, плато, плоскогорий, хребтов, наличием препятствий для проникновения влажных потоков воздуха с запада, близостью к центру Азиатского антициклона. Климат этого района характеризуется наиболее резко выраженной континентальностью, крайне суровой зимой, очень слабой увлажненностью и высокой инсоляцией (Модина, 1997). Юго-восточный климатический район включает территорию Кош-Агачского и большую часть Улаганского административных районов.

Таблица 1.1.

Основные показатели климата районов исследования

(Климат Новосибирска, 1979; Модина, 1997; Справочник по климату СССР., 1966; Научно-прикладной справочник., 1988, 1989, 1990а, 1990б, 1992, Сухова, Русанова, 2004; Метеостатистика. URL: <http://altai-meteo.ru/> Республика Алтай. Обращение 14.11.2010 г.; Климат городов России, http://www.atlas-yakutia.ru/weather/climate_russia-III.html. Обращено 15.12.2014)

Метеостанция	Н, м над ур.м	Т воздуха, Т С			Абс. макси- мум Т возд., °С	Абс. мини- мум Т возд., °С	Дата послед. /первого заморозка в воздухе весной и осенью	Σг, мм		Σt>10°С	K _y	Средняя продолжи- тельность безмороз- ного периода, дни	S', кВт/м ²	Продол- житель- ность солнечно- го сияния за год, час.
		I	VII	год				IV-X	год					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Горный Алтай														
Северный Алтай														
Чемал	418	-12.6	18.0	3.0	39	-42	30.05/11.09	473	490	2010	0.9	119	5.58	1867
Солонешное	409	-18.3	17.9	-	37	-50	11.06/25.08	519	624	1810	1.1	91	5.78	-
Центральный Алтай														
Усть-Кан	1037	-19	14	-1,5	33	-52	19.06/09.08	326	343	1210	0.9	62	6.03	-
Усть-Кокса	977	-23.3	15,4	-1.9	34	-56	11.06/20.08	344	418	1500	0.9	95	6.03	-
Онгудай	831	-22.1	16,2	-1.1	36	-54	06.06/26.08	326	345	1580	0.8	87	5.96	-
Юго-Восточный Алтай														
Кош-Агач	1759	-32.1	13,8	-6.7	31	-62	04.06/22.08	101	110	1110	0.3	68	7.66	2810
Усть-Улаган	1231	-25.5	13,6	-4.2	34	-58	28.06/16.08	272	292	1140	0.8	52	5.96	-
Новосибирская обл.														
Огурцово	131	-19	19	0.2	40	-51	17.06/30.08	330	425	1920	0.6	120	5.02	1972

Примечание: Н – высота расположения метеостанции, м над ур. м.; Σг – сумма осадков, мм; Σt >10°С – сумма Т>10град.; S' – среднемесячная инсоляция на горизонтальную поверхность в июне (кВт/м²/день); K_y – коэффициент увлажнения Высоцкого-Иванова (K_y = R_{IV-X}/E), где E рассчитан (E = 1384 - 161,6×Т_{июля} + 6,245×Т_{июля}²) по Э.Г. Коломьцу (2010); прочерк – нет данных.

Продолжение табл. 1.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Иркутская обл.														
Иркутск, obs.	440	-20.6	17.6	0.9	37.2	-49.7	05.06/30.08	390	480	1650	0.8	95	5.74	2143
Забайкальский край														
Чита	671	-26.2	17.8	-2.9	38	-47	06.06/04.09	330	349	1946	0.6	89	6.56	2449
Тунгокочен	810	-31	15.8	-6.4	35	-54	21.06/18.08	381	354	1415	0.9	57		
Шилка	477	-30.8	19.7	-3.6	40	-54	31.05/08.09	312	289	2125	0.5	99		
Амурская обл.														
Благовещенск	130	-24.1	21.4	1.1	41	-45	08.05/30.09	521	563	2213	0.7	144	6.28	2266
Тында	528	32.3	17.6	-6.2	36	-50	02.06/03.09	402	439	1575	0.8	92		1724
Буряя	133	-26.1	20.9	-0.8	36	-50	15.05/23.09	581	635	2370	0.8	130		2487
Магаданская обл.														
Омсукчан	526	-33.4	13.2	-11.1	33	-56	12.06/01.08	217	297	854	0.6	49	4.59	1985
Приморский край														
Владивосток	187	-13.8	18.5	5.00	35	-30	16.04/28.10	641	770	2321	1.2	192	4.15	2101
Партизанск	221	-13.4	19.4	4.5	38	-30	01.05/8.10	666	794	2513	1.1	159		
Терней	51	-11.9	15.9	3.6	37	-28	09.05/07.10	664	788	1949	1.7	150	3.95	2235
Маргаритово	25	-12.7	17.6	3.9	40	-36	17.05/01.10	677	824	2375	1.7	136		
Хакасия														
Неожиданный	527	-19.6	16.4	-1.4	36	-50	09.06/06.09	640	904		1.5	88		2016

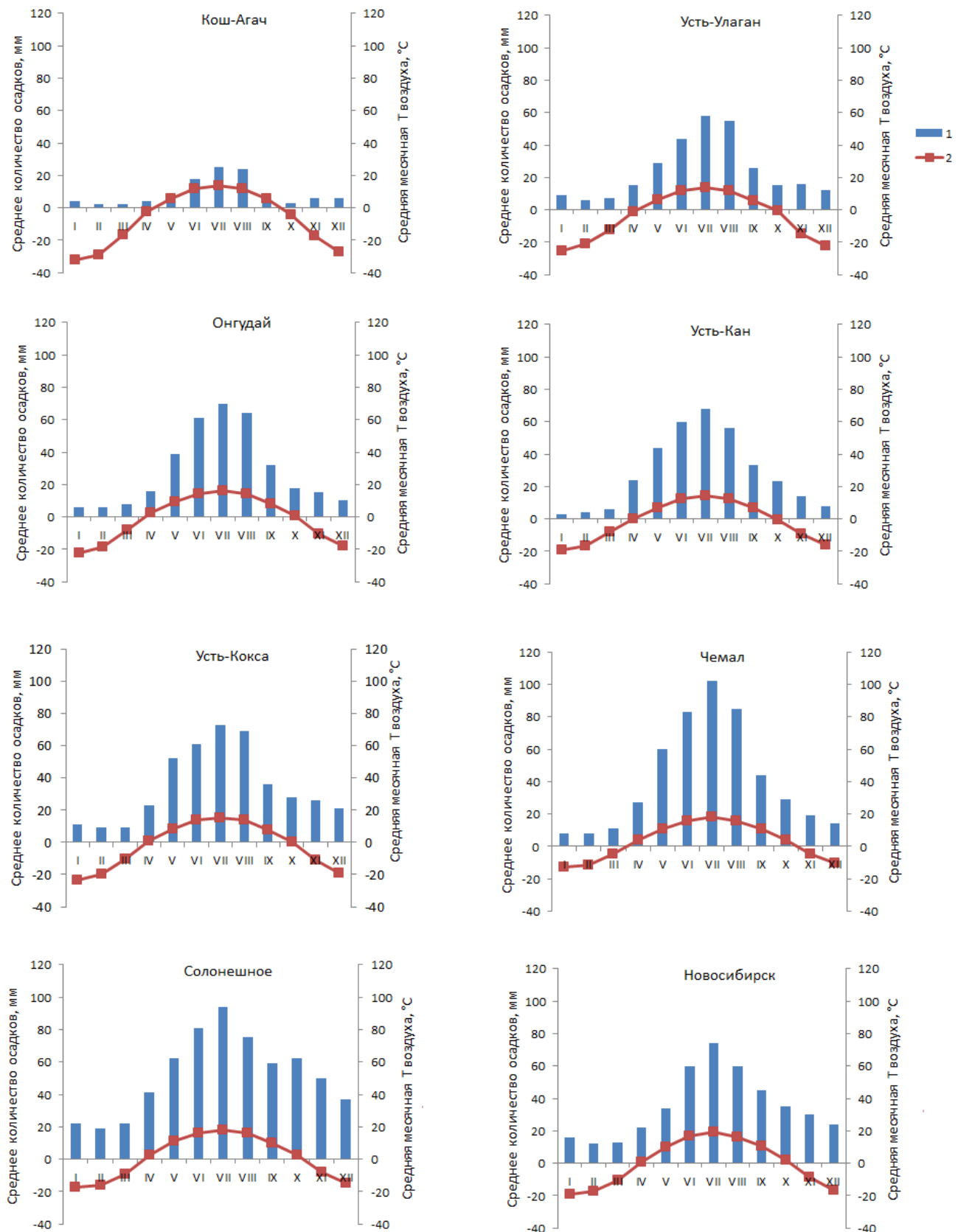
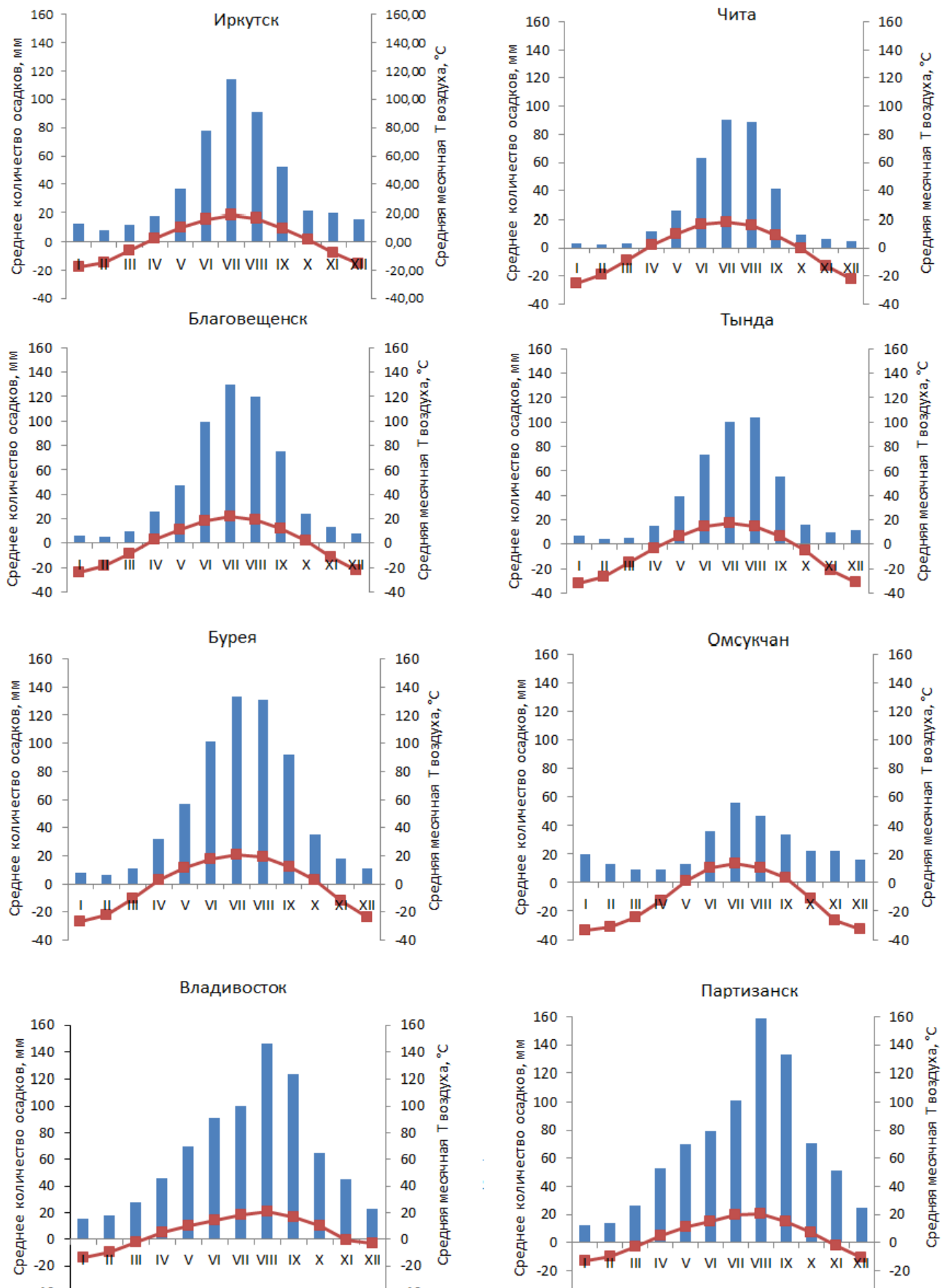
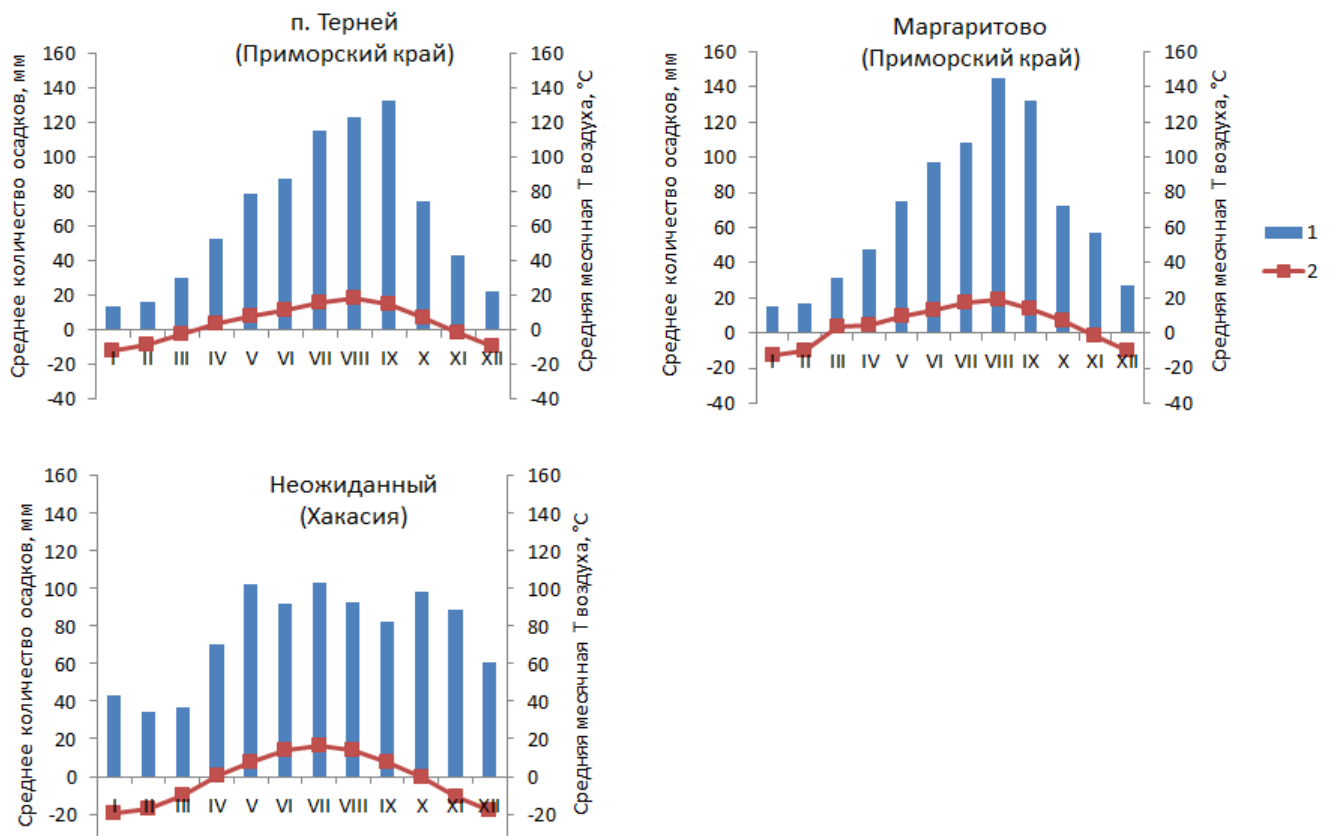


Рис. 1.5. Климатограммы разных районов исследования (метеостанции Горного Алтая, Новосибирска, Иркутской обл., Забайкальского края, Амурской обл., Приморского края, Магаданской обл. по данным (Климат Новосибирска, 1979; Научно-прикладной справочник..., 1988,1989,1990а, 1990б, 1992). 1 – среднее количество осадков(мм); 2 – среднемесячная температура воздуха (°C).



Продолжение рис. 1.5.



Продолжение рис. 1.5.

В высокогорных котловинах и долинах рек самые низкие в республике среднегодовые температуры. Зимний период составляет 8-9 месяцев. Средняя температура июля не превышает $+14^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период продолжается всего 50-70 дней. Среднегодовая высота снежного покрова составляет 10-12 см. Почвы промерзают на глубину до 3 м, что способствует сохранению многолетней мерзлоты. Количество осадков колеблется от 110 до 292 мм. Разность утренних и вечерних температур достигает $5-18^{\circ}\text{C}$. Эти особенности климата района способствуют распространению высокогорных тундр и многолетней мерзлоты.

Алтайские межгорные котловины и широкие речные долины изобилуют ясной солнечной погодой. Число солнечных дней здесь приближается к соседнему степному Казахстану и превосходит многие курортные места Крыма и Кавказа. Солнечная энергия, поступающая на земную поверхность в виде прямой и рассеянной радиации, в январе составляет от $0.7-1.5 \text{ кВт/м}^2$ в предгорье и возрастает до $2.4-2.9 \text{ кВт/м}^2$ в высокогорных котловинах. В июне приток суммарной радиации возрастает до $8.5-11.3 \text{ кВт/м}^2$. В Чуйской степи общий

приток лучистой энергии достигает 13.3 кВт/м^2 . В результате юго-восточный район республики получает больше суммарной солнечной радиации, чем горный район Закавказья (метеостанция Алибек), абсолютная высота которого над уровнем моря сопоставима с высотой месторасположения метеостанции Кош-Агач (Модина, 1997; Модина, Сухова, 2007).

Новосибирск расположен на юго-востоке Западной Сибири, климат которой обусловлен положением ее внутри обширного материка Евразии и особенностями циркуляции атмосферы над данной территорией. Западная Сибирь, занимающая северную часть Евразийского материка, значительно удалена от теплых морей и практически открыта для мощных арктических вторжений с севера. Высокие горы, расположенные далеко на юге от Западной Сибири, препятствуют проникновению теплых влажных масс воздуха с океанов, омывающих континент Азии с юга. Но тропические воздушные массы из Ирана и Средней Азии довольно часто вторгаются сюда с юга-запада. Невысокий Уральский хребет на западе не препятствует проникновению в Западную Сибирь влажных воздушных масс с Атлантики. Климат Новосибирска и его пригородов – континентальный. Зима в Новосибирске суровая и продолжительная. Вследствие обилия солнечного сияния и тепла лето жаркое, но относительно короткое. Самый холодный месяц в году январь ($T_{\text{ср.}} = -19^\circ\text{C}$), самый теплый – июль ($T_{\text{ср.}} = +19^\circ\text{C}$). Средняя годовая амплитуда температуры воздуха 38, абсолютная – 91. Период с температурой выше 10°C длится 122 дня (Климат Новосибирска, 1979).

Климат Новосибирска относится к климату недостаточного увлажнения с теплым летом и умеренно-суровой малоснежной зимой. По агроклиматическому районированию климат Новосибирска относится к умеренно теплomu с недостаточным увлажнением (Агроклиматические ресурсы..., 1971). Сумма активных температур воздуха за теплый период года с устойчивой температурой выше 10°C составляет 1920.

Республика Хакасия расположена на юго-востоке Сибири, в западной части Минусинской котловины. Граничит на севере и востоке с Красноярским краем, на юге и юго-западе – с Тывой и Республикой Алтай, на западе – с Кемеровской

областью. Выделяют горную (восточные склоны Кузнецкого Алатау и Абаканского хребта, северные склоны Западного Саяна - высота до 2930 м) и равнинную (Минусинская, Чулымо-Енисейская котловины) части. Климат Хакасии разнообразен, что обусловлено особенностями географического положения и рельефа, характеризуется как резко континентальный с жарким летом и холодной зимой. Максимальная амплитуда колебаний температуры в отдельные годы превышает 90°C (от -50° до $+40^{\circ}$). В горных районах континентальность климата выражена несколько меньше. Район исследования (Аскизский район) расположен в юго-восточной части Хакасско-Минусинской котловины. В южной и юго-западной части находятся горы, плоскогорья. Климат резко-континентальный. Характерны резкие колебания температуры воздуха и количества осадков. Средняя температура июля $+16^{\circ}\text{C}$, января – минус 20°C . Самые поздние заморозки отмечались в начале июня, а самые ранние – в конце августа. Среднегодовая температура воздуха составляет минус 1.4°C . Продолжительность безморозного периода от 80 до 120 дней. Годовое количество осадков колеблется от 250 до 900 мм. Для этой части Аскизского района характерны сухое лето и малоснежные зимы. Преобладают ветры юго-западного направления. В апреле и мае почти ежегодно наблюдаются ветры большой силы, достигающие скорости 17-20 м/с (Научно-прикладной справочник..., 1990а).

Иркутская область расположена в Восточной Сибири практически в центре азиатского материка. Из-за удалённости от морей климат резко континентальный со значительными суточными и годовыми колебаниями температур воздуха. Разница летних и зимних температур может превышать 80°C . Среднегодовое солнцесияние составляет 318 дней. Отрицательная температура устанавливается в октябре и держится до середины апреля. Зима суровая, затяжная, продолжительностью около 6 месяцев. С приходом сибирского антициклона устанавливается ясная, морозная и безветренная погода. Самый холодный месяц в году – январь, средняя температура составляет минус 20.6°C . Весна сухая, короткая; плюсовая температура устанавливается к началу мая. Лето в первой половине жаркое и сухое, на вторую половину приходятся затяжные дожди.

Самый тёплый месяц – июль, средняя температура составляет $+17.6^{\circ}\text{C}$. Осень тёплая и сухая; характерны резкие суточные перепады температур (Агроклиматические ресурсы Иркутской области., 1977).

Забайкальский край занимает внутриконтинентальное положение, являясь восточной частью обширного Центрально-Азиатского мирового водораздела бассейнов Тихого и Ледовитого океанов. Климатические условия Забайкальского края отличаются длинной суровой зимой, коротким теплым летом с малыми осадками. Несколько районов (Каларский, Тунгиро-Олекминский и Тунгокоченский) приравнены к районам Крайнего Севера. Средние температуры января изменяются от -23°C на юге края до -30° – -33°C на севере и юго-востоке, а абсолютные минимумы достигают -50° – -58°C . Лето же здесь теплое, местами даже жаркое. Средняя температура июля на равнинных участках на юге области – от $+19$ до $+21-22^{\circ}\text{C}$, но в некоторые дни жара достигает $35-40^{\circ}\text{C}$. На высоте 1500-2000 м температуры июля равны $10-14^{\circ}\text{C}$, а заморозки случаются даже в июле и августе. В степных районах Забайкальской области выпадает 200-300 мм/год осадков, в горно-таежном поясе – около 350-450 мм. 60-70% их годовой суммы приходится на теплое время года, преимущественно на июль и август, когда идут сильные дожди. Весной и в июне дожди бывают редко, в связи с чем в степных районах наблюдаются засухи. Географическая широта и значительная протяжённость области в направлении с севера на юг обуславливают продолжительность солнечного сияния. В Чаре среднегодовое количество часов солнечного сияния составляет 1873 часа, по мере продвижения на юг увеличивается до 2163 часов в Среднем Каларе и достигает 2535 – 2618 часов в южных районах (Кыра, Борзя), что сопоставимо с курортами Черноморского побережья России – 2154 часа (Сочи) (Научно-прикладной справочник., 1989).

Приморский край, Амурская и Магаданская области входят в Дальневосточный регион Российской Федерации.

Климат Приморского края умеренный муссонный. Зима сухая и холодная с ясной погодой. Весна продолжительная, прохладная, с частыми колебаниями температуры. Лето тёплое и влажное, на летние месяцы приходится максимум

количества осадков. Осень, как правило, тёплая, сухая, с ясной погодой. Летом преобладают южные ветра с Тихого океана, а зимой северные, приносящие холодную, но ясную погоду с континентальных районов. Основной особенностью климата являются обильные осадки и туман летом. Лето – пора тайфунов, эти тропические циклоны каждый год посещают край. Средняя годовая температура от $+1^{\circ}\text{C}$ в северной части Сихотэ-Алиня до $+7^{\circ}\text{C}$ на побережье Хасанского района и в окрестности г. Находка. Средняя температура августа $+17^{\circ}$ – $+22^{\circ}\text{C}$. Абсолютный максимум $+41^{\circ}\text{C}$ зарегистрирован в Пограничном районе. Средняя температура января от -8° до -14°C на побережье, что вкупе с влажностью и ветрами понижает её в 2 раза, а в материковых районах, с более сухим климатом, температура составляет минус 23°C . Самая тёплая зима на юге Хасанского района и в окрестности г. Находка, самая холодная – в горных районах центральной и северной части края. Осадков 600 – 900 мм в год. Продолжительность безморозного периода составляет от 136 дней в Ольгинском районе до 192 дней во Владивостоке. По поступлению солнечной энергии Приморский край занимает одно из первых мест в России. В среднем в Приморье 310 солнечных дней в году при продолжительности солнечного сияния более 2000 часов. Во Владивостоке число часов солнечного сияния в среднем составляет 2101, в Тернее – 2235 часов (Научно-прикладной справочник..., 1988).

Территория Амурской области располагается в зоне перехода от континента к океану. Климат Амурской области резко континентальный с муссонными чертами. Благодаря значительной удаленности от Тихого океана (около 1200 км) климат имеет резко выраженные черты континентальности: большие колебания суточных и годовых температур, низкие зимние и отрицательные годовые температуры. Континентальность климата выражается большими годовыми (45 – 50°C) и суточными (до 20°C) амплитудами температур воздуха; муссонность – почти исключительно северо-западными ветрами зимой, резким преобладанием летних осадков. Средняя температура воздуха в июле – от $+17^{\circ}\text{C}$ на севере до $+21^{\circ}\text{C}$ на юге; средние температуры воздуха в январе - от -26°C на юге до -32°C на севере. Годовое количество осадков – от 430 мм на западе до 800 мм на востоке.

Они выпадают преимущественно в теплый период (90-92% год). Дожди ливневые и обложные, бывает град. Безморозный период – от 57 дней на севере до 144 дней на юге. Вегетационный период со средними температурами воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ – от 86 дней на севере до 134 дней на юге. Тындинский район, расположенный на северо-западе области, относится к одному из наиболее холодных районов Амурской области. Занимая самое северное положение, Тында часто подвержена беспрепятственным вторжениям арктического фронта. Наиболее тёплое место в области – юго-западная часть, примыкающая к Амуру (Благовещенск – Поярково). Территория Бурейского района расположена в юго-восточной части области. Времена года выражены четко. Лето преимущественно жаркое, на севере теплое, дождливое, но со значительным количеством солнечного сияния. Зима холодная, сухая, с маломощным снежным покровом, с большим количеством солнечного сияния. По количеству часов солнечного сияния Амурская область занимает одно из первых мест в России (Научно-прикладной справочник., 1992).

Магаданская область занимает северо-восточную окраину Азиатского материка и представляет собой обширную территорию со сложным и многообразным рельефом, омываемую с юго-востока водами холодного Охотского моря, входящего в бассейн Тихого океана. Территория расположена в двух суровых зонах Крайнего Севера: тундры и лесотундры. Для этой зоны характерны: избыточное увлажнение, холодное лето, снежная зима. Почти вся территория Магаданской области расположена в зоне вечной мерзлоты. Климат резко континентальный, суровый. Зима продолжительная (до 8 месяцев), лето прохладное, частые туманы. Средние температуры января от -19 до -23°C на побережье Охотского моря и -38°C во внутренних частях области, июля $+12^{\circ}\text{C}$ и $+16^{\circ}\text{C}$ соответственно. Средняя годовая температура воздуха на территории Магаданской области повсеместно имеет отрицательные значения. Величина её изменяется от -2 , -3°C на побережье Охотского моря до -11° , -13°C – в континентальных районах области. Длительность безморозного периода превышает в среднем 100 дней. В континентальных районах в отдельные годы безморозный период не наблюдается. Осадков 300-700 мм в год. Повсеместно

(кроме побережья Охотского моря) распространены многолетнемерзлые породы (Научно-прикладной справочник., 1990б). В Омсукчанском районе климат характеризуется как суровый субарктический с длинной морозной зимой и коротким прохладным летом.

1.5. Материал и методы исследования

Исследования проводили в период с 1993 по 2015 год на растениях пяти видов рода *Pentaphylloides* из 80 ценопопуляций в естественных условиях Горного Алтая, Забайкальского края, Дальнего Востока и растениях *P. fruticosa* в условиях культуры из 8 ценопопуляций на экспериментальных участках ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск), АФ ЦСБС СО РАН (с. Камлак), ФГУП ПО «Маяк» (Челябинская обл., г. Озерск).

Материалом для хемотаксономических исследований служили растения пяти видов рода *Pentaphylloides*, произрастающие в Сибири и на Дальнем Востоке и образцы *P. davurica*, *P. fruticosa* и гибрида *P. mandshurica* x *P. sp.* из коллекции ЦСБС (более подробное описание используемого материала дано в соответствующих главах).

Для исследования влияния техногенного загрязнения на химический состав *P. fruticosa* взяты растения, высаженные саженцами в городских посадках на газонах вдоль автомобильных магистралей г. Новосибирска, различающихся по составу и уровню загрязняющих веществ.

Экспериментальные работы по изучению действия радиации проводили на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), сформировавшегося в 1957 г. в результате аварии на ПО «Маяк» (г. Озерск, Челябинская обл.). На заложенных пяти пробных площадках в 2004 г. высажены саженцы *P. fruticosa*, выращенные на экспериментальном участке АФ ЦСБС СО РАН (с. Камлак).

Для изучения качественного состава фенольных соединений *P. fruticosa* использованы общепринятые методы разделения веществ и их идентификации

(Минаева, 1978; Mabry et al., 1970; Harborne, 1989; Markham, 1989; Marston, Hostettmann, 2006).

Разделение компонентов проводили методами бумажной, колоночной и обращено-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Идентифицировали соединения на основании результатов бумажной, тонкослойной хроматографии и ВЭЖХ, определения физико-химических констант, сопоставления времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временами удерживания пиков стандартных образцов, а также данных УФ-, масс- и ЯМР-спектроскопии (Клышев и др., 1978; Geisman, 1962; Mabry et al., 1970; Harborn, 1989; Agrawal, 1989; Fossen, Andersen, 2006).

Температуру плавления ($T_{пл.}$) определяли с помощью столика Кофлера. УФ-спектры снимали на спектрофотометре «Agilent», в режиме *on-line* на жидкостном хроматографе «Agilent 1100» с УФ-спектрофотометрическим детектором и «Agilent 1200» (Agilent Technologies, США) с диодно-матричным детектором.

Работа по разделению и идентификации компонентов методом масс- и ЯМР-спектроскопии выполнена в НИОХ СО РАН им. Ворожцова при содействии к.х.н. Е.В. Кузакова и к.х.н. с.н.с. В.Г. Васильева.

Определение фенольных соединений. Для определения фенольных соединений в водно-спиртовых экстрактах использованы хромато-спектрофотометрический метод (Минаева, 1978) и метод ВЭЖХ (Keinänen, Julkunen-Tiitto, 1998; Van Beek, 2002).

Точную навеску свежесобранного растительного материала (0.5 г) заливали 96 %-ным этанолом, настаивали 20 – 30 дней, затем исчерпывающе экстрагировали 70 % и 96 %-ным этанолом при нагревании на водяной бане при $t = 60-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Минаева, 1978). Полноту экстрагирования контролировали с помощью качественной реакции на флавоноиды с 10%-ным раствором натрия гидроксида (Шинкаренко и др., 1977). Извлечения объединяли и измеряли объем, который обычно составлял 50 – 60 мл. Затем, используя метод твердофазной экстракции (ТФЭ), 1 мл экстракта разбавляли бидистиллированной водой до $V = 5$ мл и

пропускали через концентрирующий патрон Диапак С16 (ЗАО «БиоХимМак») для освобождения от примесей гидрофильной природы (Сычев, 2005).

Флавонолгликозиды смывали с патрона небольшим количеством 70 % -ного этанола, агликоны – 96 % -ного этанола. Элюаты объединяли, измеряли объем, который обычно составлял 5 – 8 мл, и пропускали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.45 мкм.

ВЭЖХ-анализ фенольных соединений в образцах растений выполняли на жидкостном хроматографе «Agilent 1100» с УФ-спектрофотометрическим детектором и «Agilent 1200» (Agilent Technologies, США) с диодно-матричным детектором, автосамплером и программным обеспечением обработки хроматографических данных ChemStation. Разделение проводили на колонках Hypersil ODS размером 125×2.0 мм с октадецилсиликагелем (С18) с диаметром частиц 3.5 мкм, Hypersil ODS размером 200 × 2.0 мм с октадецилсиликагелем (С18) с диаметром частиц 5 мкм и Zorbax SB-C18, 4.6×150 мм, 5 мкм. Подвижная фаза: метанол – 0.1% раствор ортофосфорной кислоты (31:69). Скорость потока элюента 0.25 мл/мин. или 1 мл/мин. в зависимости от типа колонки. Температура колонки 26°C. Объем вводимой пробы 5 мкл. Перед использованием подвижную фазу фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.45 мкм. Детектирование на жидкостном хроматографе «Agilent 1100» с УФ-спектрофотометрическим детектором осуществляли при $\lambda=360$ нм, на «Agilent 1200» с диодно-матричным использовали аналитические длины волн – 254, 270, 290, 340, 360 и 370 нм.

Для приготовления подвижных фаз использовали метиловый спирт (ос.ч.), ортофосфорную кислоту (ос.ч.), бидистиллированную деионизированную воду. Для приготовления стандартных образцов, использовали образцы кверцетина, кемпферола, рамнетины, гиперозида, рутина, кверцитрина и авикулярина производства фирмы «Fluka». Стандартные растворы готовили в концентрации 10 мкг/мл в метиловом спирте. Объем вводимой пробы 5 мкл.

Суммарное содержание фенольных соединений оценивали по сумме площадей хроматографических пиков при $\lambda=360$ нм, так как для многих

флавоноидов максимумы поглощения находятся в длинноволновой области (362 ± 14 нм), что позволяет легко отличить их от других классов веществ.

Количественное определение индивидуальных компонентов в образцах растений проводили по методу внешнего стандарта как наиболее оптимальному для хроматографического анализа многокомпонентных смесей (Van Beek, 2002).

Содержание индивидуальных компонентов (C_x) в мг/г в пересчете на абсолютно сухую массу вычисляли по общеизвестной формуле 1.1:

$$C_x = \frac{C_{\text{ст.}} \times S_1 \times V_1 \times V_3}{S_2 \times V_2 \times M \times (1-B) \times 1000}, \quad (1.1)$$

где $C_{\text{ст.}}$ – концентрация соответствующего стандартного раствора флавоноида, мкг/мл;

S_1 – площадь пика флавоноида в анализируемой пробе, е.о.п.;

S_2 – площадь пика стандартного флавоноида, е.о.п.;

V_1 – общий объем экстракта, мл;

V_2 – объем экстракта, взятого для нанесения на концентрирующий патрон, мл;

V_3 – объем элюата после вымывания флавоноидов с концентрирующего патрона, мл;

M – масса навески, г;

B – влажность сырья, г.

Для определения флавонолгликозидов (гликозидов кверцетина, кемпферола и рамнетина в отдельности) проводили анализ агликонов – кверцетина, кемпферола и рамнетина, образующихся после кислотного гидролиза соответствующих гликозидов (Юрьев и др., 2003; van Beek, 2002). Для проведения кислотного гидролиза к 0.5 мл водно-этанольного извлечения прибавляли 0.5 мл HCl (2 н) и нагревали на кипящей водяной бане в течение 2 часов. После охлаждения разбавленный экстракт пропускали через концентрирующий патрон, агликоны смывали 96 % - ным этанолом. Далее хроматографировали, применив градиентный режим элюирования. В подвижной фазе содержание метанола в водном растворе ортофосфорной кислоты (0.1%) изменялось от 45 до 48% за 18 минут.

Содержание флавонолгликозидов (отдельно гликозидов кверцетина, кемпферола и рамнетина) в образцах растений рассчитывали по содержанию свободных агликонов, образующихся после кислотного гидролиза. Для пересчета концентрации агликона на соответствующий гликозид применяли известные из литературных данных коэффициенты – 2.504 для кверцетина и 2.588 для кемпферола (Юрьев и др., 2003; van Beek, 2002). Пересчет концентрации рамнетина проводили по кверцетину.

Содержание флавонолов определяли как сумму гликозидов кверцетина, гликозидов кемпферола и их свободных агликонов.

Достоверность экспериментальных данных обеспечена использованием современных средств и методик проведения исследований, репрезентативностью выборки. В каждом варианте эксперимента было взято по 5 – 50 особей. С каждого куста равномерно по всей кроне отбирали по 5–10 годичных побегов, которые разделяли на листья, стебли и репродуктивные органы (бутоны, цветки, плоды в зависимости от фазы вегетации). Для каждого органа формировали среднюю пробу, из которой по стандартной методике формировался средний образец (репрезентативная проба) и анализировался в трех повторностях (Доспехов, 1985). Относительное стандартное отклонение повторяемости при определении фенольных компонентов составило $\sigma_{г,отн} = 0.011$, относительное стандартное отклонение по времени удерживания у метода ВЭЖХ – 0.0018; ошибка определения длины волны спектрофотометра ± 0.1 нм.

Определение элементов проводили методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) на станции элементного анализа (накопитель ВЭПП-3) Сибирского Центра Синхротронного и Терагерцового Излучения ИЯФ СО РАН (Baryshev et al., 1991, Дарьин, Ракшун, 2013; Экспериментальная станция <http://ssrc.inp.nsk.ru/СКР/stations/passport/3/> обращение 10.06.2014). Для анализа брали среднюю пробу листьев, репродуктивных органов и стеблей с 2 - 50 особей и почвы. Растительные образцы не промывали, высушивали до воздушно-сухого состояния. Для определения элементов в почве брали образцы верхних горизонтов (0-20 см)

почвы в местах произрастания растений методом “конверта”, из которых по стандартной методике формировался средний образец. Навеску воздушно-сухого растительного сырья и почв (1 г) измельчали в агатовой ступке. Затем образцы прессовали в форме таблетки диаметром ~ 1 см, весом - 30 мг (с поверхностной плотностью 0.04 г/см^2). Монохроматизация синхротронного излучения осуществлялась при помощи монохроматора на основе кремниевого кристалла типа «бабочка» с рабочими плоскостями (111). Регистрация флуоресцентного излучения осуществлялась при помощи детектора PentaFET (Oxford Instruments) с энергетическим разрешением ~ 135 эВ (на $K\alpha$ линии Fe - 5.9 кэВ). Измерения образцов проводились при энергии возбуждающего излучения 23 кэВ, время каждого измерения составляло от 300 до 500 с для растительных навесок и от 200 до 300 с для образцов почв. Обработка полученных спектров проводилась в программе AXIL методом наименьших квадратов. Концентрация элементов была определена с использованием метода “внешнего стандарта”. Предел обнаружения составлял от 10^{-7} г/г. В качестве образцов сравнения использовали российские стандарты травно-злаковой смеси ГСО СОРМ1 и байкальского ила БИЛ-1 (Арнаутов, 1990). Относительное стандартное отклонение повторяемости при определении элементов ($\sigma_{\text{г,отн}}$), полученное путем 15-ти параллельных измерений 3 одинаковых образцов, для большинства элементов в растительных образцах колеблется, в основном, в пределах 3-11%, для никеля и циркония она составила 40 и 60% соответственно. Работа по определению элементного состава выполнена н.с. ИХКГ СО РАН О.В. Чанкиной.

Для промера морфологических параметров применен метод компьютерного анализа изображений. Для измерения морфометрических параметров с каждого побега брали нижний лист и на свежесобранном материале проводили метрические измерения. Съемку проводили цифровой камерой в режиме «макро» с последующей обработкой снимков и интерпретацией результатов средствами геоинформационных технологий и электронных таблиц, используя программное обеспечение MapInfo и Microsoft Excel 2003. Исходное изображение сначала преобразовывали в декартову систему координат, затем

проводили векторизацию растровых изображений с последующим вычислением морфометрических характеристик листовой пластинки – длины, ширины, площади, периметра (Трубина, 2006). Метрические признаки листовых пластинок измеряли в следующей последовательности: X_1 – длина черешка листа; X_2 – длина листовой пластинки; X_3 – ширина листовой пластинки; X_4 – ширина конечной доли; X_5 – длина конечной доли (рис.1.6). Измеряли длину годичного побега и подсчитывали количество листьев на нем.

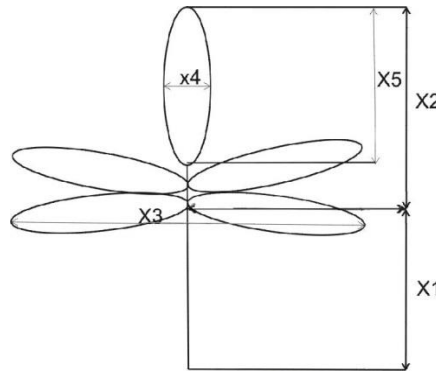


Рис. 1.6. Порядок измерения листьев *P. fruticosa*, где X_1 – длина черешка листа; X_2 – длина листовой пластинки; X_3 – ширина листовой пластинки; X_4 – ширина конечной доли; X_5 – длина конечной доли.

Для оценки величины флуктуирующей асимметрии (ФА) конечной доли листовой пластинки *P. fruticosa* использовали набор из четырех морфологических признаков, характеризующих стабильность формообразования листа в онтогенезе (Рис. 1.7).



Рис. 1.7. Измерение показателей по четырем промерам левой и правой половины конечной доли *P. fruticosa*: 1 – ширина половинки листа, 2 – длина второй жилки от основания листа, 3 – расстояние между основаниями первой и второй жилкой, 4 – расстояние между концами этих же жилок.

Расчет интегрального показателя флуктуирующей асимметрии ($ФА_{ij}$) комплекса морфологических признаков листовой пластинки производили с использованием алгоритма нормированной разности (Захаров и др., 2000):

$$FA_{ij} = \frac{1}{m \cdot n} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{(L_{ij} + R_{ij})}, \quad (1.2)$$

где L_{ij} и R_{ij} – значение j -го признака у i -го листа соответственно слева и справа от плоскости симметрии;

m – количество анализируемых признаков;

n – объем выборки листьев.

Работа по расчету ФА выполнена аспиранткой СГГА А.Ю. Луговской.

Измерения удельной активности радионуклидов - ^{90}Sr и ^{137}Cs проводили в аккредитованной аналитической лаборатории Центральной заводской лаборатории ФГУП ПО «Маяк» (г. Озерск, Челябинская обл.) стандартными методами β – и γ – спектрометрии и радиохимии (Стронций-90., 2006; Цезий-137., 2006).

Среднее значение, ошибка среднего, стандартное отклонение, минимум, максимум для всех показателей оценивались с помощью описательной статистики. Проверка гипотезы о нормальности распределения количественных показателей проводилась с помощью критериев Колмогорова – Смирнова (d) и Шапиро – Уилка (W). Учитывая, что этим условиям удовлетворяла лишь часть эмпирических распределений признаков, проверку гипотезы о равенстве генеральных средних во всех случаях проводили с помощью U-критерия Манна-Уитни для независимых переменных. Нулевую гипотезу отвергали в случае $p < 0.05$. В случаях приближения распределения изучаемых показателей к нормальному оценку достоверности различий средних между выборками проводили с использованием t-критерия Стьюдента. Для оценки корреляционных связей использовали парные коэффициенты корреляции Пирсона (r) и непараметрический критерий – коэффициент Спирмена (R). Для разделения объектов, подвергшихся разной степени облучения, использован дискриминантный анализ методом опорных векторов (Support Vector Machine) (Вапник, Червоненкис, 1974; Воронцов, URL: <http://www.ccas.ru/voron/download/SVM.pdf>). Результаты обрабатывали с использованием стандартной программы «Statistica 8.0» и программного обеспечения Microsoft Excel 2010.

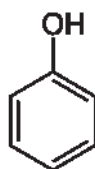
ГЛАВА 2. ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ

PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA

2.1. Фенольные соединения и их функциональная роль в жизни растений

Фенольные соединения являются уникальными природными метаболитами, которые синтезируются практически во всех растительных клетках, обладают высоким биологически активным действием и находят все большее применение в фармакологии, медицине и пищевой промышленности.

Эти соединения характеризуется наличием в молекуле, по меньшей мере, одного ароматического (бензольного) кольца, содержащего одну или несколько гидроксильных групп.



Фенольные соединения встречаются в растениях в виде мономеров, олигомеров и полимеров (Запрометов, 1974). Многие фенольные производные образуются в результате реакций конденсации или присоединения. Однако синтезировать бензольное кольцо из неароматических предшественников могут только растения и низшие формы жизни. Человек и животные получают ароматические соединения с пищей и способны только к биохимическим превращениям уже готовых производных бензола (Семенов, 2000). Традиционно эти соединения называют вторичными, а их обмен – вторичным метаболизмом.

Исследования в области фенольных соединений были начаты в 40-х годах XX столетия академиком А.Л. Курсановым и в дальнейшем продолжены М.Н. Запрометовым, благодаря активной научной позиции которого выяснение роли фенольных соединений в жизни растений, возможности их использования в фармацевтической, пищевой и других отраслях промышленности, активно развиваются и сегодня.

В последние десятилетия отмечен значительный прогресс в изучении

вторичного метаболизма. При этом выделяют три основных направления: изучение структуры вторичных метаболитов и их распространения в растениях; синтез и энзимология процесса; исследование локализации фенольных соединений в растении, их изменение в процессе онтогенеза и роль в жизнедеятельности растений (Алехина и др., 2005; Lattanzio, 2013).

Выяснилось, что растения содержат десятки и сотни тысяч фенольных соединений, а их структура чрезвычайно разнообразна. Так, если к 1962 г. установлены структуры 30 флавонов и 54 флавонолгликозидов (Geismann, 1962), к началу 90-х годов уже известно порядка 5000 флавоноидов (Запрометов, 1993; Strack, 1997), то к 2000 г. – не менее 6467 флавоноидных структур с формулами, ссылками и информацией о биологической активности (Harborne, Williams, 2000). В настоящее время известно порядка ста тысяч различных фенольных соединений и, в том числе, десяти тысяч флавоноидных структур (Dixon, 2001; Lattanzio, 2013) и ежедневно в мире идентифицируются новые.

Кардинальный шаг в изучении природных соединений стал возможным с появлением в последние десятилетия новых методов анализа и идентификации веществ, в первую очередь, высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) в сочетании с электронной (УФ-спектроскопией и спектроскопией в видимой области), колебательной (инфракрасной ИК) и масс-спектроскопией (МС), газожидкостной хроматографии (ГЖХ), ядерно-магнитного резонанса (ЯМР) и электронного парамагнитного резонанса (ЭПР), одно- и двумерной ядерной спектроскопии (TOCSY, COSY), гель-хроматографии и электрофореза, что позволило выделять и устанавливать структуру фенольных компонентов, содержащихся в незначительных концентрациях в растительных образцах (Rhodes, 1994; Marston, Hostettmann, 2006; Fossen, Andersen, 2006).

Формирование огромного числа фенольных соединений происходит за счет модификаций молекулы и образования конъюгатов с разнообразными структурами. Благодаря наличию реакционноспособных гидроксильных и карбоксильных групп фенольные соединения могут связываться с сахарами, органическими кислотами, аминами, алкалоидами, образовывать хелатные

соединения с металлами, для них характерны реакции гликозилирования, метилирования, метоксилирования, гидроксилирования, ацилирования, конденсации, что обеспечивает огромное разнообразие структур этих соединений.

В основу классификации природных фенольных соединений положен биогенетический принцип. В соответствии с современными представлениями о биосинтезе и, исходя из структурных особенностей углеродного скелета, основные группы расположены в порядке усложнения молекулярной структуры.

1. Фенольные соединения с одним ароматическим кольцом:

- соединения C_6 -ряда - простые фенолы, бензохиноны;
- соединения $C_6 - C_1$ -ряда - производные бензойной кислоты (фенольные кислоты);
- соединения $C_6 - C_2$ -ряда – фенолоспирты, фенилуксусные кислоты и ацетофеноны;
- соединения $C_6 - C_3$ -ряда – фенилпропаноиды (оксикоричные кислоты и спирты, кумарины);
- соединения $C_6 - C_4$ -ряда – хиноны, нафтохиноны;

2. Фенольные соединения с двумя ароматическими кольцами:

- соединения $C_6 - C_1 - C_6$ -ряда – бензофеноны, ксантоны,
- соединения $C_6 - C_2 - C_6$ -ряда – стильбены, антрахиноны;
- соединения $C_6 - C_3 - C_6$ -ряда – дифенилпропаноиды (флавоноиды, изофлавоноиды и неофлавоноиды);

3. Димерные или олигомерные фенольные соединения:

- соединения $(C_6 - C_3)_2$ -ряда – лигнаны, неолигнаны;
- соединения $(C_6 - C_3 - C_6)_{2,3}$ -ряда – би-, трифлавоноиды;

4. Полимерные фенольные соединения:

- гидролизуемые танины (сложные эфиры сахаров и галловой или эллаговой кислоты);
- соединения $(C_6 - C_3 - C_6)_n$ -ряда – конденсированные танины (полимеры флавоноидов);

- соединения $(C_6 - C_3)_n$ -ряда – лигнины (полимеры оксикоричных кислот);
- соединения $(C_6)_n$ -ряда – меланины;
- флобафены.

В настоящее время выявлены 3 пути образования фенольных соединений:

- Ацетатно-малонатный, в качестве исходных соединений используется ацетил-КоА и малонил-КоА (Запрометов, 1994; Семенов, 2000);
- Шикиматный, в котором исходными соединениями служат продукты углеводного метаболизма фосфоенолпируват и эритрозо-4-фосфат (Запрометов, 1994; Семенов, 2000);
- Ацетатно-мевалонатный, в результате которого образуются некоторые ароматические соединения изопреноидной структуры (Strack, 1997).

Наиболее обширной группой фенольных соединений являются флавоноиды (бензо-γ-пираны). Из-за своей широкой распространенности и большой значимости для растений флавоноиды выделены в особый раздел классификации и подразделяются на несколько классов.

В зависимости от места присоединения ароматического кольца к бензопирану флавоноиды могут быть разделены на 3 подгруппы: 1 – собственно флавоноиды (2-фенилбензопираны), 2 – изофлавоноиды (3-бензопираны), и 3 – неофлавоноиды (4-бензопираны) (рис. 2.1) (Marais et al., 2006).

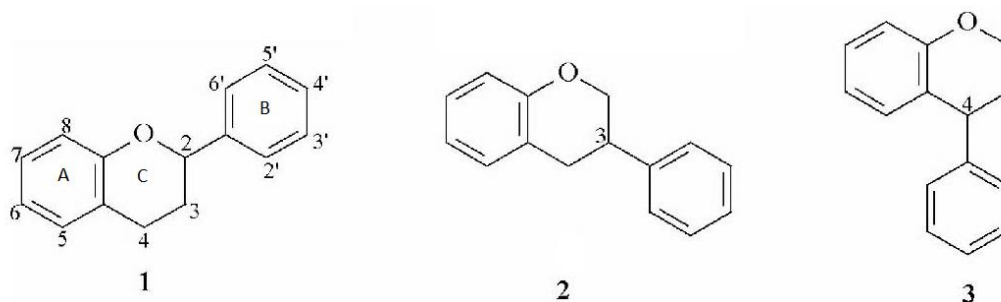


Рис. 2.1. Классификация флавоноидов по месту присоединения ароматического кольца.
1 – флавоноиды, 2 – изофлавоноиды, 3 – неофлавоноиды (Marais et al., 2006).

В основу наиболее общепринятой классификации флавоноидов положена степень окисленности (или восстановленности) трехуглеродного фрагмента, согласно которой выделены 13 основных классов: флаваны, катехины (флаван-

3-олы), лейкоантоцианидины (флаван-3,4-диолы), флаваноны, дигидрохалконы, халконы, антоцианидины, флаванолы (дигидрофлавонолы), ауруны, флавоны, флавонолы, изофлавоноиды, неофлавоноиды (рис. 2.2).

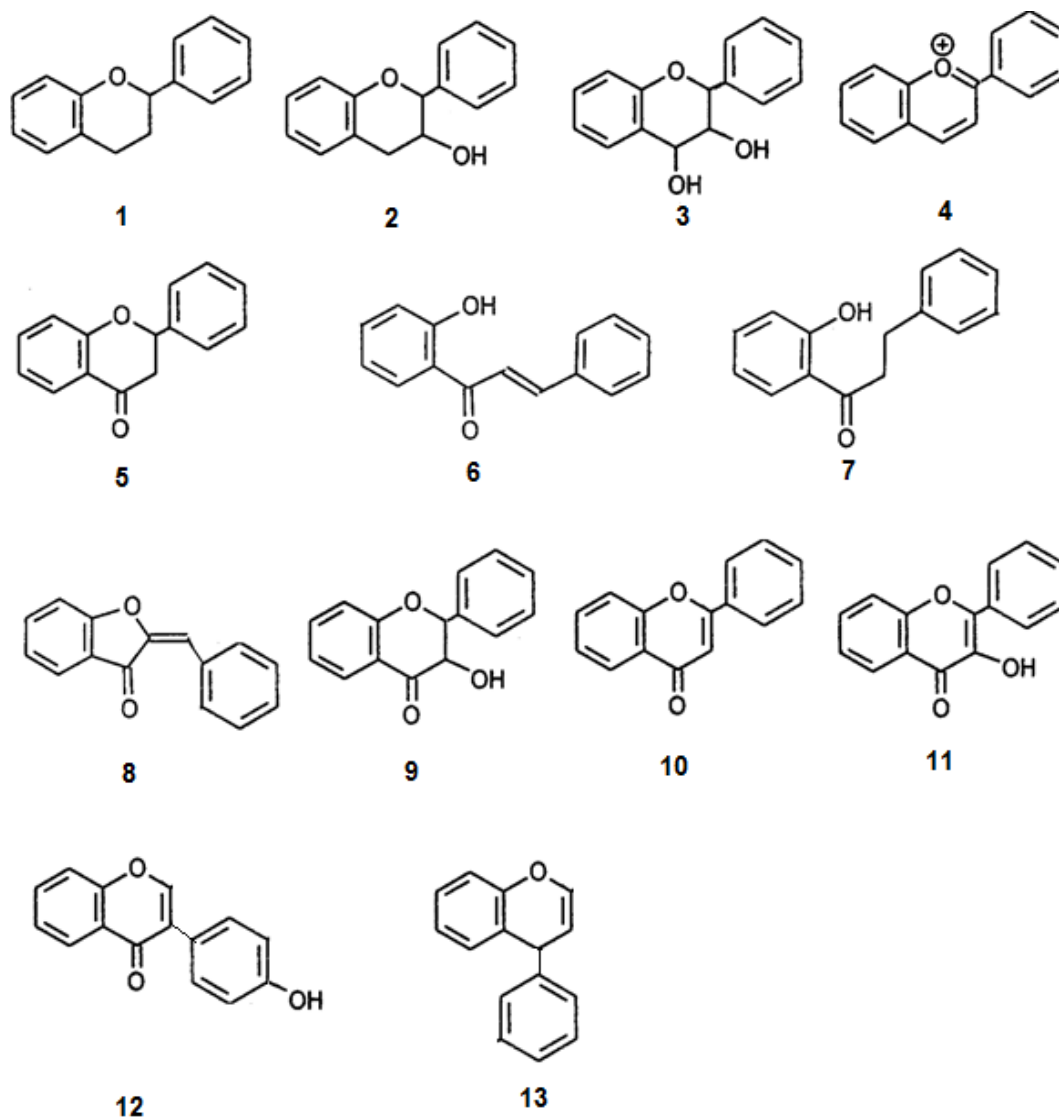


Рис. 2.2. Основные классы флавоноидных соединений.

1 – флаваны, 2 – катехины, 3 – лейкоантоцианидины; 4 – антоцианидины, 5 – флаваноны, 6 – халконы, 7 – дигидрохалконы, 8 – ауруны, 9 – флаванолы, 10 – флавоны, 11 – флавонолы, 12 – изофлавоноиды; 13 – неофлавоноиды.

Из тринадцати классов восемь (флавоны, флавонолы, ауруны, халконы, флаван-4-олы, катехины, лейкоантоцианидины, проантоцианидины) являются или пигментами, или предшественниками других флавоноидных пигментов. Желтой и/или оранжевой окраской обладают флавоны, гликозиды флавонолов, ауруны и халконы. Красно-коричневые пигменты представлены флобафенами

(производными флаван-4-олов) или проантоцианидинами (производными катехинов и лейкоантоцианидинов). Широкую гамму пигментов от розового до красного, синего и фиолетового обеспечивают антоцианидины и их производные антоцианы (Запрометов, 1974, Хлесткина и др., 2014).

Огромное разнообразие флавоноидных соединений достигается с помощью согласованного действия свыше 20 ферментов, которые, действуя поочередно, сначала синтезируют халконы, а затем дают начало различным классам и различным представителям внутри каждого класса (Хлесткина и др., 2014; Raucher, 2006; Winkel, 2006).

К наиболее многочисленным растительным полифенолам среди гидролизуемых танинов относятся эллаготаннины (сложные эфиры эллаговой кислоты и сахаров). К настоящему времени выделено и установлено строение более 700 индивидуальных соединений. Эллаготаннины обладают широким спектром биологической активности, из которых самыми важными являются противовирусное, противоопухолевое и иммуномодулирующее. Фактически, развитие химии эллаготаннинов за прошлые десятилетия превращает их из самого недооцениваемого класса танинов растений в один из самых перспективных. За последние 50 лет выделено и установлено строение более чем 500 эллаготаннинов, многие из которых входили в состав традиционных травяных лекарств. Последние достижения в области ЯМР-спектроскопии и масс-спектрометрии позволили идентифицировать смеси танинов с разной молекулярной массой и степенью галлоилизацией (Абдулладжанова и др., 2012).

Накопление фенольных соединений зависит от видовой принадлежности растений, то есть видоспецифично (Высочина, 2004, 2011; Julkunen-Tiitto et al., 1996; Lattanzio et al., 1996; Švehlíková et al., 2002; Laitinen, 2003). Особенно ими богаты высшие растения, относящиеся к семействам розоцветных (различные виды боярышников, черноплодная рябина), бобовых (софора японская, стальник полевой, солодка), гречишных (различные виды горцев, гречиха), астровых (бессмертник песчаный, сушеница топяная, пижма), яснотковых (пустырник сердечный) и многие другие (Киселев и др., 1985; Высочина, 2004; Петрова и др.,

2013; Anesini et al., 2008). Напротив, у низших растений их содержание незначительно (Загоскина и др. 2011). Для растений свойственна органоспецифичность образования полифенолов, проявляющаяся как в их содержании, так и составе (Минаева, 1978; Киселев и др., 1985; Высочина, 2004; Петрова и др., 2013).

У высших растений фенольные соединения локализуются преимущественно в поверхностных структурах, наиболее подверженных воздействию неблагоприятных факторов, включающих кутикулу, эпидермис и его производные (волоски и трихомы) (Соловченко, Мерзляк, 2008; Костина, 2009; Костина, Муравник, 2014; Semerdjieva et. al., 2003; Valkama et al., 2004). Внутри клетки фенольные соединения накапливаются преимущественно в вакуолях, где их локальная концентрация достигает весьма высоких значений (Соловченко, Мерзляк, 2008). Иногда фенольные компоненты присутствуют в биослое мембраны вакуоли, ядерной области, хлорофиллсодержащих клетках и палисадной паренхиме (Semerdjieva et. al., 2003). Обнаружены в клетках-вместилищах, в клеточных стенках паренхимных клеток и в межклетниках (Загоскина и др., 2003). Клетки эпидермиса экскретируют разнообразные фенольные соединения, включающие преимущественно фенольные кислоты и флавоноиды, в матрикс стенки и кутикулы (Burchard et al., 2000; Valcama et al., 2004).

Несмотря на значительные успехи, достигнутые в изучении структуры фенольных соединений, их биосинтеза, накопления и распределения в тканях и органах растений, биологической активности, до сих пор остается невыясненной функциональная значимость огромного разнообразия этих веществ.

Наиболее аргументирована к настоящему времени гипотеза, согласно которой соединения вторичного метаболизма в отличие от первичных метаболитов имеют функциональное значение не на уровне клетки, а на уровне целого организма. Способность синтезировать фенольные соединения была приобретена различными растениями в ходе эволюции, позволяя им

приспосабливаться к постоянно изменяющимся экологическим условиям (Lattanzio, 2013).

Фенольные соединения имеют жизненно важное значение для растений, где они выполняют разнообразные функции (Запрометов, 1993, 1996; Макаренко, Левицкий, 2013; Dixon, Paiva, 1995; Gould, Lister, 2006; Mierziak et al., 2014). Известные к настоящему времени функции отображены в табл. 2.1.

Таблица 2.1.

Основные функции фенольных соединений в растениях
(по Запрометову, 1996).

Функции	Участвующий компонент
Переносчики электронов в электрон-транспортных цепях	Убихиноны, пластохиноны
Сигнальные: во взаимоотношениях растения – микроорганизмы; при опылении; при патогенезах	Ацетофеноны, оксикоричные кислоты, оксикоричные спирты, оксибензойные кислоты (салициловая кислота), флавоноиды
Структурные: древесина (ксилема), кутикула, клеточная стенка	Димеры оксикоричных кислот, лигнин, проантоцианидины
Защитные: механические повреждения; УФ – свет; атака патогенов (фитоалексины)	Лигнин, оксикоричные кислоты в составе суберина, флавоноиды, резе стильбены, кумарины и некоторые другие фенольные соединения
Резервные: (запасные вещества)	Флавоноиды, оксикоричные кислоты, оксибензойные кислоты.

Одной из важнейших функций фенольных соединений является участие в окислительно-восстановительных процессах. Окисляясь кислородом воздуха, при участии полифенолоксидазы они превращаются в соответствующие хиноны, которые восстанавливаются атомами водорода дыхательного субстрата и вновь становятся доступными для действия полифенолоксидазы. Таким образом, система флавоноид – полифенолоксидаза служит переносчиком атомов водорода на конечных этапах процесса дыхания. Наличие такой системы дает возможность растительной клетке окислять ряд соединений (аминокислоты, аскорбиновая кислота, цитохром *c*, яблочная и лимонная кислоты и др.) уже неферментативным путем (Макаренко, Левицкий, 2013).

Фенольные соединения связаны с ростовыми процессами – прорастанием, ростом, опылением и размножением растений, регулируя ауксиновый обмен (Ковалева и др., 2007; Murphy et al., 2000; Peer, Murphy, 2008). В обзоре О.А. Макаренко и А.П. Левицкого (2013) приводятся сведения, что флавоноиды с *о*-гидроксилами в ядре В (кверцетин, мирицетин, лютеолин) выступают синергистами ауксина, стимулируя рост растений вследствие ингибирования ИУК-оксидазы, а флавоноиды с *п*-гидроксилами (апигенин, нарингенин, нарингин) как кофакторы ИУК-оксидазы обладают свойствами антагонистов ИУК и, следовательно, являются ингибиторами роста. Разные группы флавоноидов могут действовать на обмен и функции ауксинов противоположным образом. Так, у растений рода *Pisum* гликозиды кемпферола ингибируют ИУК-оксидазу, гликозиды кверцетина, напротив, активируют ее. Возможно, что функции ИУК-оксидазы фактически выполняет оксидативный фермент более широкого спектра действия – пероксидаза или каталаза, а флавоноиды выступают в роли ее кофакторов, субстратов или ингибиторов.

В последние годы накапливаются данные о флавоноидах как сигнальных молекулах на разных этапах формирования симбиоза бобовых растений с бактериями или микоризными грибами (Gould, Lister, 2006). Установлено, что низкий уровень азота в культурах бобовых стимулирует накопление флавоноидов, служащих хемоаттрактантами для клубеньковых бактерий. Эти соединения действуют как сигнальные молекулы на ранних стадиях возникновения симбиоза и скапливаются в верхушечных клетках корней в зонах роста волосков (Dixon, Paiva, 1995; Jain, Nainawatee, 2002; Changjin, Bin, 2004).

Возможно, эти вещества имеют большое значение для защиты растения от патогенов и неблагоприятных климатических факторов (Запрометов, 1993, 1996; Волынец, 2010; Vogt et al., 1994; Taylor, Hepler 1997; Xu et al., 1997; Peer, Murphy, 2008). В условиях стресса (УФ-излучение, экстремальные температуры, засуха, дефицит элементов минерального питания, техногенное загрязнение и ряд других факторов) фенольные соединения являются механизмом защиты от обширного повреждения фотосинтетического аппарата (Соловченко, Мерзляк, 2008;

Кузнецов, Прудников, 2009; Vogt et al., 1991; Waterman, 1992; Koostira, 1994; Dixon, Paiva, 1995; Gould, Lister, 2006).

Любой абиотический стресс вызывает гиперпродукцию H_2O_2 в хлоропластах, митохондриях и пероксисомах растительной клетки наряду с высвобождением указанными органеллами пероксидазы и каталазы. Значительные количества H_2O_2 диффундируют в вакуоли, где локализуются флавоноиды, которые способны эффективно обезвреживать H_2O_2 и другие активные формы кислорода (Макаренко, Левицкий, 2013; Gould, Lister, 2006). Их защитная функция осуществляется также путем образования барьеров на пути инфекции или механических повреждений (дубильные вещества, лигнины) и присущей многим из них антибиотической активности. Протекторный эффект фенольных соединений, возможно, обусловлен антиоксидантными свойствами этих соединений.

Большое внимание исследователей уделено антиоксидантной и антирадикальной активности фенольных соединений. Антирадикальная (АРА) и антиоксидантная активности (АОА) являются разными характеристиками действия одного и того же вещества – антиоксиданта (АО). Под антиоксидантом понимается любое вещество, которое, присутствуя в низких концентрациях по сравнению с концентрацией окисляемого субстрата, существенно задерживает или ингибирует его свободнорадикальное окисление.

Тип и местоположение различных заместителей в фенолах определяют антиоксидантную и антирадикальную активность (Зенков и др., 2003; Белостоцкая и др., 2010). Основной вклад в антирадикальное действие флавоноидов вносят: 3',4' - дигидрозамещение кольца В (пирокатехиновая группировка), 5,7 – дигидрозамещение кольца А; единая сопряженная π -электронная система за счет участия двойной связи гетероциклического кольца, сочетание 5-ОН-группы в кольце А, 3-ОН-группы и 4-оксогруппы (карбонильная группа $=C=O$) с наличием в кольце С двойной связи. Единственным флавоноидом, соответствующим всем перечисленным выше критериям, является кверцетин, который и проявляет самую высокую антирадикальную активность (Органическая химия..., 2008).

На примере кверцетина показано участие *o*-дигидроксизамещенного кольца В в делокализации двух свободных электронов с образованием нейтральных соединений хиноидного типа (рис. 2.3).

В других флавоноидных соединениях сочетаются лишь некоторые из вышеуказанных критериев и в зависимости от вклада общая способность к проявлению антирадикальной активности суммируется. Отмечено, что одиночная 4'-ОН- группа практически не влияет на антирадикальную активность, вследствие чего, такие соединения как кемпферол и апигенин сравнимы с соединениями, не имеющими гидроксильных групп в кольце В.

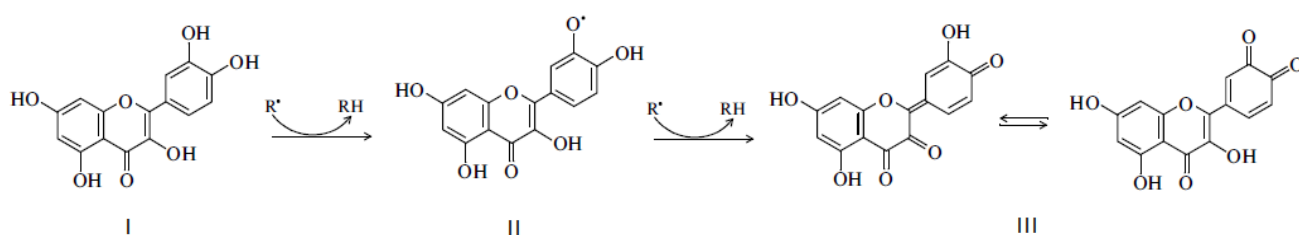


Рис. 2.3. Стабилизация радикала кверцетина. I – кверцетин, II – радикал кверцетина, III – хиноидные соединения (по Органической химии..., 2008).

В целом можно выделить три механизма, по которым осуществляется антиоксидантное действие флавоноидов: ингибирование образовавшихся АФК (радикал-ингибирующая функция); ингибирование ферментов, связанных с продуцированием АФК (фермент-ингибирующая функция); связывание переходных металлов, включенных в процессе ферментативного продуцирования свободных радикалов (хелатирующая функция). В реальных условиях, как правило, происходит интегрирование всех трех механизмов (Органическая химия..., 2008).

На высокой антиоксидантной активности флавоноидов базируется широкий спектр их фармакологических свойств. Выявлен ряд основных фармакологических свойств для флавоноидов: иммуностимулирующие, антиканцерогенные, кардиопротекторные, гепатопротекторные, геропротекторные, антитромбические, радиопротекторные, антиаллергические, противовоспалительные, противовирусные, антимутагенные (Зенков и др., 2003; Костюк, Потапович, 2004; Меньщикова и др., 2006; Корулькин и др., 2007;

Куркин и др., 2010; Тараховский и др., 2013; Harborne, Williams, 2000; Nakamura et al., 2000; Aviram, Fuhrman, 2003; Lin, Weng, 2006; Spencer, 2009; Raj, Varadwaj, 2015).

Использование антиоксидантов свидетельствует о признании научных основ и молекулярных механизмов терапевтического действия ингибиторов свободнорадикальных реакций и их направленного применения для коррекции патогенетических процессов, протекающих с участием свободных радикалов. К числу таких процессов относятся лучевая болезнь, атеросклероз, стресс, онкологические, нейродегенеративные и другие заболевания (Богданов, 2010).

Флавоноиды госсипол и таксифолин (дигидрокверцетин) проявили эффективность при лечении вируса Эбола, который вызывает тяжелую геморрагическую лихорадку у людей и приматов и не восприимчив к значительной части известных противовирусных препаратов (Raj, Varadwaj, 2015).

Исследования последних лет показали, что производные флавоноидов могут успешно использоваться при лечении нейродегенеративных заболеваний, таких как болезни Альцгеймера, Паркинсона, а также травм, связанных с инсультом. Например, эпикатехин и кверцетин, уменьшают нейротоксичность, индуцированную окислением липопротеина низкой плотности (Negre-Salvayre et al., 1991; Negre-Salvayre, Salvayre, 1992; Schroeter et al., 2001; Spencer et al., 2003). Нейрозащитные действия флавоноидов способны защищать нейроны от повреждений, вызванных нейротоксинами, подавлять нейровоспаления и содействовать улучшению памяти, обучения и познавательных функций. Такая множественность эффектов обуславливается двумя процессами - ингибированием апоптоза и улучшением периферического кровотока головного мозга, что может привести к индукции ангиогенеза и новому росту нервных клеток в гиппокампе (Spencer, 2009).

Таким образом, потребление продуктов, богатых флавоноидами, таких как ягоды и какао, на протяжении всей жизни поддерживает потенциал и ограничивает нейродегенерацию, ассоциированную с различными

неврологическими расстройствами, и предотвращает или обращает вспять аномальные ухудшения когнитивных функций (Spencer, 2009).

М.В. Engler и М.М. Engler (2006) отмечают, что из растительных источников какао и шоколад наиболее богаты флавоноидами с высокой антиоксидантной активностью, эффективно влияющих на сердечно-сосудистые свойства - расширение сосудов и снижение артериального давления, ингибирование тромбоцитов.

Катехинами и процианидинами богат чай (листья *Camellia sinensis*). Как показали исследования, проведенные в Аргентине, общее содержание полифенолов и антиоксидантная активность выше в листьях зеленого чая по сравнению с черным (Anesini et al., 2008).

Основными источниками флавоноидов для человека являются фрукты, ягоды, овощи, хлебные злаки, орехи, соя и соевая продукция, какао-бобы и шоколадная продукция, оливки и оливковое масло, виноградное вино, чай.

В мировой практике уделяется большое внимание изучению уровней потребления флавоноидов с пищей в разных странах и географических регионах. Данные варьируют в широком диапазоне от 50 до 800 мг/день/персону. В Дании среднее поступление флавоноидов с пищей составляет 28 мг/день, в Нидерландах – 23 мг/день, из которых 16 мг приходится на кверцетин. Преобладающими источниками являются чай, лук и яблоки. В Финляндии, так называемая финская диета, при суточном уровне 55 мг/день основной вклад вносят фрукты, чай, вино, овощи, ягоды. В ряде стран с наиболее высокой культурой потребления флавоноидов, например, в Японии уровень составляет 68 мг/г и обусловлен заметным вкладом потребления чая, овощей и фруктов (японская диета). При этом отмечается высокое потребление японцами изофлавоноидов от 20 до 240 мг/день (соевые продукты) (Костюк, Потапович, 2004; Органическая химия..., 2008; Robards, Antonovich, 1997).

Эпидемиологические исследования флавоноидов показали обратную корреляцию между употреблением флавоноидов и смертностью от сердечно-сосудистых заболеваний, снижением риска онкологических заболеваний и

заболеваний, связанных с процессами старения (Органическая химия..., 2008; Neuhouser, 2004).

Поскольку обогащенная флавоноидами пища имеет неоспоримо важное значение для здоровья и защиты от многих заболеваний, то особую актуальность приобретает задача поиска новых источников растительного сырья с высоким содержанием фенольных соединений.

2.2. Фенольный состав *Pentaphylloides fruticosa*

Биохимическому составу *P. fruticosa* посвящено сравнительно немного работ. С использованием общих химических реакций, методов хроматографии, ядерной, масс- и УФ-спектроскопии установлены основные группы биологически активных веществ (БАВ): флавоноиды и фенолкарбоновые кислоты (Bate-Smith, 1961; Запрометов, Бухлаева, 1968; Федосеева, 1979; Ганенко и др., 1988, 1991; Шкель и др., 1997; Miliauskas et al., 2004; Николаева, 2007), дубильные вещества (Вильф, 1925, Телятьев, Тюнина, 1971); тритерпеновые компоненты (Le Men, Pourrat, 1955; Ганенко и др., 1989,) аминокислоты (Сыева, 2003; Николаева, 2007), алифатические кислоты (Николаева, 2012; Кукина, Сальникова, 2013).

Как следует из литературных данных, *P. fruticosa* относится к растениям, продуцирующим значительное количество флавоноидов, в основном флавонолов, содержание которых варьирует от 0.7 до 6.0 % (Триль и др., 1995; Николаева и др., 2001; Храмова, 2014; Tomczys et al., 2010). Литовскими и нидерландскими учеными (Miliauskas et al., 2004) установлено, что из двенадцати соединений фенольной природы, выделенных и идентифицированных из цветков *Potentilla fruticosa* (= *Pentaphylloides fruticosa*), наиболее высокую антиоксидантную активность проявили эллаговая кислота, катехин, производные кверцетина и кемпферола, в связи с чем, именно этой группе соединений было уделено наибольшее внимание в данном исследовании.

Предварительные количественные определения флавоноидов в образцах *P. fruticosa* показали, что наиболее богаты этими веществами листья и цветки (от 2.0 до 4.0 %), в стеблях их меньше (около 0.5 %).

В работе использовали растения *P. fruticosa*, собранные в июле 1991 года в фазе цветения в окрестностях с. Онгудай Онгудайского района Республики Алтай.

Высушенное воздушным способом сырье измельчали и просеивали через сито с диаметром отверстий 2 – 5 мм. Экстракт получали обработкой измельченной надземной части растения 70 % этанолом трижды на водяной бане с обратным холодильником в течение 30 мин. при температуре 80-85°C и соотношении сырье-экстрагент 1:10. Полученные извлечения объединяли и упаривали под вакуумом, к остатку добавляли горячую воду и после охлаждения из водной фазы с помощью хлороформа удаляли неполярные соединения (хлорофилл, каротиноиды, эфирное масло, смолы, жиры, стерины и другие липофильные вещества). Агликоны извлекали из водной фазы петролейным эфиром. Далее растворитель из очищенного водного экстракта удаляли на ротационном испарителе, полученный остаток сушили до порошкообразного состояния в вакуум-сушильном шкафу.

Для разделения суммы агликонов использовали колоночную хроматографию. Навеску (1 г) полученного порошка растворяли в 50 мл 70 %-ного этанола, смешивали с 10 г полиамида, высушивали в вакууме досуха, затем наносили в виде взвеси в хлороформе на колонку (диаметр 3 см) с 40 г полиамида. Элюирование веществ проводили с помощью хлороформа, а затем смесью хлороформа с этиловым спиртом в соотношении 95:5, отбирая фракции элюата по 50 мл. Качественный состав фракций контролировали методом бумажной хроматографии в системе растворителей: уксусная кислота – муравьиная кислота – вода (10:2:3, по объему). Фракции, содержащие индивидуальные агликоны (положительная цианидиновая проба по E.G. Bryant (1950), объединяли и упаривали досуха.

Выделенные агликоны по значениям R_f в различных системах

растворителей, характеру окраски пятен при сравнении со стандартными образцами, УФ-спектрам и температуре плавления идентифицированы как кемпферол и кверцетин.

Агликон 1: кристаллы в виде желтых игл с Т.пл. 280.0 – 282.5°C, УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 269 и 366 нм, $R_f = 0.14$ в системе изопропанол : муравьиная кислота : вода (2:5:5), $R_f = 0.58$ в системе уксусная кислота : муравьиная кислота : вода (10:2:3), $R_f = 0.42$ в системе хлороформ : уксусная кислота (3:2), $R_f = 0.13$ в системе 30% уксусная кислота. Агликон 1 идентифицирован как кемпферол.

Агликон 2: кристаллы в виде желтых игл с Т.пл. 312.0 – 313.5°C, УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 258 и 373 нм. $R_f = 0.09$ в системе изопропанол : муравьиная кислота : вода (2:5:5), $R_f = 0.40$ в системе уксусная кислота : муравьиная кислота : вода (10:2:3), $R_f = 0.14$ в системе хлороформ : уксусная кислота (3:2), $R_f = 0.09$ в системе 30% уксусная кислота. Агликон 2 идентифицирован как кверцетин.

Гликозиды флавонолов из водной фазы после извлечения из нее агликонов многократно экстрагировали этилацетатом. Объединенные этилацетатные извлечения сушили безводным натрия сульфатом. После удаления растворителя проводили сравнение качественного состава этилацетатных экстрактов методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) на пластинках Silufol-254 UV в системе растворителей бензол-этанол (92:8, по объему). Время проведения хроматографии 35-40 мин.

На хроматограмме отмечено 7 пятен (рис.2.4). Все отмеченные пятна обозначены номерами 1-7 в порядке увеличения их полярности.

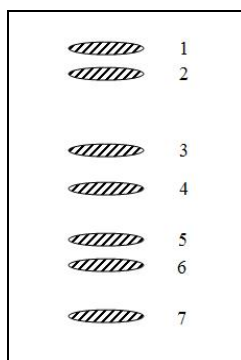


Рис 2.4. Схема тонкослойной хроматограммы экстракта *Pentaphylloides fruticosus* в системе растворителей бензол-этанол (92:8): 1 – дигидроизопренильный эфир галловой кислоты; 2 – кверцетин; 3 – астрагалин; 5–кверцитрин; 6 – изокверцитрин

Идентифицированы 4 компонента. Для разделения компонентов 1 и 2 часть этилацетатной вытяжки хроматографировали на колонке с сорбентом PorosilWaters (50-100 мкм) в соотношении 1:30. Элюируя смесью пентандиэтиловый эфир (1:4), получили следовые количества неидентифицированного соединения (компонент 1). Элюированием диэтиловым эфиром выделили кверцетин (компонент 2).

Идентификацию компонентов осуществляли с помощью их спектров ЯМР ^1H и ^{13}C (прибор AC Bruker) в виде 5-10 % растворов в ДМСО- d_6 и ацетоне- d_6 .

Компонент 1 (рис.2.4), содержащийся в экстракте в следовых количествах выделяющийся в виде примеси к компоненту 2, полностью идентифицировать не удалось. По данным спектров ЯМР ^1H и ^{13}C , это соединение предположительно является дигидроизопренильным эфиром галловой кислоты.

Компонент 2 (рис.2.4) по данным спектров ЯМР ^1H и ^{13}C идентифицирован как 3,5,7,3',4'-пентагидроксифлавоон (кверцетин), подробно описанный выше. Спектр ЯМР ^{13}C идентичен литературному (Agrawal, 1989).

С целью выделения и идентификации других флавоноидных компонентов этилацетатный экстракт после отделения агликонов хроматографировали методом препаративной ТСХ на закрепленном слое кизельгеля G (40 – 100 мкм), смешанного с гипсом в соотношении 1:20, элюент бензол-этанол (95:5), толщина слоя 0.5 мкм. В результате получили 3 различные по полярности фракции. Первая из них практически полностью состояла из одного флавонолгликозида (компонент 3), спектральные данные которого совпадали с таковыми для кемпферол-3-О- β -D-глюкопиранозида (астрагалина).

Компонент 3 (рис.2.4): ^1H ЯМР-спектр (ДМСО- d_6 , 200 МГц): 7.96 (д, J 9 Гц, 2H, H-3' и H-5'), 7.35 (д, J 9 Гц, 2H, H-2' и H-6'), 6.31 (д, J 2.5 Гц, 1H-8), 6.09 (д, J 2.5 Гц, 1H-6), 5.41 (д, J 6.5 Гц, аномерный протон глюкозы), 3.3–3.6 м (протоны сахарной части). Данный компонент идентифицирован как кемпферол-3-О- β -D-глюкопиранозид (астрагалин) (Agrawal, 1989).

Одна из более полярных фракций содержала два хроматографически трудноразделимых компонента. Их разделение осуществляли методом обращено-

фазовой ВЭЖХ на приборе Waters-600E. Условия хроматографирования: элюент - раствор, содержащий от 10 до 90 % ацетонитрила в воде; колонка Lichrospher 100-RP-18 (7-10 мкм, 250×4 мм), градиент 10-90 % ацетонитрила в воде с добавкой 0.05 М ацетата триэтиламина, pH 4.3, метод обнаружения соединений – УФ-детекция при λ 260 нм, скорость потока элюента – 1 мл/мин. Чувствительность – 0.5 мкг/мл. В результате выделили две фракции, обогащенные каждым из компонентов.

Идентификацию соединений осуществляли по их спектрам ЯМР ^1H и ^{13}C , записанных для 5-10 %-ных растворов в ДМСО- d_6 и ацетоне- d_6 .

Менее полярный компонент (5) идентифицирован как кверцетин-3-О- α -L-рамнопиранозид (кверцитрин).

Компонент 5 (рис. 2.4): ^{13}C -ЯМР-спектр (ДМСО- d_6 , 50.32 Гц): Агликоновая часть: 177.66 (с, С-4), 156.83 и 156.16 (сс, С-2 и С-9), 161.27 (с, С-5), 148.91 (с, С-4'), 145.40 (с, С-3'), 133.34 (с, С-3'), 121.71 (д, С-6'), 120.95 (с, С-1'), 115.95 (д, С-2' или С-5'), 103.54 (с, С-10), 99.23 (д, -6), 93.90 (д, С-8). Сахарная часть: 101.66 (д, С-1''), 71.89 (д, С-4''), 70.90 (д, С-3''), 70.72 (д, С-2''), 70.42 (д, С-5''), 17.93 (д, С-6''). Данное соединение идентифицировано как кверцетин-3-О- α -L-рамнопиранозид (кверцитрин) (Agrawal, 1989).

Более полярный компонент (6) идентифицирован как кверцетин-3-О- β -D-глюкопиранозид (изокверцитрин).

Компонент 6 (рис. 2.4): ^1H ЯМР-спектр (ДМСО- d_6 , 200 МГц): 7.63 (дд, J 8.5 и 2 Гц, 1H-6'), 7.55 (д, J 2.5 Гц, 1H-2') 6.87 (д, J 8.5, 1H-6'), 6.48 (д, J 2 Гц, 1H-8), 6.16 (д, J 6.5 Гц, аномерный протон глюкозы), 3.20-4.35 (протоны сахарной части). ^{13}C -ЯМР-спектр (ДМСО- d_6 , 50,32 Гц): Агликоновая часть: 177.44 (с, С-4), 165.86 (с, С-7), 156.55 (сс, С-2 и С-9), 161.27 (с, С-5), 149.04 (с, С-4'), 145.11 (с, С-3'), 133.72 (с, С-3), 121.99 (д, С-6'), 120.93 (с, С-1'), 115.61 (дд, С-2' и С-5'), 103.52 (с, С-10), 99.22 (д, С-6), 93.90 (д, С-8). Сахарная часть: 100.02 (д, С-1''), 77.31 (д, С-5''), 76.65 (д, С-3''), 74.26 (д, С-2''), 70.42 (д, С-4''), 60.83 (д, С-6''). По данным спектров компонент 6 идентифицирован как кверцетин-3-О- β -D-глюкопиранозид (изокверцитрин) (Agrawal, 1989).

Два флавонолгликозида – изокверцитрин и астрагалин обнаружены и идентифицированы нами в надземной части *P. fruticosa* впервые (совместно с сотрудниками НИОХ им. Н.В. Ворожцова СО РАН, г. Новосибирск) (Шкель и др., 1997).

Следует отметить, что впоследствии в 2004 г. наличие изокверцитрина в цветках *P. fruticosa* подтверждено литовскими и нидерландскими учеными (Miliauskas et al., 2004).

В 2009 г. методом ВЭЖХ на жидкостном хроматографе Agilent 1200 (Agilent Technologies, США) с диодно-матричным детектором исследованы гидролизаты и водно-спиртовые экстракты из листьев, цветков и стеблей *P. fruticosa* из природной ценопопуляции (Республика Алтай, Онгудайский р-н, окр. с. Каракол) и интродукционного участка ЦСБС. На интродукционном участке растения выращены из семян, собранных в той же природной ценопопуляции в окр. с. Каракол Онгудайского района.

В гидролизатах водно-этанольных экстрактов из надземных органов дикорастущих и интродуцированных растений *P. fruticosa*, полученных в результате кислотного гидролиза, установлены 2 агликона (рис.2.5), идентифицированных как кверцетин и кемпферол путем сопоставления времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временами удерживания пиков стандартных образцов, УФ-спектрами и литературными данными (Bate-Smith, 1961; Федосеева, 1979, Шкель и др., 1997, Miliauskas et al., 2004).

Исследование водно-этанольных экстрактов из листьев *P. fruticosa*, произрастающего в природной ценопопуляции и выращенного в культуре, показало наличие не менее 17 соединений фенольной природы (рис.2.6).

Сравнительный анализ хроматограмм экстрактов из надземных органов показал, что качественный состав фенольного комплекса *P. fruticosa*, выращенного в условиях интродукции, не изменился по сравнению с природной популяцией (рис. 2.6).

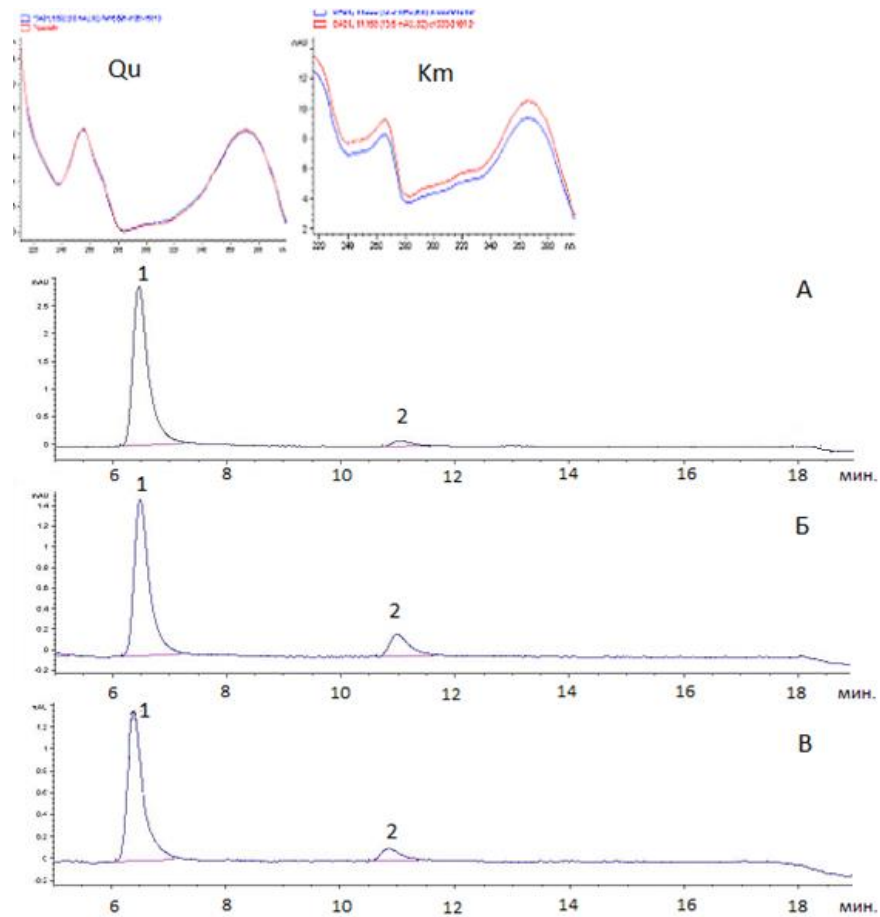


Рис. 2.5. Хроматограммы гидролизатов листьев (А), цветков (Б) и стеблей (В) *Pentaphylloides fruticososa*. 1- кверцетин ($t_R=6,46$ мин.), 2- кемпферол ($t_R=11,05$ мин.). По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность.

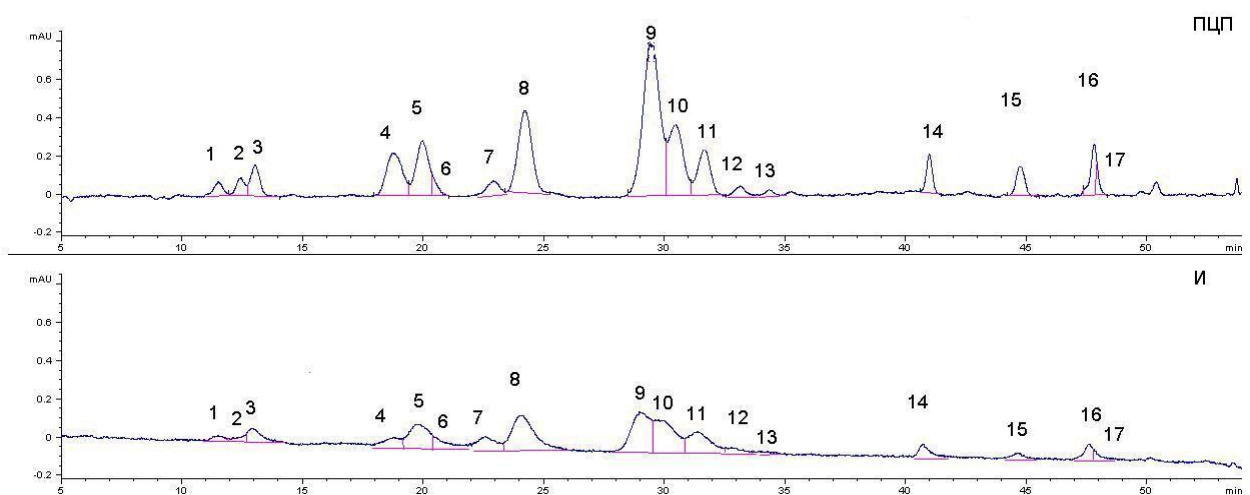


Рис.2.6. Хроматограммы экстрактов из листьев *Pentaphylloides fruticososa* из природы (ПЦП) и в культуре (И). 4 - гиперозид ($t_R=18,77$ мин.), 5 - изокверцитрин ($t_R=19,83$ мин.), 6 – рутин ($t_R=20,95$ мин.), 7 – эллаговая кислота ($t_R=22,56$ мин.), 8 – гликозид эллаговой кислоты ($t_R=24,12$ мин.), 9 – авикулярин ($t_R=28,96$ мин.), 11 - кверцитрин ($t_R=31,35$ мин.), 12 – астрагалин ($t_R=32,54$ мин.), 14 – кверцетин ($t_R=40,73$ мин.), 17 – кемпферол ($t_R=48,28$ мин.). 1-3, 10, 13, 16 – компоненты флавоноидной природы. По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность.

Идентифицированы шесть флавонолгликозидов – гиперозид (компонент 4), изокверцитрин (компонент 5), рутин (компонент 6), авикулярин (компонент 9), кверцитрин (компонент 11) и астрагалин (компонент 12), два агликона – кверцетин (компонент 14) и кемпферол (компонент 17), а также эллаговая кислота (компонент 7) и ее гликозид (компонент 8) на основании полученных в процессе хроматографирования в режиме *on-line* спектральных данных (масс- и УФ-спектроскопии) и сопоставления времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временами удерживания пиков стандартных образцов.

Гиперозид (кверцетин-3-β-D-галактопиранозид) на хроматограмме пик 4. $C_{21}H_{20}O_{12}$. УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 257, 266 пл, 360 нм (рис.2.7).

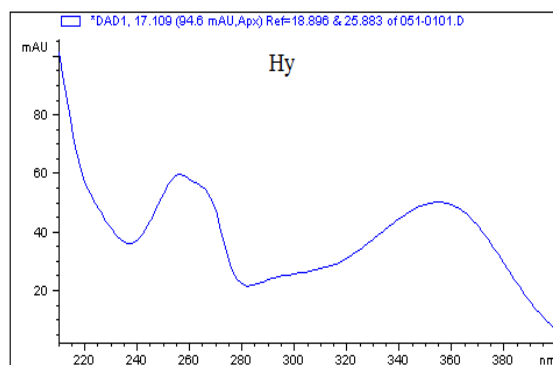


Рис2.7. УФ-спектр гиперозида (в метаноле)

Изокверцитрин (кверцетин-3-β-D-глюкопиранозид), пик 5. $C_{21}H_{20}O_{12}$ УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 259, 266 пл., 358 нм (рис.2.8).

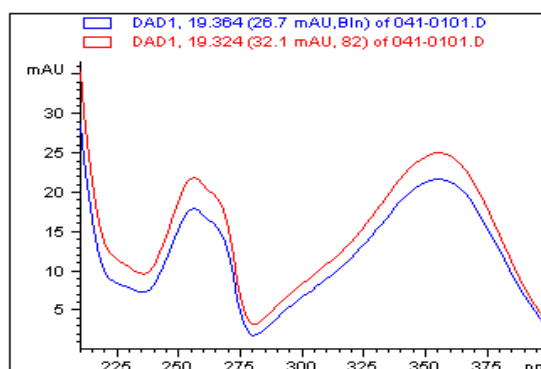


Рис. 2.8. УФ-спектр изокверцитрина (в метаноле)

Сложный эфир эллаговой кислоты, связанной с глюкозой (пик 8). Масс-спектр (m/z): 498,04.

Рутин (кверцетин-3- β -рутинозид), пик 6. $C_{27}H_{30}O_{16}$. Масс-спектр (m/z): 434.09, что отвечает брутто-формуле $C_{27}H_{30}O_{16}$; УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 257, 266 пл., 362 нм (рис.2.9).

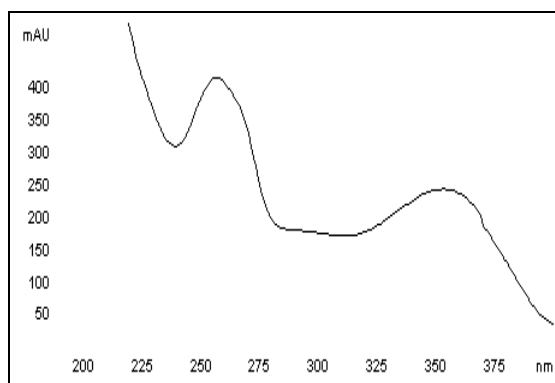


Рис.2.9. УФ-спектр рутина (в метаноле)

Эллаговая кислота (пик 7). Масс-спектр (m/z): 301,02, что отвечает брутто-формуле $C_{14}H_6O_8$; УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 254, 368 нм (рис. 2.10).

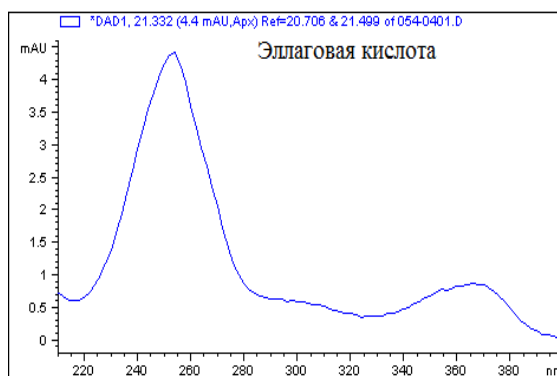


Рис.2.10. УФ-спектр эллаговой кислоты (в метаноле)

Авикулярин (кверцетин-3- α -D-арабинофуранозид), пик 9. $C_{20}H_{18}O_{11}$ УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 262, 274пл., 360 нм (Рис.2.11).

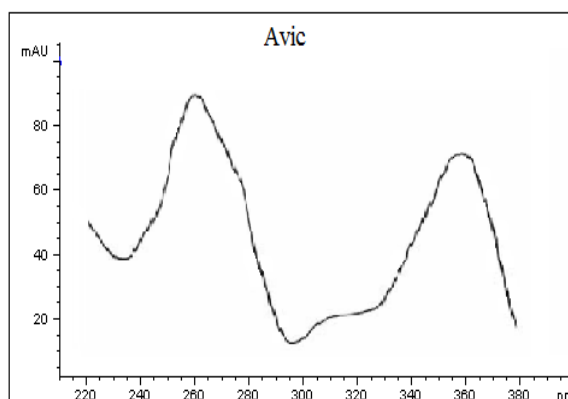


Рис.2.11. УФ-спектр авикулярина (в метаноле)

Кверцитрин (кверцетин-3- α -L-рамнопиранозид), пик 11. $C_{21}H_{20}O_{11}$. УФ-спектр: $\lambda_{\max}$ 262, 274пл., 352 нм (рис. 2.12).

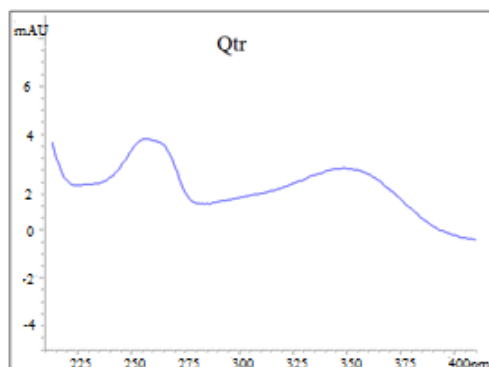


Рис.2.12. УФ-спектр кверцитрина (в метаноле)

Астрагалин (кемпферол-3-О- β -D-глюкопиранозид), пик 12: $C_{21}H_{20}O_{11}$, Молекулярная масса 448.38. $\lambda_{\max}$ 267.5, 297 и 351 нм (рис.2.13).

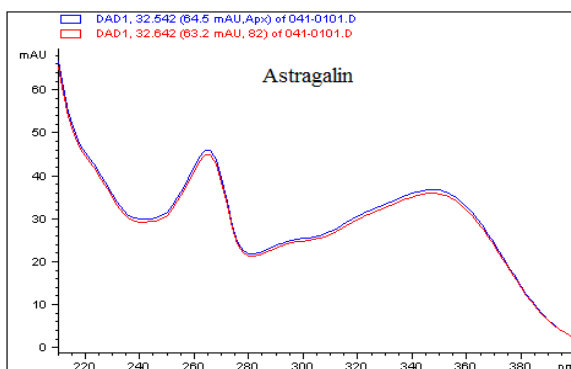


Рис.2.13. УФ-спектр астрагалина (в метаноле)

В процессе хроматографирования в режиме «on-line» зарегистрированы УФ-спектры компонентов 1-3, 10, 13, 15, 16. Для этих компонентов характерно поглощение в УФ-видимой области спектра, при этом спектр поглощения содержит две полосы, одна из которых находится в низковолновой (250–290 нм) части (полоса II), другая — в более длинноволновой (340–380 нм) (полоса I). На основании этих данных все компоненты отнесены к флавоноидным структурам.

Проведен сравнительный анализ хроматограмм экстрактов из листьев, цветков и стеблей *P. fruticosa*, в результате которого выявлено их сходство (рис.2.14).

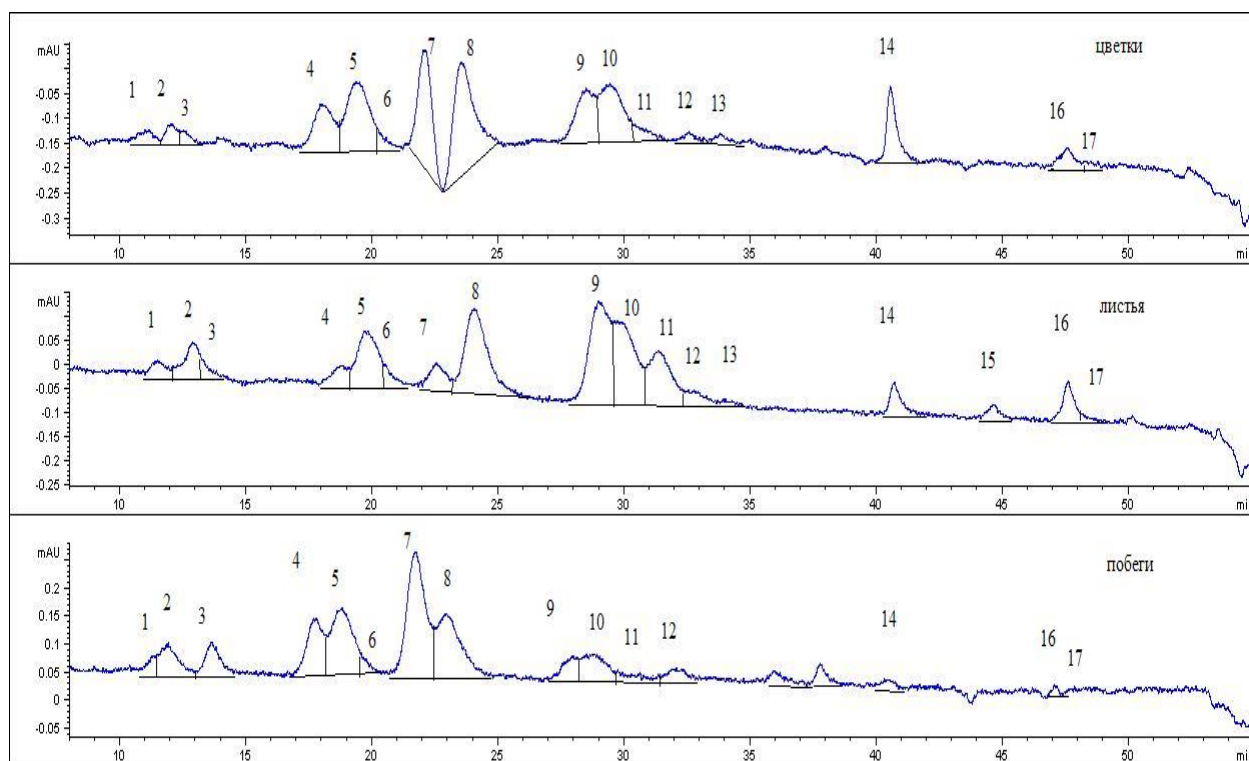


Рис.2.14. Хроматограммы водно-этанольных экстрактов из надземных органов *Pentaphylloides fruticosa*. 4 - гиперозид ($t_R=18.77$ мин.), 5 - изокверцитрин ($t_R=19.83$ мин.), 6 – рутин ($t_R=20.95$ мин.), 7 – эллаговая кислота ($t_R=22,56$ мин.), 8 – гликозид эллаговой кислоты ($t_R=24.12$ мин.), 9 – авикулярин ($t_R=28.96$ мин.), 11 - кверцитрин ($t_R=31.35$ мин.), 12 – астрагалин ($t_R=32.54$ мин.), 14 – кверцетин ($t_R=40.73$ мин.), 17 – кемпферол ($t_R=48.28$ мин.). 1-3, 10, 13, 16 – компоненты флавоноидной природы. По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность.

На основе вышеизложенного материала можно сделать следующие выводы по фенольному составу *P. fruticosa*:

1. В гидролизатах экстрактов из надземных органов *P. fruticosa*, образующихся после кислотного гидролиза, обнаружены и идентифицированы 2 агликона - кверцетин и кемпферол.
2. В водно-этанольных экстрактах *P. fruticosa* обнаружены агликоны – кверцетин и кемпферол, флавонолгликозиды – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин, астрагалин, эллаговые соединения – эллаговая кислота и ее гликозид. Два флавонолгликозида (изокверцитрин и астрагалин) из исследуемого растения выделены и идентифицированы нами впервые.
3. Фенольный состав надземных органов дикорастущего и интродуцированного *P. fruticosa* идентичен.

ГЛАВА 3. ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ РОДА *PENTAPHYLLOIDES* АЗИАТСКОЙ РОССИИ

3.1 Фенольный состав видов рода *Pentaphylloides* и его таксономическое значение

В азиатской части России встречаются 5 видов рода *Pentaphylloides*: *P. fruticosa*, *P. davurica*, *P. mandshurica*, *P. parvifolia* и *P. gorovoii*.

Сведения о химическом составе видов рода *Pentaphylloides* представлены в литературе неравномерно. В большей степени изучен *P. fruticosa*, который содержит тритерпеноиды (Ганенко, Семенов, 1989; Le Men, Pourrat, 1955), стероиды (Ганенко и др., 1991), фенолкарбоновые кислоты (Федосеева, 1979), флавоноиды (Запрометов, Бухлаева, 1968; Телятьев, Тюнина, 1971; Федосеева, 1979; Ганенко и др., 1988, 1991; Шкель и др., 1997; Николаева, 2007; Bate-Smith, 1961; Miliauskas et al., 2004), дубильные вещества (Телятьев, Тюнина, 1971). Имеется информация о наличии флавоноидов и эллаговых соединений в растениях *P. parvifolia* (Чайка и др., 1973; Николаева, 2007; Храмова, 2013). У *P. davurica*, *P. mandshurica* и *P. gorovoii* установлены флавонолы – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин, кверцетин и рамнетин, а также два эллаговых соединения (эллаговая кислота и ее гликозид), у *P. mandshurica* и *P. gorovoii* обнаружен астрагалин, у *P. davurica* и *P. mandshurica* – кемпферол (Храмова, Андышева, 2014; Андышева и др., 2015).

Химическое исследование растений является неотъемлемой частью таксономического метода, позволяющего рассматривать целые роды и семейства в глобальном масштабе (Блажей, Шутый, 1977). Для таксономии наличие или отсутствие вещества в растении всегда имеет положительное значение, а химический анализ позволяет объективно оценить и интерпретировать данные. Значительная часть современных исследований по хемосистематике выполнена с использованием фенольных соединений, и в частности, флавоноидов. Именно эта группа фенольных соединений характеризуется универсальным

распространением в растениях, значительным структурным разнообразием, химической устойчивостью и возможностью достаточно легкой и быстрой идентификации по сравнению с другими группами (Пименов, Борисова, 1987; Высочина, 2004; Harborne, 1977; Wilkes, Glasl, 2001; Wink, 2003). Они могут быть хорошими таксономическими маркерами, практически, на всех уровнях – от порядков до разновидностей (Высочина, 2004; Harborne, 1977; Julkunen-Tiitto et al., 1996; Robards, Antonovich, 1997; Laitinen, 2003; Williams et al., 2003; Wink, 2003; Raucher, 2006).

Материалом для исследования были растения рода *Pentaphylloides*, произрастающие в Сибири и на Дальнем Востоке. Образцы 1, 2, 4, 6-11, 29 собраны Е.В. Андышевой, образец 3 – В.А. Бакалиным.

Образцы *P. fruticosa* отобраны из пяти географически отдаленных местонахождений, три из которых находятся на Дальнем Востоке, одно в Забайкалье и одно на Алтае (подробное описание ценопопуляций дано в приложении 1). Образец 1 собран в Бурейском р-не Амурской обл. на крупноглыбистых обнажениях над р. Бурей, образец 2 – в Тындинском р-не Амурской обл. в лиственнично-березовом лесу, образец 3 – в Омсукчанском р-не Магаданской обл. на горе Каменный Венец, образец 4 – в Тунгокоченском р-не Забайкальского края в березово-лиственничном лесу и образец 5 – в Онгудайском р-не республики Алтай на пойменном остепненно-злаковом деградированном лугу.

Образцы *P. davurica* собраны в четырех природных популяциях Приморского края (Дальний Восток), две из которых находятся на хр. Чандалаз на открытых известковых скалах и на известковых обнажениях (образцы 6 и 7), одна – на известковых обнажениях на вершине горы Брат (образец 8) и одна – на известковом рифе (образец 9).

Образцы *P. mandshurica* отобраны из двух местонахождений в Приморском крае в Сихотэ-Алиньском биосферном заповеднике. Один образец собран на крупноглыбистой заросшей осыпи в урочище Голубичное, утес Замок (образец 10), второй (образец 11) – на скальных обнажениях в окрестности пос. Терней.

Образцы *P. parvifolia* собраны из 5 природных ценопопуляций в Республике Алтай в окрестностях с. Иня и с. Малый Яломан Онгудайского р-на (образец 12).

Образцы *P. gorovoi* собраны в Ольгинском районе Приморского края, в трещинах отвесных скал Милоградовских водопадов (образец 29).

Исследование фенольного состава показало, что в экстрактах из листьев изучаемых видов содержится не менее 32 соединений (рис. 3.1). На основании полученных спектральных данных (УФ- и масс-спектропии) и сопоставления времен удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов с временем удерживания пиков стандартных образцов установлены шесть флавонолгликозидов – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин и астрагалин, три агликона – кверцетин, кемпферол и рамнетин (кверцетин 7-метилловый эфир), а также эллаговая кислота и ее гликозид. Остальные компоненты (1-4, 10, 12, 15-20, 23-26, 28-30) отнесены к флавоноидным структурам на основании УФ-спектров, зарегистрированных в режиме «on-line» в процессе хроматографирования.

Сравнительный анализ хроматограмм водно-этанольных экстрактов из листьев показал, что максимальное число компонентов обнаружено у *P. davurica* (18-26 компонентов в зависимости от органа) и у *P. mandshurica* (19-25 компонентов), наименьшее – у *P. parvifolia* (15-20 компонентов) (табл. 3.1). Компоненты 1-3 присутствуют в надземных органах всех исследуемых видов. В листьях *P. davurica* вне зависимости от места произрастания дополнительно выявлен компонент 4, а у *P. fruticosa* – компонент 10. Гиперозид, изокверцитрин, рутин, эллаговая кислота и ее гликозид, а также авикулярин свойственны всем 10-ти образцам изученных видов вне зависимости от места происхождения. Кверцитрин установлен в растениях *P. mandshurica*, *P. davurica*, в забайкальских и алтайских образцах *P. fruticosa*, но не выявлен в листьях некоторых дальневосточных представителей *P. fruticosa*.

Кверцитрин и компонент 12 не найден у *P. parvifolia*, что выделяет его среди исследуемых видов. Астрагалин отсутствует в листьях и стеблях *P. davurica*.

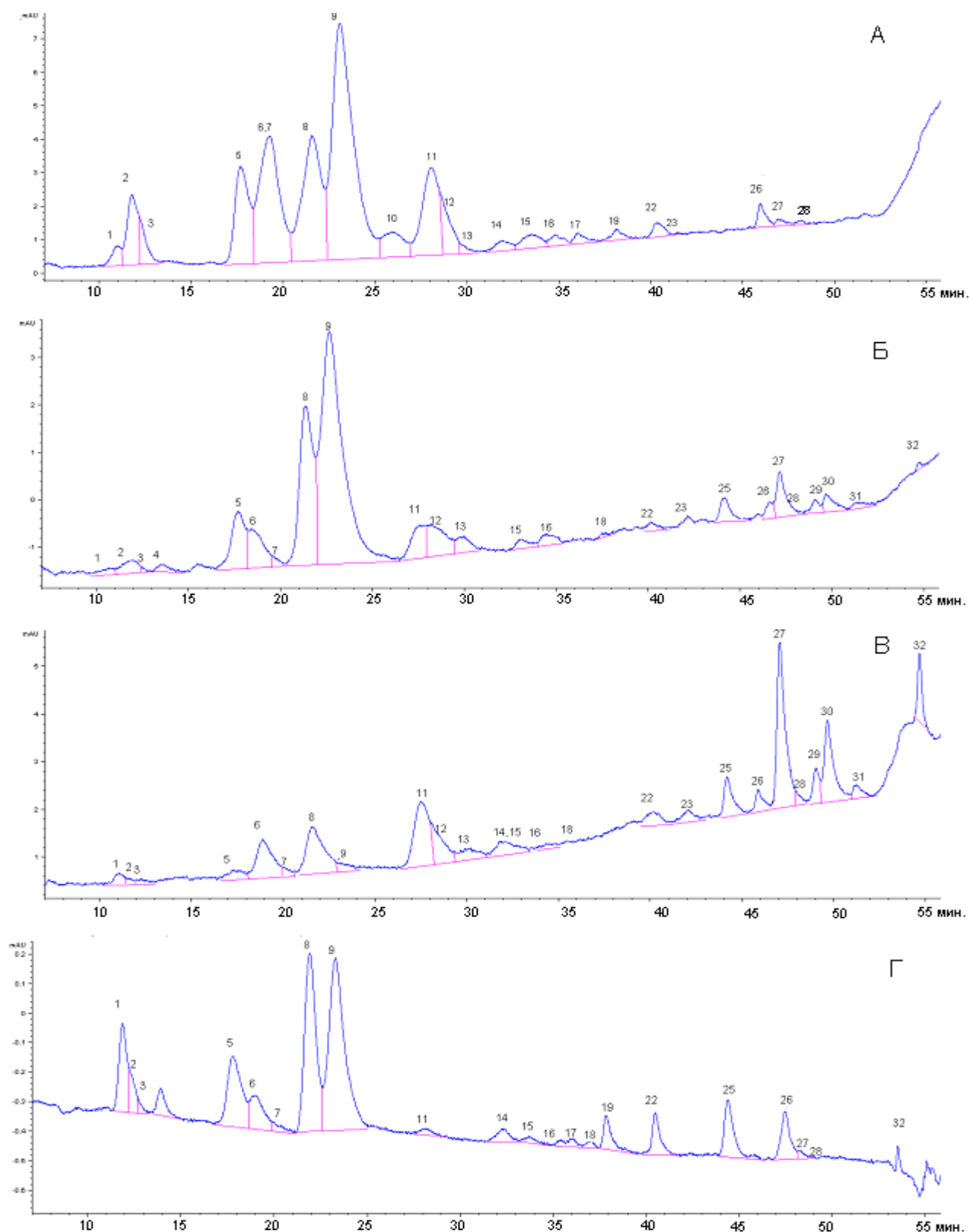


Рис. 3.1. Хроматограммы экстрактов листьев видов рода *Pentaphylloides*.

А - *P. fruticosa*, Б - *P. davurica*, В - *P. mandshurica*, Г - *P. parvifolia*.

По оси абсцисс: 5 – гиперозид (Hy), 6 – изокверцитрин (Isqtr), 7 – рутин (Ru), 8 – эллаговая кислота (El), 9 – гликозид эллаговой кислоты (ethEl), 11 – авикулярин (Avik), 13– кверцитрин (Qtr), 14–астрагалин (Astr), 22 – кверцетин (Qu), 28 – кемпферол (Km), 32 – рамнетин (Rha), 1-4, 12, 15-21, 23-27, 29-31 –компоненты флавоноидной природы. По оси ординат: оптическая плотность.

Состав фенольных соединений у представителей рода *Pentaphylloides*

Фенольные компоненты	<i>P. fruticosa</i>		<i>P. davurica</i>		<i>P. mandshurica</i>		<i>P. parvifolia</i>		<i>P. gorovoi</i>
	л.	цв.	л.	цв.	л.	цв.	л.	цв.	л.*
1	0.59	0.42	0.25	0.21	0.19	0.13	0.86	0.28	0.33
2	1.38	1.05	0.31	0.52	0.14	0.19	0.28	0.33	0.43
3	0.81	0.75	0.30	0.39	0.02	0.25	0.30	0.52	
4			0.30						
гиперозид	2.44	3.78	1.69	0.88	0.17	0.14	1.32	1.01	1.20
изокверцитрин	2.85	4.84	1.18	2.44	0.79	1.34	0.55	0.79	2.62
рутин	0.14		0.21	0.11	0.11		0.18		
эллаговая кислота	2.12	1.96	3.01	2.20	0.94	2.73	6.26	12.19	2.05
гликозид эллаг. к-ты	7.5	5.55	9.47	3.95	0.44	0.96	7.93	5.11	0.15
10	0.33	0.13							
авикулярин	4.4	1.59	0.84	0.65	1.50	0.64	0.12	0.18	2.68
12	1.29	0.70	0.77	0.40	0.68	0.43			1.27
кверцитрин	0.42	0.13	0.49	1.12	0.30	0.11			1.93
астрагалин	0.33	0.34		2.47	0.29	4.80	0.24	0.31	0.22
15	0.23	0.11	0.15	2.51	0.03	1.32	0.10	0.07	
16	0.05		0.54	0.21	0.06		0.09	0.14	
17	0.1					0.10	0.08	0.25	
18				0.22	0.07	0.35	0.09	0.05	
19	0.03			0.15			0.33	0.53	0.25
20				0.06		0.13			0.34
21				0.13		0.14			0.74
кверцетин	0.26	0.20	0.12	0.07	0.14	0.10	0.37	0.19	0.19
23	0.09		0.08	0.08	0.17	0.09			0.38
24									0.13
25	0.5	0.13	0.34	0.22	0.63	0.41	0.63	0.08	1.64
26	0.37	0.59	0.17	0.85	0.39	1.45	0.52		0.15
27	0.17	0.22	0.32	0.47	2.00	0.99	0.05		2.12
кемпферол	0.07	0.06	0.01	0.04	0.08	0.05	0.05		
29			0.14		0.39	0.19			
30		0.12	0.09		0.99	0.34			0.50
31			0.04	0.07	0.07				3.65
рамнетин			0.02	0.05	0.29	0.20	0.09		0.18
Количество компонентов	23	19	24	26	25	25	21	16	22

Примечание: * - по Андышевой и др., 2015;

 – главный компонент ($C \geq 1.0$ мг/г);
 – минорный компонент ($1.0 \geq C \geq 0.1$ мг/г);
 – в следовых количествах ($C \leq 0.1$ мг/г);
 – компонент не обнаружен.

Компонент 16 не отмечен в цветках *P. fruticosa* и *P. mandshurica*, стеблях растений всех видов. Компонент 17 обнаружен у *P. parvifolia* и в листьях *P. fruticosa*, компонент 18 – в листьях и цветках *P. mandshurica* и *P. parvifolia*, цветках *P. davurica*. Компонент 19 выявлен у *P. parvifolia* и в цветках *P. davurica*. Компоненты 20 и 21 отмечены в цветках *P. mandshurica* и *P. davurica*. Для листьев *P. mandshurica* и *P. davurica* характерны компоненты 29-31, *P. parvifolia* – компоненты 29 и 30, *P. gorovoii* – 30 и 31. Свободный рамнетин свойственен всем образцам, за исключением *P. fruticosa*. Кверцетин обнаружен у всех изучаемым видов. Компонент 23 найден у *P. fruticosa*, *P. mandshurica*, *P. davurica* и *P. gorovoii*, а компоненты 25, 26 и 27 обнаружены во всех образцах. Кемпферол не найден в листьях *P. gorovoii*.

На основе хроматографических данных были рассчитаны коэффициенты парного (РА) и группового сходства (GA) (Ellison et al., 1962; Suresh, Pandey, 2003) по следующим формулам:

$$РА = \frac{\text{количество компонентов, общих в видах 1 и 2}}{\text{общее количество компонентов}} \quad (3.1)$$

$$GA = \Sigma РА + 100 \quad (3.2)$$

Наибольшее сходство по 32 компонентам (88 %) отмечено у вида *P. davurica* с видом *P. mandshurica* (табл. 3.2).

Таблица 3.2.

Парное и групповое сходство видов рода *Pentaphylloides* по фенольному составу (%)

Вид	<i>P. fruticosa</i>	<i>P. davurica</i>	<i>P. mandshurica</i>	<i>P. parvifolia</i>	<i>P. gorovoii</i>	Коэф-т группового сходства (GA)
<i>P. fruticosa</i>	100	68	71	76	64	380
<i>P. davurica</i>	68	100	88	61	64	381
<i>P. mandshurica</i>	71	88	100	70	68	398
<i>P. parvifolia</i>	76	61	70	100	57	364
<i>P. gorovoii</i>	64	68	71	57	100	361

Остальные пары имеют коэффициент сходства меньше 76 %. Минимальное сходство по фенольному составу (57 %) найдено между *P. parvifolia* – *P. gorovoii*. Групповое сходство видов минимально у *P. gorovoii*, максимально – у *P. mandshurica*. Таким образом, состав фенольных компонентов последнего вида

наиболее близок к составу фенольных компонентов остальных исследованных видов.

Анализ содержания отдельных компонентов в надземных органах всех исследованных растений, рассчитанного как среднее между отдельными образцами в пределах вида, выявил видовую специфичность их накопления (рис.3.2). Так, в листьях *P. davurica*, *P. fruticosa* и *P. parvifolia* преобладает гликозид эллаговой кислоты (9.5, 7.5 и 7.9 мг/г соответственно), в цветках *P. parvifolia* – эллаговая кислота (12.2 мг/г), в цветках *P. mandshurica* – астрагалин (4.8 мг/г), а в листьях – компонент 27 (2.0 мг/г) (табл. 3.1). Максимальное содержание кверцетина (0.4 мг/г) обнаружено в листьях *P. parvifolia*. По наибольшему накоплению гиперозида, изокверцитрина, авикулярина, астрагалина, компонентов 2, 3 и 15 выделен вид *P. fruticosa*, кверцитрина и компонентов 12, 31 – *P. gorovoi*. Максимум содержания компонентов 23 – 30 и рамнетина установлен в надземных органах *P. mandshurica*. Интересно заметить, что в белых цветках видов *P. davurica* и *P. mandshurica* в значительном количестве накапливаются астрагалин (2.5 и 4.8 мг/г соответственно) и компонент 15 (2.5 и 1.3 мг/г) в отличие от видов с желтыми цветками, у которых содержание этих компонентов составляет по 0.3 мг/г и 0.1 мг/г соответственно.

В результате определения суммарного содержания фенольных соединений (ФС) выявлено, что оно значительно различается в различных надземных органах исследуемых видов. Так, по наибольшему накоплению ФС в листьях (до 38.9 мг/г) выделен вид *P. fruticosa*, за исключением двух образцов из Амурской обл. (обр. 1 и 2, 18.6 и 17.8 мг/г соответственно), по наименьшему – *P. mandshurica* (10.8 и 11.0 мг/г) (табл. 3.3). В листьях *P. davurica* и *P. parvifolia* содержание ФС находится на среднем уровне и составляет от 17.4 до 23.2 мг/г. По данным Е.В. Андышевой с соавторами (2015), суммарное содержание ФС в листьях *P. gorovoi* сопоставимо с данными *P. davurica* и составляет 23.2 мг/г.

В цветках суммарное содержание ФС варьирует от 16.1 до 25.8 мг/г, максимально накапливаясь в алтайских растениях *P. fruticosa* (обр. 5), минимально – в образцах *P. fruticosa* из Бурейского района (16.1 мг/г) (табл. 3.4).

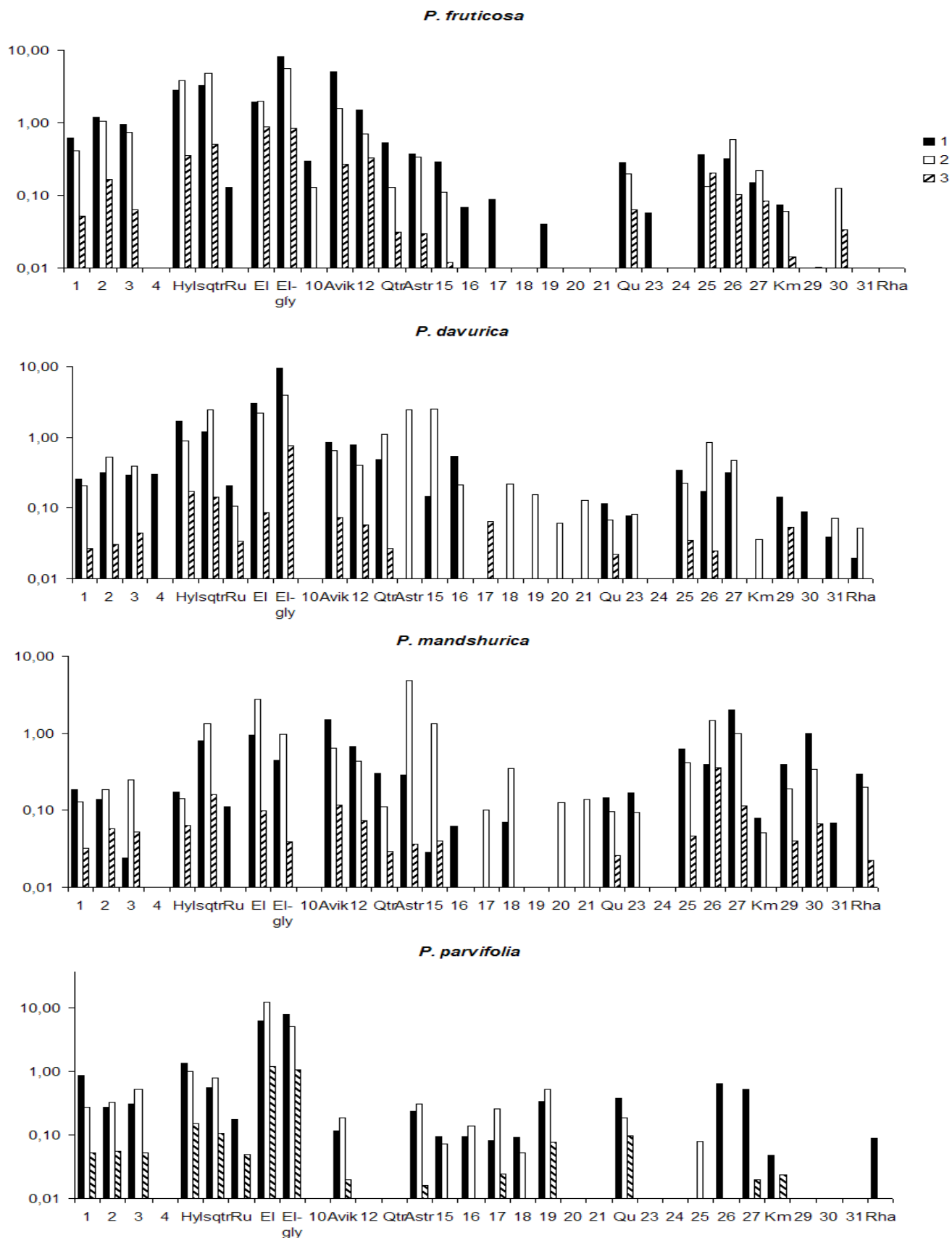


Рис. 3.2. Содержание фенольных компонентов в растениях рода *Pentaphylloides*.

По горизонтали – компоненты, из них Ну – гиперозид, Isqtr – изокверцитрин, Ru – рутин, El – эллаговая кислота, El-gly – гликозид эллаговой кислоты, Avik – авикулярин, Qtr – кверцитрин, Astr – астрагалин, Qu – кверцетин, Km – кемпферол, Rha – рамнетин, остальные – неидентифицированные фенольные компоненты. По вертикали – содержание, мг/г от абсолютно-сухой массы. 1 – листья, 2 – цветки, 3 – стебли.

Таблица 3.3.

Содержание фенольных соединений (суммарное и по группам) в листьях представителей рода *Pentaphylloides*
(мг/г от абсолютно сухой массы)

Фенольные соединения	<i>P. fruticosa</i>					<i>P. davurica</i>				<i>P. mandshurica</i>		<i>P. parvifolia</i>	<i>P. gorovoi</i> *
	№ образца												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	24
Суммарное содержание ФС	18.6	17.8	28.3	28.6	38.9	17.4	22.5	20.2	23.2	10.8	11.0	20.4	23.2
В том числе:													
Гликозиды													
кверцетина	7.3	9.4	17.3	15.3	27.9	6.9	6.9	7.0	6.5	2.0	2.6	3.3	7.69
кемпферола	0.3	0.6	1.3	0.9	1.4	0.4	0.2	0.3	0.3	0.5	0.5	1.0	0.34
рамнетины	- ¹	-	-	-	-	0.4	0.2	0.8	0.2	2.6	3.7	0.9	11.27
Суммарное содержание													
агликонов	0.1	0.2	0.3	0.2	0.7	0.1	0.1	0.2	0.1	0.5	0.5	0.4	0.4
флавонолов ²	7.7	10.2	18.9	16.4	30.1	7.9	7.3	8.3	7.1	5.6	7.4	5.7	21.5
Суммарное содержание эллаговых соединений	6.9	8.7	12.9	12.8	7.0	9.2	13.2	11.9	15.6	1.3	1.4	14.2	2.20

Примечание:* - по Андышевой и др., 2015;

¹ — прочерк означает, что компонент отсутствует или его содержание находится ниже предела обнаружения (0.01 мг/г).

² — суммарное содержание флавонолов представляет сумму флавонолгликозидов и свободных агликонов.

Содержание фенольных соединений в цветках *P. fruticosa* из Тындинского района (обр.2), *P. davurica* (обр. 6, 8) и *P. parvifolia* (обр. 12) находится практически на одном уровне 20 – 22 мг/г, в цветках *P. mandshurica* (обр. 10) оно снижается до 17.6 мг/г.

Таблица 3.4.

Содержание фенольных соединений (суммарное и по группам) в цветках представителей рода *Pentaphylloides* (мг/г от абсолютно сухой массы)

Фенольные соединения	<i>P. fruticosa</i>				<i>P. davurica</i>		<i>P.mandshurica</i>	<i>P. parvifolia</i>
	<i>№ образца</i>							
	1	2	4	5	6	8	10	12
Суммарное содержание ФС	16.1	20.0	24.2	25.8	20.2	20.7	17.6	22.0
<i>В том числе:</i>								
Гликозиды								
кверцетина	6.8	9.6	11.7	16.8	8.2	4.4	1.0	3.2
кемпферола	0.4	1.0	0.7	2.2	1.6	5.5	4.3	1.2
рамнетина	0.6	0.0	0.0	0.0	0.4	0.1	0.7	0.0
Суммарное содержание								
агликонов	0.2	0.1	0.2	0.4	0.2	0.1	0.3	0.2
флавонолов ²	8.0	10.7	12.6	19.4	10.5	10.1	6.3	4.6
Суммарное содержание эллаговых соединений	6.3	7.8	9.3	6.3	6.4	5.9	3.5	17.3

Примечание. ¹ – прочерк означает, что компонент отсутствует или его содержание находится ниже предела обнаружения (0.01 мг/г).

² – суммарное содержание флавонолов представляет сумму флавонолгликозидов и свободных агликонов.

Суммарное содержание фенольных соединений в стеблях исследованных видов в 3 – 12 раз ниже по сравнению с листьями и цветками (табл. 3.5). Максимум накопления фенольных соединений обнаружен в образцах *P. fruticosa* (3.3 – 5.3 мг/г), а минимум – *P. mandshurica* (1.5 мг/г).

Полученные данные показывают, что всем исследованным видам свойственно минимальное накопление фенольных соединений в стеблях по сравнению с листьями и цветками. Максимальное суммарное содержание фенольных соединений отмечается обычно в листьях *P. fruticosa*, незначительно ниже – в цветках. У вида *P. mandshurica*, напротив, наибольшее содержание ФС установлено в цветках. Суммарное содержание ФС в листьях и цветках *P. davurica* и *P. parvifolia* практически равнозначно.

Таблица 3.5.

Содержание фенольных соединений (суммарное и по группам) в стеблях представителей рода *Pentaphylloides* (мг/г от абсолютно сухой массы)

Фенольные соединения	<i>P. fruticosa</i>			<i>P. davurica</i>	<i>P. mandshurica</i>	<i>P. parvifolia</i>
	№ образца					
	1	4	5	8	10	12
Суммарное содержание ФС	3.3	5.3	3.5	1.7	1.5	3.0
В том числе:						
Гликозиды						
кверцетина	1.6	3.22	2.31	1.10	0.38	0.73
кемпферола	0.31	0.39	0.11	0.06	0.25	0.11
рамнетина	0.45			0.09	0.17	
Суммарное содержание						
агликонов	0.04	0.03	0.17	0.03	0.05	0.11
флавонолов ²	2.4	3.6	2.6	1.3	0.9	1.0
Суммарное содержание эллаговых соединений	1.4	3.0	0.8	0.9	0.1	2.2

Примечание. ¹ – прочерк означает, что компонент отсутствует или его содержание находится ниже предела обнаружения (0.01 мг/г).

² – суммарное содержание флавонолов представляет сумму флавонолгликозидов и свободных агликонов.

Доля флавонолов в суммарном содержании фенольных соединений в листьях растений изучаемых видов составляет от 28 до 77 %, в цветках - от 21 до 75%, в стеблях – от 32 до 76%. Максимальное содержание флавонолов отмечено в листьях и цветках *P. fruticosa* из Горного Алтая (обр. 5, 30.1 и 19.4 мг/г), минимальное - в листьях и цветках образца 10 *P. mandshurica* (5.6 и 6.3 мг/г) и *P. parvifolia* (5.7 и 4.6 мг/г). Суммарное содержание флавонолов в листьях *P. davurica* (обр. 6-9), *P. mandshurica* (обр. 11) и амурских образцов *P. fruticosa* находится практически на одном уровне от 7.4 до 10.2 мг/г.

Различия изучаемых видов проявились и в неодинаковом соотношении агликонов в гидролизатах. По результатам анализа агликонов, образующихся после кислотного гидролиза гликозидов, установлено 3 агликона: кверцетин, кемпферол и рамнетин (рис.3.3).

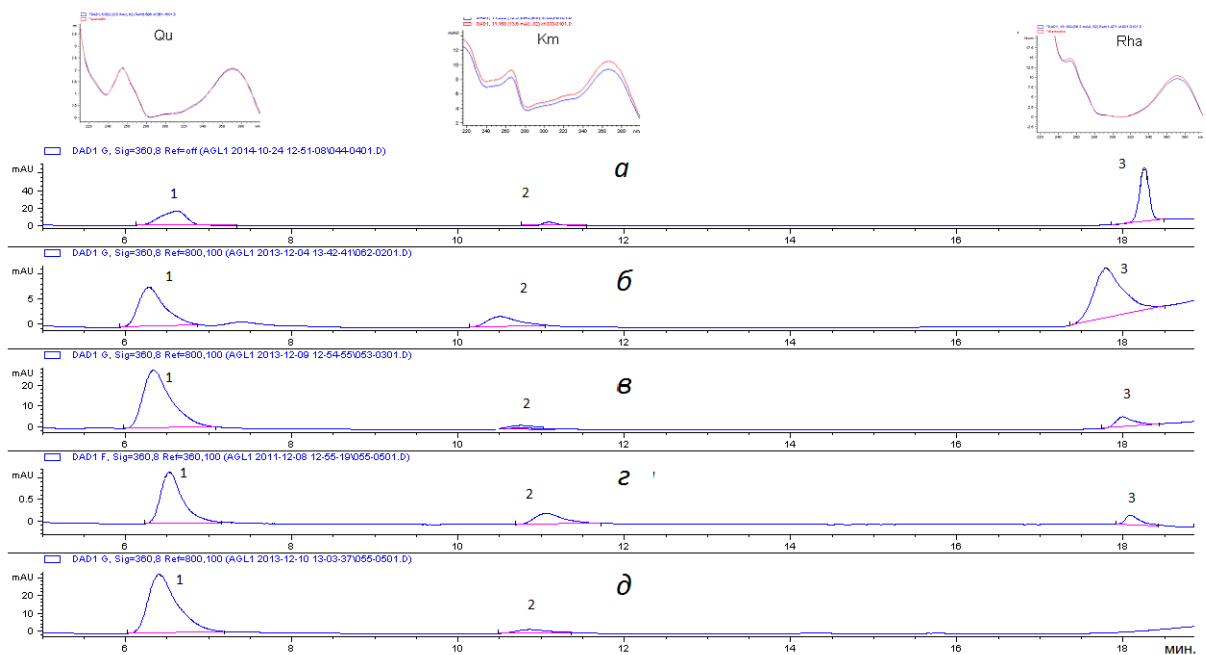


Рис. 3.3. Хроматограмма гидролизата экстрактов листьев растений рода *Pentaphylloides*. а - *P. gorovoi*; б - *P. mandshurica*, в - *P. parvifolia*, г - *P. davurica*, д - *P. fruticosa*. По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность. 1 – кверцетин (Qu), 2– кемпферол (Km), 3– рамнетин (Rha).

Установлено, что кверцетин и кемпферол присутствуют во всех образцах, тогда как рамнетин не обнаружены у *P. fruticosa*, за исключением цветков *P. fruticosa* из Бурейского района (обр. 1), а также цветков и стеблей *P. parvifolia* (табл. 3.6).

Производные кверцетина преобладают в надземных органах *P. fruticosa*, *P. davurica* и *P. parvifolia*. У *P. mandshurica* в листьях преобладают производные рамнетина, а в цветках – производные кемпферола. Доля производных кемпферола значительна в цветках *P. davurica*. В стеблях всех исследованных видов производные кверцетина представлены в наибольшем количестве. Интересно отметить, что доля производных кверцетина в стеблях *P. mandshurica* в содержании флавонолов минимальна по сравнению с остальными видами и составляет 49%, а доли производных кемпферола и рамнетина, напротив, максимальны (27% и 24% соответственно). В листьях *P. gorovoi* преобладают производные рамнетина (58 %) (Андышева и др., 2015), что подтверждает сходство с видом *P. mandshurica*, с другой стороны,

доля производных кемпферола незначительна (2%), что сближает с видом *P. davurica*.

Таким образом, неодинаковое распределение кверцетин-, кемпферол- и рамнетинпроизводных в листьях растений исследуемых видов указывает на их межвидовое различие.

Таблица 3.6.

Соотношение кверцетин : кемпферол : рамнетин
в гидролизатах надземных органов представителей рода *Pentaphylloides*

Часть растения	<i>P. fruticosa</i>	<i>P. davurica</i>	<i>P. mandshurica</i>	<i>P. parvifolia</i>	<i>P. gorovoi</i>
листья	94:6:0	91: 4:5	37:9:54	63:18:19	40 : 2 : 58
цветки	91:7:2	63:33:3	38:51:11	79:21:0	н.д.
стебли	84:10:6	88:5:7	49:27:24	89:11:0	н.д.

Примечание: н.д. – нет данных.

Для определения сходства по содержанию агликонов в гидролизатах экстрактов листьев у растений разных видов проведен кластерный анализ по методу Уорда. В качестве меры различия использовали Евклидово расстояние. На дендрограмме для листьев разных видов выделено 2 основных кластера (рис. 3.4).

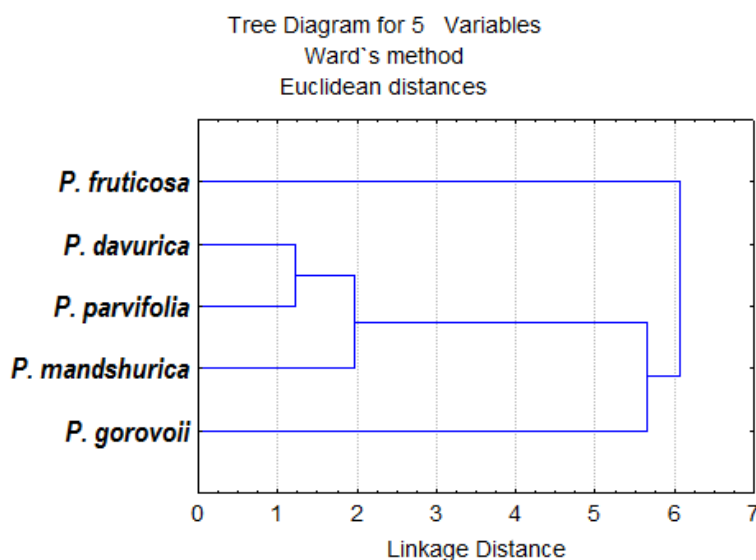


Рис. 3.4. Дендрограмма сходства видов рода *Pentaphylloides* по содержанию фенольных соединений (суммарное и по группам).

В первый кластер вошли виды *P. gorovoi*, *P. davurica*, *P. parvifolia* и *P. mandshurica*, во второй – *P. fruticosa*. Наиболее близки растения *P. davurica* и

P. parvifolia. К ним примыкают растения *P. mandshurica*. Наименьшее сходство с ними проявляет вид *P. gorovoii*. Во второй кластер вошли растения *P. fruticosa*. Возможно, различия между *P. fruticosa* и остальными видами связаны с отсутствием рамнетина (метирированного кверцетина). У видов *P. davurica*, *P. parvifolia*, *P. mandshurica* и *P. gorovoii* обнаружена метилированная форма (рамнетин), что является признаком более высокого эволюционного уровня таксона (Высочина, 2004; Harborne, 1977). В исследованных образцах *P. mandshurica* и *P. gorovoii* преобладают производные рамнетина, у видов *P. davurica* и *P. parvifolia* производные кверцетина преобладают над производными кемпферола и рамнетина.

Исследованы представители рода *Pentaphylloides* в условиях культуры. Материалом исследований служили образцы *P. davurica*, *P. fruticosa* и гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* из коллекции ЦСБС. Образец *P. fruticosa* поступил в виде трехлетних саженцев из Горно-Алтайского филиала ЦСБС в 2004 г., выращенных из семян, собранных в природной популяции в окрестности с. Бичикту-Бом Онгудайского р-на Республики Алтай (обр. 13). Образец гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* поступил в ЦСБС в виде семян из Ботанического сада УрО РАН (г. Свердловск, ныне г. Екатеринбург), выращен из черенков, высажен в 2004 г. (обр. 14). Один образец *P. davurica* поступил в ЦСБС в 2006 г. из естественных местообитаний в Приморском крае (Партизанский р-н, хр. Лозовый) (обр. 15), второй – собран в Забайкалье (Читинская обл.) и высажен в ЦСБС в 1995 г. (обр. 16).

Для всех четырех образцов проведено исследование компонентного состава экстрактов из надземных органов растений. При сравнении хроматограмм экстрактов образцов выявлены различия в качественном составе фенольных комплексов разных видов. Исследование фенольного состава показало, что в экстрактах из надземных частей растений рода *Pentaphylloides*, выращиваемых в ЦСБС, содержится не менее 31 соединения (рис. 3.5).

Фенольный состав надземных органов растений рода *Pentaphylloides*,

выращиваемых в культуре и дикорастущих, сходен. Установлены шесть флавонолгликозидов – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин и астрагалин; три агликона – кверцетин, кемпферол и рамнетин, а также эллаговая кислота и ее гликозид.

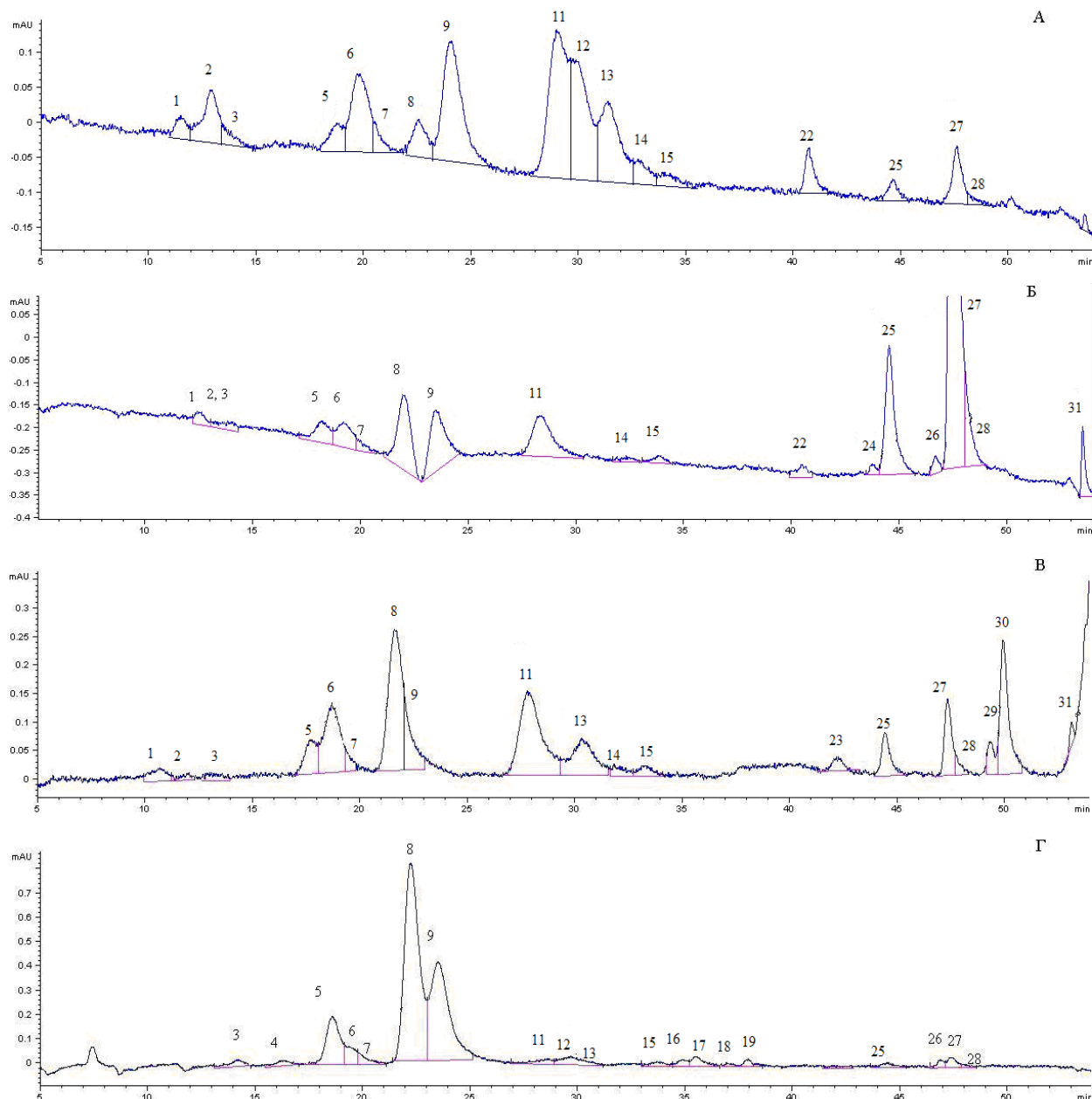


Рис. 3.5. Хроматограммы экстрактов листьев растений рода *Pentaphylloides*. А - *P. fruticosa*, Б - *P. mandshurica* x *P. sp.*, В - *P. davurica* (Забайкалье), Г - *P. davurica* (Приморье).

По оси абсцисс: 5 - гиперозид, 6 - изокверцитрин, 7 - рутин, 8 - эллаговая кислота, 9 - гликозид эллаговой кислоты, 11 – авикулярин, 13 - кверцитрин, 14 - астрагалин, 22 - кверцетин, 28 - кемпферол, 31 - рамнетин, 1 - 4, 12, 15 - 21, 23 - 27, 29 - 30 — неидентифицированные компоненты. По оси ординат: оптическая плотность.

Сравнительный анализ хроматограмм исследованных экстрактов показал, что максимальное число компонентов (19-23) обнаружено в надземных частях *P. davurica* вне зависимости от места происхождения растений, а минимальное (15-17) — у *P. fruticosa* (табл. 3.7). Компоненты 1-3 присутствуют во всех исследуемых органах *P. fruticosa*, *P. mandshurica* х *P. sp.* и *P. davurica* из Приморья, тогда как компонент 3 не обнаружен в цветках *P. davurica* из Забайкалья. В листьях *P. davurica* из Приморья не найдены компоненты 1 и 2, в цветках — компонент 1, но в листьях и стеблях дополнительно выявлен компонент 4. Гиперозид, изокверцитрин, рутин, эллаговая кислота и ее гликозид, а также авикулярин свойственны всем образцам изученных видов рода вне зависимости от органа растения и места происхождения растения. В листьях и цветках *P. mandshurica* х *P. sp.* не обнаружены компонент 12 и кверцитрин, а в листьях *P. davurica* из Забайкалья — компонент 12. Астрагалин содержится во всех видах, но отсутствует в листьях и стеблях *P. mandshurica* х *P. sp.* и в листьях *P. davurica* из Приморья. Компонент 15 обнаружен во всех надземных органах *P. davurica* вне зависимости от происхождения растений, но при этом не найден в цветках *P. fruticosa* и стеблях гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* Обращает на себя внимание присутствие четырех компонентов (16-19) в листьях и цветках *P. davurica* из Приморья, а также компонента 21 в цветках в отличие от остальных образцов. Компоненты 16-19 отсутствуют в листьях и стеблях *P. fruticosa*, в листьях *P. mandshurica* х *P. sp.* и *P. davurica* из Забайкалья. Компоненты 17 и 18 отмечены в цветках *P. fruticosa* и *P. mandshurica* х *P. sp.*, компонент 16 — в стеблях *P. davurica* из Забайкалья, а компонент 17 — в стеблях гибрида *P. x mandshurica*. В листьях *P. davurica* кверцетин отсутствует, либо находится в следовых количествах, но характерны компоненты 23 и 29. В листьях и стеблях *P. davurica* из Забайкалья обнаружен компонент 30, а компонент 26 — в листьях и цветках гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* и *P. davurica* из Приморья.

Таблица 3.7.

Фенольные соединения представителей рода *Pentaphylloides*, выращиваемые в ЦСБС

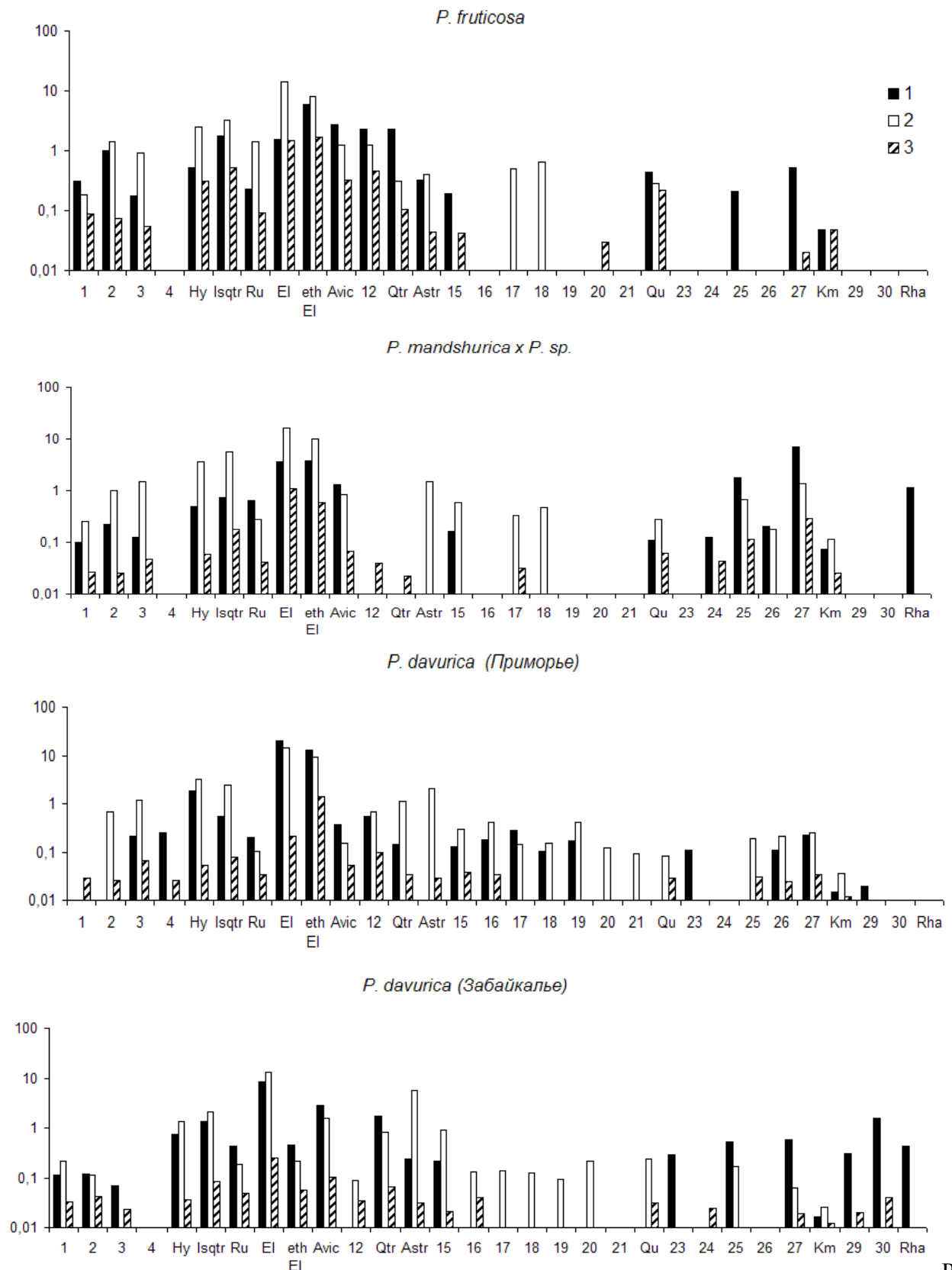
Фенольные компоненты	Время выхода, <i>t</i> , (мин.)	<i>P. fruticosa</i>		<i>P. mandshurica</i> х <i>P. sp.</i>		<i>P. davurica</i> (Забайкалье)		<i>P. davurica</i> (Приморье)	
		Л	ЦВ	Л	ЦВ	Л	ЦВ	Л	ЦВ
1	10,81	0.31	0.18	0.10	0.26	0.12	0.22		
2	12,06	1.01	1.42	0.22	1.02	0.12	0.11		0.67
3	13,70	0.18	0.93	0.12	1.47	0.07		0.21	1.16
4	16,13							0.24	
Hy	18,00	0.53	2.47	0.50	3.60	0.73	1.37	1.89	3.21
Isqtr	18,99	1.73	3.20	0.75	5.58	1.36	2.08	0.55	2.43
Ru	19,91	0.23	1.43	0.64	0.28	0.43	0.19	0.20	0.10
El	21,88	1.54	13.88	3.62	16.09	8.26	13.41	20.39	14.61
El-gly	23,22	6.00	7.88	3.80	10.14	0.46	0.22	12.99	9.15
Avik	28,18	2.68	1.23	1.28	0.84	2.82	1.60	0.37	0.15
12	29,30	2.33	1.23				0.09	0.53	0.67
Qtr	30,49	2.33	0.32			1.75	0.80	0.14	1.11
Astr	32,19	0.32	0.40		1.50	0.24	5.67		2.11
15	33,64	0.20		0.16	0.60	0.21	0.92	0.13	0.30
16	34,67						0.13	0.18	0.41
17	35,84		0.50		0.33		0.14	0.27	0.14
18	36,94		0.64		0.47		0.12	0.10	0.15
19	37,77						0.09	0.17	0.41
20	38,15						0.21		0.12
21	39,79								0.09
Qu	40,47	0.43	0.28	0.11	0.28	сл	0.24	сл	0.08
23	42,16					0.29		0.11	
24	43,71			0.13					
25	44,44	0.21		1.79	0.67	0.53	0.17		0.19
26	46,92			0.20	0.18			0.11	0.21
27	47,37	0.52		6.94	1.38	0.58	0.06	0.22	0.25
Km	48,40	0.05		0.07	0.11	0.02	0.03	0.01	0.04
29	49,32					0.3		0.02	
30	49,92					1.57			
Rha	53,5			1.13		0.44			
Количество компонентов		17	15	17	18	19	21	20	23

Примечание: – главный компонент ($C \geq 1.0$ мг/г); – минорный компонент ($1.0 \geq C \geq 0.1$ мг/г); – в следовых количествах ($C \leq 0.1$ мг/г); – компонент не обнаружен.

Рамнетин в свободном виде обнаружен только в листьях *P. mandshurica* х *P. sp.* и *P. davurica* из Забайкалья.

Сравнительный анализ отдельных компонентов в надземных органах растений выявил видовую специфичность их накопления (табл. 3.7, рис. 3.6). Так, в листьях *P. fruticosa* преобладают авикулярин (2.7 мг/г), кверцитрин (2.3 мг/г), изокверцитрин (1.7 мг/г), астрагалин (0.32 мг/г), кверцетин (0.43 мг/г), компоненты 2 и 12 (1.0 и 2.3 мг/г соответственно), а в цветках – компоненты 2, 12 (1.4 мг/г и 1.2 мг/г) и рутин (1.4 мг/г) в отличие от остальных изучаемых видов. Главными фенольными компонентами в листьях гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* являются компонент 27 (6.9 мг/г), авикулярин (1.3 мг/г) и рамнетин (1.1 мг/г), в цветках – эллаговая кислота (16 мг/г), ее гликозид (10.1 мг/г), изокверцитрин (5.6 мг/г) и гиперозид (3.6 мг/г). Листья и цветки *P. davurica* из Забайкалья выделяются по содержанию авикулярина (2.8 и 1.6 мг/г соответственно), цветки – по содержанию астрагалина (5.7 мг/г). В листьях *P. davurica* из Приморья установлена высокая концентрация эллаговой кислоты (20 мг/г) и ее гликозида (13 мг/г), что вносит основной вклад в суммарное содержание ФС, но при этом содержание флавонолов в растениях этого вида значительно ниже по сравнению с остальными исследуемыми образцами. В отличие от остальных образцов в листьях *P. davurica* из Приморья обнаружено наибольшее количество гиперозида (1.9 мг/г). Заметим, что у видов с белыми цветками в значительном количестве накапливаются астрагалин (1.5 - 5.7 мг/г), компонент 15 (0.3-0.9 мг/г), компонент 25 (0.2 -0.7 мг/г), компонент 27 (до 1.4 мг/г) и кемпферол (0.03 - 0.1 мг/г) в отличие от минимальных концентраций или полного отсутствия этих компонентов в желтых цветках *P. fruticosa*.

В результате определения суммарного содержания ФС выявлено, что оно значительно различается в различных надземных органах растений исследуемых видов (табл. 3.8). Так, максимальное накопление ФС отмечено в листьях *P. davurica* из Приморья (38.8 мг/г), минимальное – у *P. davurica* из Забайкалья (20.3 мг/г).



Рис

3.6. Содержание фенольных компонентов в растениях рода *Pentaphylloides* в культуре. По горизонтали – компоненты, из них Ну - гиперозид, Isqtr - изокверцитрин, Ru – рутин, El – эллаговая кислота, El-gly – гликозид эллаговой кислоты, Avic– авикулярин, Qtr – кверцитрин, Astr – астрагалин, Qu – кверцетин, Km – кемпферол, Rha – рамнетин, остальные – неидентифицированные фенольные компоненты. По вертикали – содержание, мг/г от абсолютно-сухой массы. 1 – листья, 2 – цветки, 3 – стебли.

В листьях *P. fruticosa* и *P. mandshurica* х *P. sp.* суммарное содержание ФС практически равнозначно и составляет 20.6 и 21.5 мг/г соответственно. В цветках максимальное суммарное содержание ФС выявлено у гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* (44.8 мг/г), а минимальное – у *P. davurica* из Забайкалья (27.9 мг/г). В цветках *P. fruticosa* и *P. davurica* из Приморья суммарное содержание ФС находится практически на одном уровне (36.0 и 37.8 мг/г соответственно). В стеблях *P. fruticosa* обнаружен максимум накопления ФС (6 мг/г), а в стеблях *P. davurica* из Забайкалья – минимум (1 мг/г). В целом максимальное суммарное содержание этих соединений у всех исследованных видов отмечено в цветках, среднее – в листьях, а минимальное – в стеблях, за исключением образца *P. davurica* (из Приморья), у которого суммарное содержание ФС в листьях и цветках практически равнозначно. Образец *P. davurica* из Забайкалья по сравнению с остальными исследуемыми видами характеризуется минимальным накоплением ФС вне зависимости от части растения.

Доля флавонолов в суммарном содержании ФС надземных органов растений изучаемых видов составляет от 14 до 64 %. Максимальное содержание флавонолов отмечено в листьях и цветках *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. 14) и *P. fruticosa* (обр. 13), а минимальное – у *P. davurica* из Приморья (обр. 15). При этом максимальное содержание флавонолов отмечено в цветках (14 – 8.6 мг/г), за исключением *P. davurica* (из Забайкалья), у которого сумма флавонолов в листьях и цветках находится практически на одном уровне (10.9 и 9.4 мг/г соответственно), среднее – в листьях (14 – 5.4 мг/г), а минимальное – в стеблях (2.4 – 0.5 мг/г).

Гликозиды кверцетина и кемпферола присутствуют во всех образцах, тогда как гликозиды рамнетина не обнаружены в цветках и стеблях *P. fruticosa*. Максимум гликозидов рамнетина установлен в листьях *P. mandshurica* х *P. sp.* (8.8 мг/г). При этом отмечается, что в листьях *P. mandshurica* х *P. sp.* и *P. davurica* из Забайкалья содержание гликозидов рамнетина выше по сравнению с гликозидами кверцетина и кемпферола.

Таблица 3.8

Содержание фенольных соединений (в сумме и по группам) у представителей рода *Pentaphylloides*, выращиваемых в ЦСБС
(мг/г от абс.сух.массы)

Соединение	<i>P. fruticosa</i>			<i>P. mandshurica</i> х <i>P. sp.</i>			<i>P. davurica</i> (Забайкалье)			<i>P. davurica</i> (Приморье)		
	Листья	Цветки	Стебли	Листья	Цветки	Стебли	Листья	Цветки	Стебли	Листья	Цветки	Стебли
Суммарное содержание фенольных соединений	20.6	36.0	5.7	21.5	44.8	2.7	20.3	27.9	1.0	38.8	37.8	2.3
В том числе гликозиды:												
кверцетина	10.9	11.3	1.6	3.5	8.6	0.3	4.4	4.2	0.2	4.3	6.3	0.5
кемпферола	0.5	2.5	0.5	0.2	2.4	0.02	0.3	4.9	0.04	0.3	1.7	0.1
рамнетина	0.8	— ¹	—	8.8	2.6	0.5	5.7	1.5	0.1	0.9	0.4	0.1
Суммарное содержание												
агликонов	0.48	0.28	0.27	1.31	0.39	0.09	0.46	0.27	0.04	0.01	0.12	0.04
флавонолов ²	12.80	14.08	2.40	13.86	14.06	0.87	10.93	9.40	0.45	5.42	8.60	0,69
Суммарное содержание эллаговых соединений	7.5	21.8	3.2	7.4	26.2	1.7	8.7	13.6	0.3	33.4	23.8	1.6

Примечание. ¹ – прочерк означает, что компонент отсутствует или его содержание находится ниже предела обнаружения (0.01 мг/г).

² – суммарное содержание флавонолов представляет сумму флавонолгликозидов и свободных агликонов.

Для остальных образцов отмечено преобладание гликозидов кверцетина вне зависимости от органа растения. Интересно отметить, что гликозиды кемпферола в большей мере накапливались в цветках растений по сравнению с листьями и стеблями, при этом максимум наблюдался в цветках *P. davurica* из Забайкалья (4.9 мг/г), минимум – у *P. davurica* из Приморья (1.7 мг/г).

Различия изучаемых видов проявились также в неодинаковом соотношении производных флавоноловых агликонов (табл. 3.9). По результатам анализа агликонов, образующихся после кислотного гидролиза гликозидов, установлено 3 агликона: кверцетин, кемпферол и рамнетин.

Таблица 3.9.

Соотношение кверцетин : кемпферол : рамнетин в гидролизатах надземных частей растений рода *Pentaphylloides* в культуре

Часть растения	<i>P. fruticosa</i>	<i>P. mandshurica</i> х <i>P. sp.</i>	<i>P. davurica</i> (Забайкалье)	<i>P. davurica</i> (Приморье)
листья	90 : 4 : 6	26 : 2 : 72	41 : 2 : 57	80 : 4 : 16
цветки	86 : 14 : 0	66 : 15 : 19	45 : 39 : 15	78 : 17 : 5
стебли	81 : 19 : 0	39 : 5 : 56	58 : 9 : 33	75 : 7 : 18

Производные кверцетина преобладают в надземных органах *P. fruticosa* и *P. davurica* из Приморья, в цветках – *P. mandshurica* х *P. sp.* и в цветках и стеблях – *P. davurica* из Забайкалья. Производные рамнетина превалируют в листьях и стеблях *P. mandshurica* х *P. sp.*, а также в листьях *P. davurica* из Забайкалья. Заметим, что доли производных кверцетина и кемпферола в цветках *P. davurica* из Забайкалья практически равнозначны.

Таким образом, установлено, что каждый исследованный вид имеет свой фенольный профиль. При переносе растений в условия культуры фенольный профиль сохраняется. Максимальное число компонентов фенольной природы отмечено у *P. davurica* (18 – 26 компонентов в зависимости от органа) и *P. mandshurica* (19 – 25), минимальное – у *P. parvifolia* (15-23).

В зависимости от природы агликона установлена специфичность видов: *P. fruticosa*, *P. davurica* и *P. parvifolia* свойственны гликозиды кверцетина, *P.*

mandshurica и *P. gorovoi* – гликозиды рамнетиона. По максимальному содержанию фенольных соединений (суммарному и по группам) выделен вид *P. fruticosa*, по суммарному содержанию эллаговых веществ – виды *P. parvifolia* и *P. davurica*. Выявлена специфичность видов по содержанию рамнетиона, кверцитрина, астрагалина и компонента 12.

3.2. Сравнительное изучение элементного состава представителей рода *Pentaphylloides*

В процессе эволюции у каждого вида растений генетически закрепились определенные концентрации химических элементов, что позволяет считать элементный химический состав растений важным систематическим признаком (Перельман, 1975; Ильин, Сысо, 2001; Чупарина, Гуничева, 2004; Рождественская и др., 2008; Алексеева-Попова, Дроздова, 2013; Watanabe et al., 2007).

Материалом исследований служили те же образцы *P. fruticosa*, *P. mandshurica*, *P. davurica*, *P. parvifolia* и *P. gorovoi*, что и для изучения фенольного состава. Дополнительно взяты образцы *P. davurica* из гербария, собранного Г.А. Пешковой и Мартыновой в Восточном Забайкалье в окрестности дер. Доно (№ 17), *P. fruticosa* из Амурской области, Хакасии и Горного Алтая (№ 22, 24, 25, 26), *P. parvifolia* из Бурятии (№ 27) и *P. mandshurica* из Приморского края (№ 28) (приложение 1). Последние два образца собраны Е.В. Андышевой.

Установлено не менее 21 химического элемента в растительных и почвенных образцах методом РФА СИ.

При определении элементного состава почв из местообитаний представителей рода выявлены значительные различия между ними (приложение 2).

По содержанию Са выделяются почвы Приморского края, на территории которого отобраны образцы *P. davurica* и *P. mandshurica* (рис. 3.7), за исключением точек отбора *P. mandshurica* из Дальнегорского городского округа, где концентрация кальция в почве снижена на два порядка. Практически такой же уровень Са (4 мг/г) отмечен в почве местообитания растений *P. gorovoi* в

Ольгинском районе. Содержание К в почвах всех точек отбора варьировало незначительно ($C_v = 21\%$).

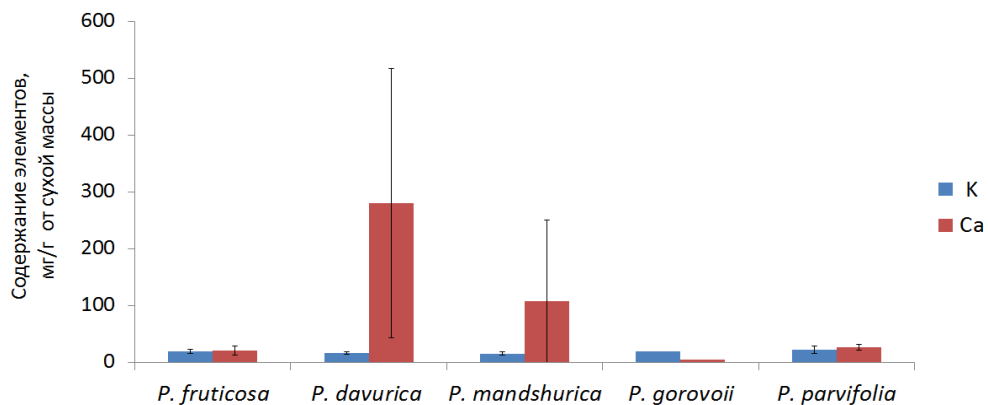


Рис. 3.7. Содержание Са и К в почвах из разных местообитаний представителей рода *Pentaphylloides*

Количество микроэлементов в исследованных почвах изменялось в достаточно широких пределах (рис. 3.8). Повышенное содержание Ti, Fe, V, Cr, Co, Ni, Cu, Sr, Zr и Mo прослеживалось в почвах местообитаний *P. fruticosa* и *P. parvifolia*. Высоким уровнем Mn, Zn, Br и Pb характеризовались почвы точки отбора образцов *P. gorovoi*. As и Se свойственны преимущественно почвам местообитаний *P. davurica* и *P. mandshurica*.

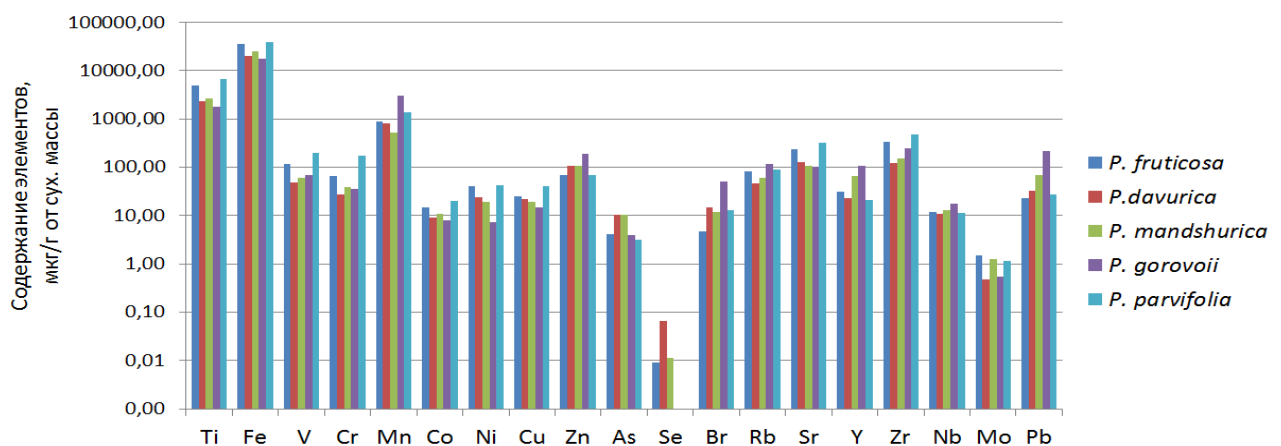


Рис. 3.8. Содержание микроэлементов в почвах из разных местообитаний представителей рода *Pentaphylloides*

В целом элементный химический состав растений стабилен, варьирование элементов, в основном, отмечено в цветках и в концентрациях близких к пределу обнаружения (0.003 – 0.06 мг/кг). Так, Cr отсутствовал в листьях *P. parvifolia*. Mo и редкоземельные элементы Nb, Y не найдены в цветках *P. mandshurica*.

Наибольшее суммарное содержание макроэлементов (Са и К) отмечено в листьях и цветках *P. davurica* (31 и 25 мг/г соответственно), наименьшее – в надземных органах *P. mandshurica* (14 – 15 мг/г) (рис. 3.9).

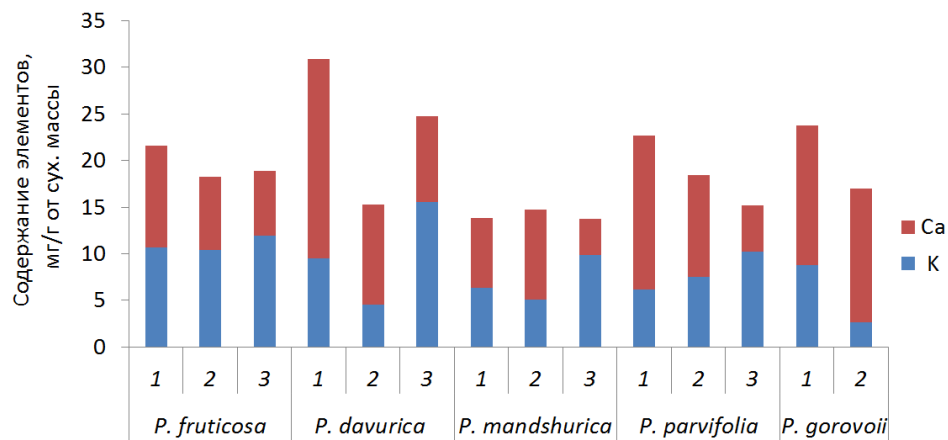


Рис. 3.9. Содержание макроэлементов в листьях (1), стеблях (2) и цветках (3) растений рода *Pentaphylloides*

Повышенное накопление кальция в растениях *P. davurica* связано, по-видимому, с его высоким содержанием в почве местообитания. При этом в надземных органах *P. mandshurica* из Сихотэ-алинского заповедника концентрация Са минимальна (4 – 8 мг/г) и сопоставима с накоплением данного элемента в надземных органах *P. fruticosa* (6 – 10 мг/г) из местообитаний, где содержание кальция в почвах ниже в 12–19 раз, чем в почвах заповедника (208 мг/г). Интересно заметить, что содержание Са в листьях *P. mandshurica*, собранного в окрестностях с. Рудная Пристань Дальнегорского городского округа, остается на том же уровне (7 мг/кг), хотя его количество в почве меньше в 35 раз (6 мг/г) по сравнению с почвой Сихотэ-алинского заповедника. Повышенное накопление Са обнаружено в листьях *P. parvifolia* (17 мг/г), а также в листьях и стеблях *P. gorovoi* (15 и 14 мг/г, соответственно), минимальное – в цветках *P. mandshurica* и *P. parvifolia* (4 и 5 мг/г). Наиболее высоким содержанием К выделяются растения *P. fruticosa* (10–12 мг/г), низким – *P. parvifolia* и *P. mandshurica*.

Среднее суммарное содержание микроэлементов во всех проанализированных образцах растений каждого вида в зависимости от органа приведено на рис. 3.10.

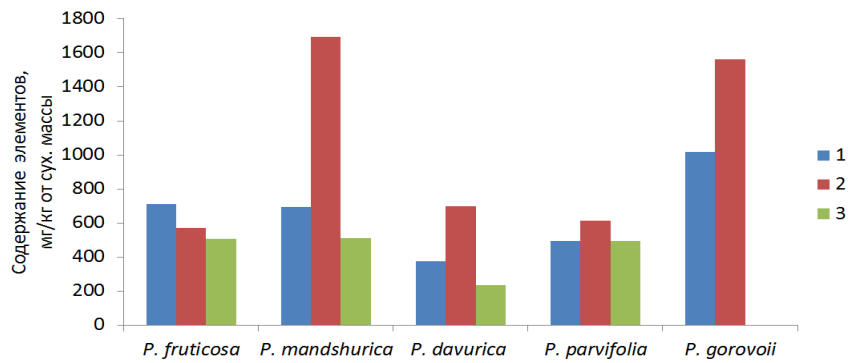


Рис. 3.10. Суммарное содержание микроэлементов в различных органах растений рода *Pentaphylloides*. 1 – листья, 2 – стебли, 3 – цветки.

Следует отметить, что концентрации химических элементов значительно варьируют у растений разных видов. Максимальное суммарное накопление микроэлементов установлено в стеблях *P. mandshurica* (1694 мг/кг) и листьях и стеблях *P. gorovoi* (1038 и 1581 мг/кг). Повышенное содержание микроэлементов в листьях свойственно видам *P. fruticosa* и *P. mandshurica* (710 и 694 мг/кг). Растения *P. davurica* характеризуются самым низким содержанием микроэлементов в листьях и цветках (375 и 235 мг/кг, соответственно), что, возможно, обусловлено повышенным содержанием в почвах местообитаний растений Са – элемента, уменьшающего подвижность и доступность большинства микроэлементов (Алексеева-Попова, Дроздова, 2013). При этом количество микроэлементов в стеблях растений этого вида достаточно высоко и выше, чем в стеблях *P. fruticosa* и *P. parvifolia*.

Наименьшее содержание микроэлементов установлено в цветках, наибольшее – либо в листьях, как у *P. fruticosa*, либо в стеблях, как у остальных образцов, что хорошо согласуется с данными о специфическом распределении тяжелых металлов по органам растений: корни > стебель (листья) > органы запасаания ассимилятов (Ильин, Сысо, 2001).

Лидером по накоплению Mn, Zn, Rb, Y, Pb и Cr в листьях и Ti, V в стеблях являются растения *P. gorovoi* (рис. 3.11, приложение 3). Листьям *P. mandshurica* свойственно повышенное накопление Br, Sr и Mo, цветкам дополнительно Mn, стеблям – Fe, Co, Cu, Zn, Zr и Nb. Растения *P. fruticosa* характеризуются самым

высоким содержанием Ni, листья богаче Ti, V, Fe, Co, Cu, Nb, цветки – Zn, Mo, Zr и Pb по сравнению с остальными видами.

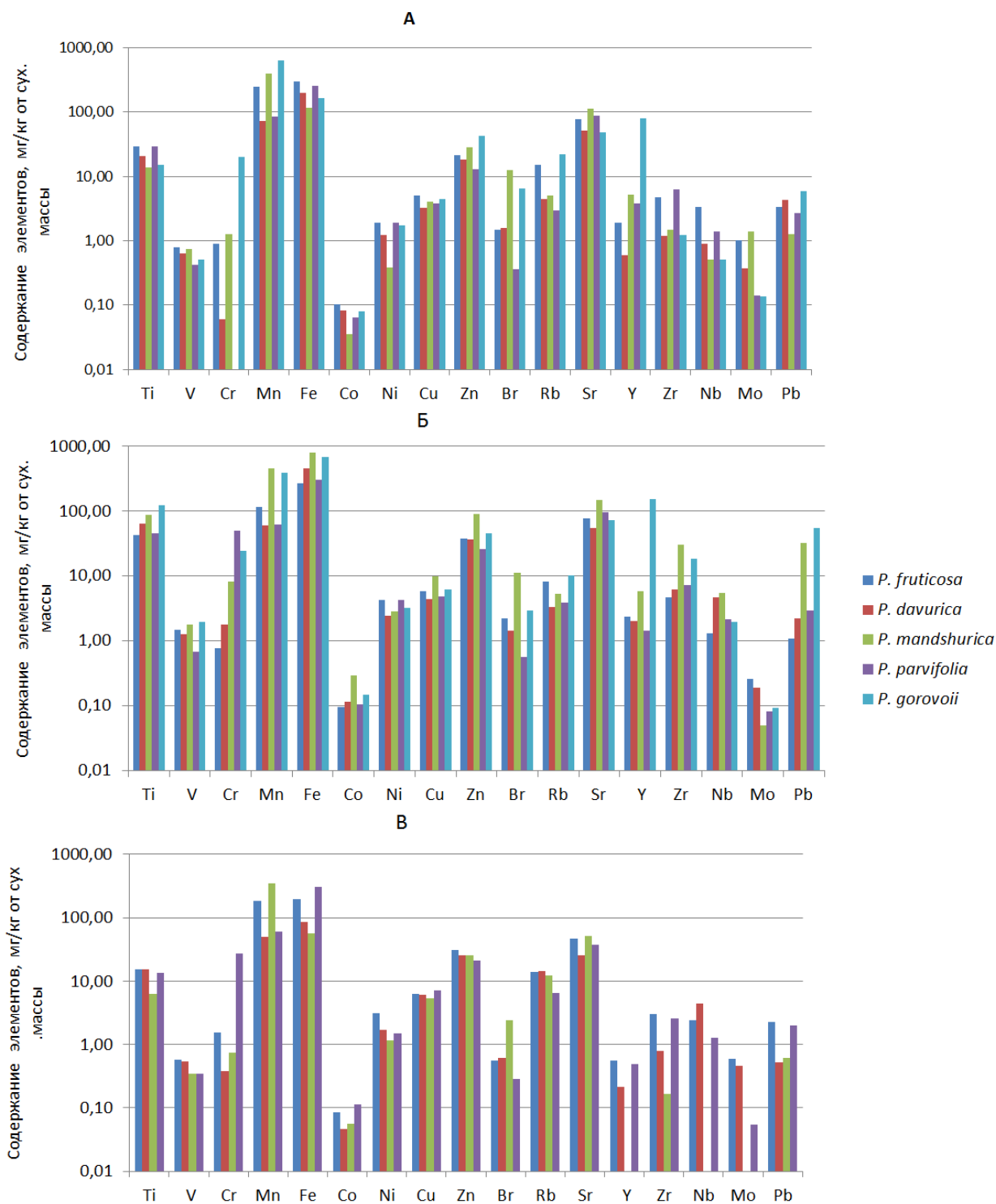


Рис. 3.11. Содержание микроэлементов в листьях (А), стеблях (Б) и цветках (В) растений рода *Pentaphylloides*.

Растения *P. davurica* выделяются по самому низкому содержанию Mn, Cu и Sr, что обусловлено условиями произрастания – пониженной влажностью почвы и

более щелочной реакцией среды в точках отбора за счет повышенного содержания Ca. В надземных органах *P. parvifolia* отмечено максимальное содержание Zr на фоне минимального накопления V, Mn, Zn, Br и Rb.

Сопоставляя различные виды рода *Pentaphylloides* по соотношению между отдельными элементами, можно отметить сдвиг в соотношении Fe/Mn в пользу Fe у *P. parvifolia* и *P. davurica*. Его величина составила в листьях *P. davurica* – 2.7, *P. parvifolia* – 3.1. В листьях *P. mandshurica* и *P. gorovoi*, напротив, наблюдался сдвиг в пользу Mn, соотношение Fe/Mn равнялось 0.3. У *P. fruticosa* его величина составила 1.2.

Сопоставление минерального состава растений разных видов выявило значительные различия в пределах видов, о чем свидетельствуют высокие величины стандартных отклонений средних и коэффициенты вариации (табл. 3.10). Наиболее низкий уровень отмечен для Cu. Содержание Cu во всех проанализированных образцах находится в пределах от 3 до 10 мг/кг. Также незначительны различия между видами по содержанию Zn в цветках ($C_v = 15\%$).

Таблица 3.10.

Содержание микроэлементов в растениях разных видов рода *Pentaphylloides*,
мг/кг от сухой массы

Элемент	Листья (n = 18)*	C_v , %	Стебли (n = 17)	C_v , %	Цветки (n = 15)	C_v , %
Mn	283±231**	81	215±189	88	161±138	86
Fe	206±71	35	501±232	46	162±115	71
Co	0.1±0.03	35	0.2±0.1	54	0.07±0.03	40
Cu	4±1	16	6±2	34	6±0.8	12
Zn	25±12	47	47±25	54	26±4	15
Br	5±5	114	4±4	117	0.97±0.97	100
Rb	10±8	84	6±3	48	12±4	30
Sr	75±26	35	89±35	39	41±12	28
Mo	0.6±0.6	92	0.13±0.09	65	0.4±0.3	76
Pb	3.5±1.8	50	18±24	129	1.3±0.9	67

Примечание: * – в скобках число образцов, ** – различие статистически значимо по критерию Манна-Уитни ($U_{\text{крит.}} > U_{\text{эмп.}}$ при $p \leq 0.05$).

При сравнении аккумулирующей способности представителей рода были выявлены следующие виды: с более высоким содержанием Mn, Zn, Y и Cr, относящиеся к представителям *P. fruticosa*, *P. mandshurica* и *P. gorovoi*; Fe – к *P.*

fruticosa; Br - к *P. mandshurica* и *P. gorovoi*; Sr - к *P. mandshurica*; Pb - к *P. gorovoi*; с более низким содержанием Ni, принадлежащие к *P. mandshurica*.

Для выяснения вопроса о сохранении видоспецифичности в накоплении макро- и микроэлементов растениями рода *Pentaphylloides* при переносе в условия интродукции отобраны растения из коллекции ЦСБС (образцы 13 – 15), описание которых дано в подглаве 3.1 на стр. 94.

Как показали результаты, по наибольшему суммарному содержанию макроэлементов (Ca и K) в листьях и цветках выделен гибрид *P. mandshurica* х *P. sp.* (27 и 26 мг/г), по наименьшему - листья *P. fruticosa* (22 мг/г) и плоды *P. davurica* (19 мг/г). Низкая концентрация Ca и K отмечена в стеблях *P. davurica* (11 мг/г) (рис. 3.12).

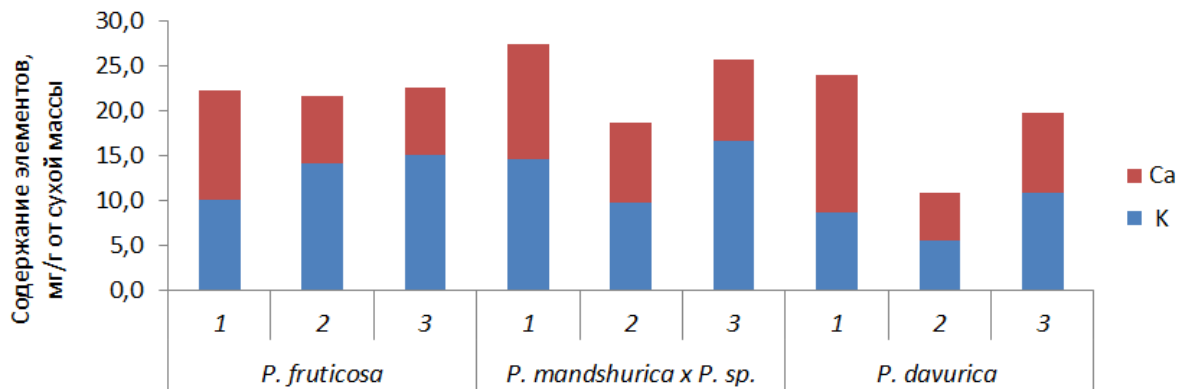


Рис. 3.12. Содержание макроэлементов в различных органах растений рода *Pentaphylloides* произрастающих в ЦСБС. 1 – листья, 2 - стебли, 3 - цветки

В стеблях и репродуктивных органах растений всех проанализированных образцов преобладал калий, в листьях – кальций, за исключением гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.*, у которого концентрация этого элемента на 12 % ниже, чем калия. Более высокий уровень калия характерен для надземных органов растений *P. fruticosa* и гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.*, Ca – для листьев *P. davurica*.

По нашим данным, более низкий уровень суммарного содержания микроэлементов характерен для надземных органов *P. davurica* (398, 254 и 325 мг/кг) (рис. 3.13). Представители *P. fruticosa* и *P. mandshurica* х *P. sp.* отличались более высоким уровнем аккумуляции микроэлементов, что прослеживалось и для растений из природных ценопопуляций. Возможно, эти различия обусловлены

эволюционно закрепленными таксономическими особенностями аккумуляции элементов растениями.

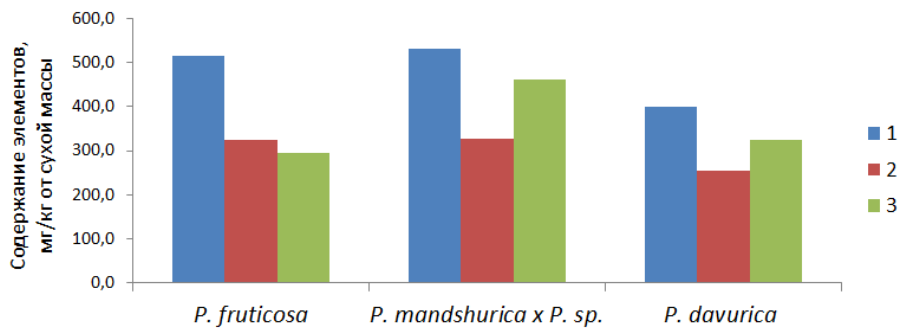


Рис. 3.13. Суммарное содержание микроэлементов в различных органах растений рода *Pentaphylloides*, выращиваемых в ЦСБС. 1 – листья, 2 – стебли, 3 – цветки.

Сравнительный анализ накопления отдельных элементов растениями разных видов рода *Pentaphylloides* показал, что листья *P. fruticosa* в наибольшей мере накапливают Ti, V, Fe, Co, Cu, Ni, Sr, Y, Zr и Mo, но не аккумулируют Cr (рис. 3.14, приложение 4). Листья гибрида *P. mandshurica* x *P. sp.* – Fe, Co, Cr, Zn, Br, Rb, Nb и Pb, стебли – дополнительно Ni и As. Листья *P. davurica* аккумулируют Mn, As, стебли – Sr и Pb, при этом не обнаружены Cr, Se и Nb. При сравнении аккумулирующей способности представителей рода в условиях культуры были выявлены следующие виды: с более высоким содержанием Zn, Fe, Co и Mo, относящиеся к растениям *P. fruticosa* и гибриду *P. mandshurica* x *P. sp.*; Ni – к *P. fruticosa*; Br и Rb – к гибриду *P. mandshurica* x *P. sp.*; с более низким содержанием Ni, Zn, Cu, Fe, но более высокой концентрацией Mn, принадлежащие к виду *P. davurica*.

В результате проведенного исследования получены достоверные данные о содержании элементов в надземных органах растений рода *Pentaphylloides*, которые могут быть включены в базу данных уровня содержания элементов в растениях и почвах азиатской части России.

По повышенному накоплению макроэлементов выделены виды *P. davurica* и *P. parvifolia*, микроэлементов – *P. mandshurica* и *P. fruticosa* вне зависимости от органа и условий произрастания. Показано, что каждому исследованному виду соответствуют свои определенные концентрации элементов.

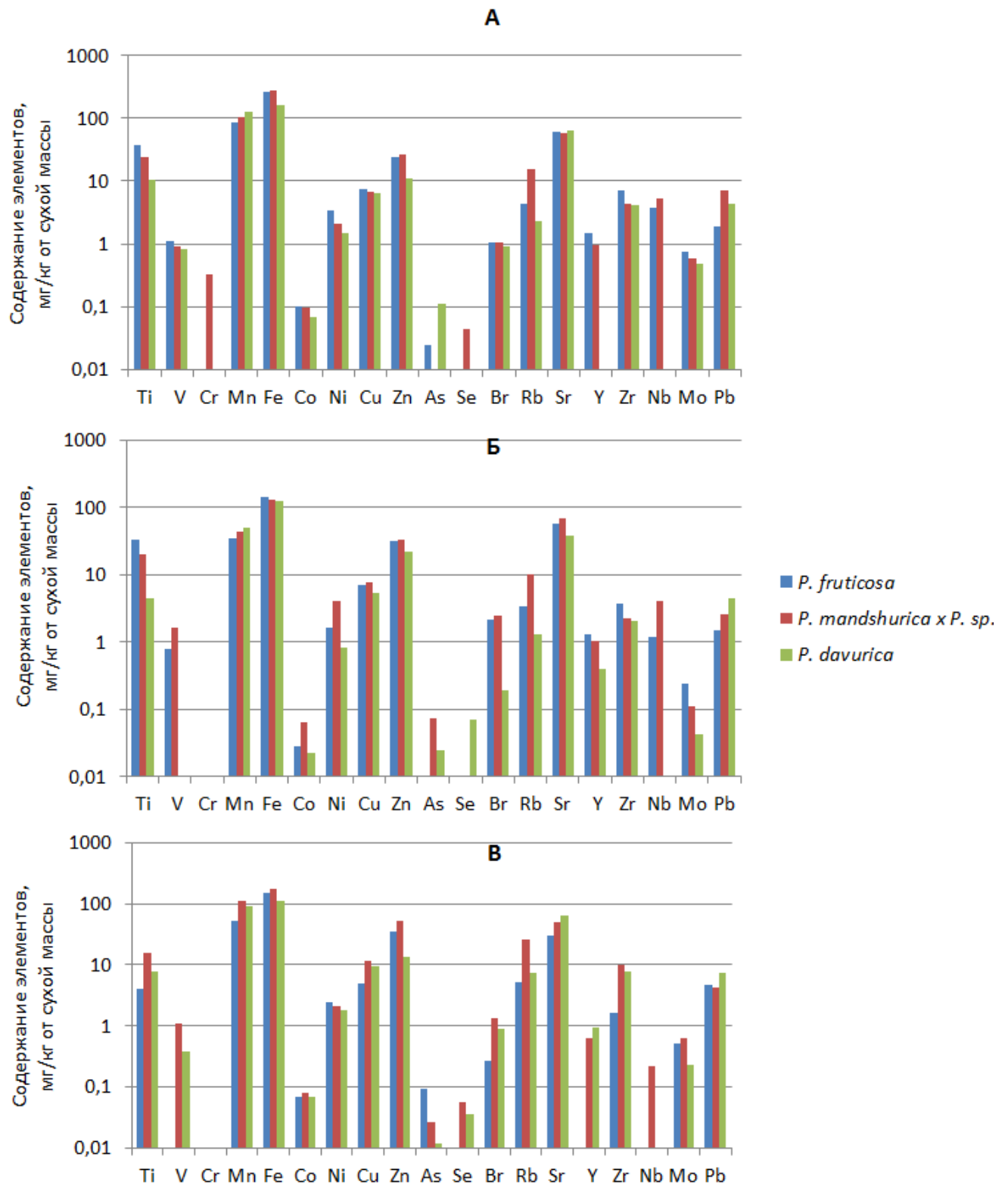


Рис. 3.14. Содержание микроэлементов в различных органах растений рода *Pentaphylloides*, выращиваемых в ЦСБС. А – листья, Б – стебли, В – цветки.

При переносе в условия культуры по наибольшему накоплению суммарного содержанию макро- и микроэлементов выделяется вид *P. fruticosa* и гибрид *P.*

mandshurica х *P. sp.*, по наименьшему содержанию минеральных элементов – вид *P. davurica*.

На основе вышеизложенного материала можно сделать следующие выводы:

1. Растения каждого исследованного вида имеют свой фенольный профиль. Максимальное число компонентов фенольной природы отмечено у *P. davurica* (18 – 26 компонентов) и *P. mandshurica* (19 – 25), минимальное – у *P. parvifolia* (15-23).
2. В зависимости от агликоновой структуры флавонолгликозидов дифференцированы виды: *P. fruticosa*, *P. davurica* и *P. parvifolia* свойственны гликозиды кверцетина, *P. mandshurica* и *P. gorovoi* – гликозиды рамнетина, что является признаком более высокого эволюционного уровня таксона.
3. По наибольшему содержанию фенольных соединений (суммарному и по группам) выделен вид *P. fruticosa*, по суммарному содержанию эллаговых веществ – виды *P. parvifolia* и *P. davurica*.
4. Выявлена специфичность видов по содержанию рамнетина, кверцитрина, астрагалина и компонента 12.
5. По групповому сходству наиболее близок к составу фенольных компонентов проанализированных видов *P. mandshurica*, наименее сходен – *P. gorovoi*. Наибольшее парное сходство по комплексу фенольных компонентов проявляют *P. mandshurica* и *P. davurica*.
6. Элементный состав представителей родового комплекса характеризуется относительной стабильностью, при этом сравнение минерального состава растений на уровне видов достоверно не выявило таксономической специфичности. Растения видов *P. fruticosa*, *P. mandshurica* и *P. gorovoi* выделяются по повышенному уровню аккумуляции ряда элементов (Mn, Fe, Zn, Cu, Br, Cr, Sr и Mo), что представляет интерес при использовании их в качестве источника микроэлементов.

ГЛАВА 4. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* ПО СОДЕРЖАНИЮ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

В большинстве работ по внутривидовой изменчивости в качестве фенотипических признаков используются морфологические характеристики. Изменчивость биохимических признаков, в том числе фенольных соединений, исследуют гораздо реже. Между тем, изучение изменчивости этих признаков в растениях природных и интродукционных популяций показало их высокую информативность (Семкина, 1985, 1999; Высочина, 1999, 2004; Полякова, Ершова, 2000).

К настоящему времени известно большое количество различных классификаций форм изменчивости (Мамаев, 1972, 1975; Мишуров, 1974; Царев и др., 2000). Наиболее важными для выяснения внутривидовой структуры считаются три формы изменчивости: эндогенная, индивидуальная и эколого-географическая.

Варьирование органов или свойств в пределах особи оценивается эндогенной (или метамерной) формой изменчивости. Недооценка этой формы изменчивости может повлечь за собой серьезные просчеты при изучении других форм (Мамаев, 1972; Семкина, 1999).

Индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость понимается в основном как проявление генотипической дифференциации особей в пределах популяции (Мамаев, 1972; Шемберг, 1986), она обусловлена перекрестным скрещиванием, мутациями, варьированием условий окружающей среды (Царев и др., 2000).

Эколого-географическая (межпопуляционная) изменчивость – одна из форм изменчивости, которая отражает воздействие экологических факторов на вид в различных частях его ареала и дифференциацию вида в широтном и долготном направлениях, т.е. внутривидовую структуру (Мамаев, 1972).

Использование фенольных соединений для изучения изменчивости растений показало, что суммарное содержание фенолов и соотношение

содержания ведущих компонентов фенольного комплекса могут служить критерием для оценки межпопуляционной, внутривидовой и эндогенной изменчивости видов. Установлено, что изменчивость содержания фенольных соединений на разных уровнях их организации отражает закономерности эволюционно-экологического становления вида (Полякова, Ершова, 2000)

4.1. Эндогенная и индивидуальная изменчивость *Pentaphylloides fruticosa* по содержанию фенольных соединений и морфологическим показателям

Первым этапом исследования внутривидовой изменчивости морфологических и биохимических параметров *P. fruticosa* было изучение эндогенной (метамерной) и индивидуальной (внутривидовой) форм, что находит подтверждение в рекомендациях многих авторов (Мамаев, 1975; Шемберг, 1986; Семкина, 1999).

Эндогенная и индивидуальная изменчивость исследована на отобранных случайным образом 5-ти модельных кустах *P. fruticosa*, высаженных 3-летними саженцами в 2004 г. на экспериментальном участке ЦСБС СО РАН. Исходный материал выращен на интродукционном участке Горно-Алтайского филиала ЦСБС СО РАН (с. Камлак) из семян, собранных в природной ценопопуляции в окр. с. Бичикту-Бом Онгудайского района в Центральном Алтае.

С каждого растения равномерно по всей кроне отбирали по 10 годичных побегов в период полного формирования листа (29.06.2006 г.). С каждого побега брали нижний лист и на свежесобранном материале проводили метрические измерения.

Исследование фенольного состава методом ВЭЖХ показало, что в экстрактах из листьев *P. fruticosa* содержится не менее 14 соединений фенольной природы. Установлено шесть флавонолгликозидов – гиперозид ($t_R=17.32$ мин.), изокверцитрин ($t_R=18.00$ мин.), рутин ($t_R=18.05$ мин.), авикулярин ($t_R=22.70$ мин.), кверцитрин ($t_R=26.08$ мин.) и астрагалин ($t_R=28.45$ мин.), два агликона – кверцетин ($t_R=37.36$ мин.) и кемпферол ($t_R=39.85$ мин.), а также эллаговая кислота ($t_R=18.47$

мин.) и ее гликозид ($t_R=19.21$ мин.). Остальные компоненты (1-3, 10) отнесены к флавоноидным структурам на основании УФ-спектров, зарегистрированных в процессе хроматографирования в режиме «on-line».

При сравнении хроматограмм исследуемых экстрактов выявлено, что качественный состав фенольного комплекса в пределах особи и между отдельными растениями не изменился. Эндогенная и индивидуальная изменчивость качественных признаков равна нулю, то есть в разных частях кроны одного куста и на разных кустах фенольный профиль одинаковый.

Количественные признаки в пределах одной особи и между растениями подвержены изменчивости.

В качестве меры изменчивости использовали коэффициент вариации (C_V), его оценку проводили по шкале уровней изменчивости, предложенной С.А. Мамаевым (1975). Уровень изменчивости считается очень низким при $C_V \leq 7 \%$, низким при $C_V = 8 - 12 \%$, средним при $C_V = 13 - 20 \%$, высоким при $C_V = 21 - 40\%$ и очень высоким при $C_V > 40 \%$.

Получены средние значения (X), стандартные отклонения (σ) и коэффициенты вариации (C_V) 11 морфологических и 16 биохимических признаков (табл. 4.1). На эндогенном и индивидуальном уровнях изменчивость исследуемых признаков *P. fruticosa* различна.

Из большого числа морфологических параметров листа в пределах индивидуума наиболее стабильным признаком является ширина и периметр листа и конечной доли ($C_V = 18 - 20 \%$), для которых отмечен средний уровень изменчивости. Площадь листа и конечной доли, число листьев на побеге в пределах особи менее стабильны, они имеют высокий коэффициент вариации ($C_V = 34 - 40 \%$).

На среднем уровне изменчивости варьирует длина черешка листа ($C_V = 24 \%$), а также длина годичного побега ($C_V = 32 \%$). Наибольшей вариабельностью из рассматриваемых признаков выделяется сырая масса листьев на побеге, которой свойственен высокий уровень эндогенной изменчивости. Аналогичные зависимости описаны в литературе (Мамаев, 1972; Мишуров, 1974).

Таблица 4.1.

Оценка изменчивости морфологических и биохимических признаков
Pentaphylloides fruticosus (содержание ФС дано в мг/г от абс. сухой массы)

Признак	Эндогенная изменчивость		Индивидуальная изменчивость	
	$\bar{X} \pm \sigma$	$C_V, \%$	$\bar{X} \pm \sigma$	$C_V, \%$
Морфометрические параметры				
Длина листа, мм	36±8	22	34±1.8	5
Ширина листа, мм	34±6	18	31±2.6	8
Площадь листа, мм ²	349±126	36	304±43	14
Периметр листа, мм	188±37	20	179±11.5	6
Длина конечной доли, мм	17±3.7	22	16.5±0.5	3
Ширина конечной доли, мм	5.2±1.0	19	4.6±0.6	12
Площадь кон. доли, мм ²	64±22	34	54±10	18
Периметр кон. доли, мм	38±7	18	35±3	8
Длина черешка, мм	13.3±3.1	24	11.7±1.8	15
Длина годичного побега, мм	163±52	32	196±32	16
Число листьев, шт.	17.3±5.9	34	14.7±2.2	15
Сырая масса листьев на побеге, мг	706±284	40	634±65	10
Биохимические параметры				
Компонент 1	1.43±0.76	81	0.86±0.51	59
Компонент 2	0.86±0.35	75	0.58±0.11	19
Компонент 3	2.06±1.05	37	0.96±0.27	28
Гиперозид	1.08±0.86	79	1.12±0.43	38
Изокверцитрин	0.69±0.44	64	1.18±0.62	50
Эллаговая кислота	0.66±0.39	60	1.01±0.44	42
Гликозид эллаговой кислоты	0.24±0.21	90	0.20±0.11	52
Авикулярин	4.60±2.24	49	3.80±0.91	24
Компонент 10	10.94±2.29	21	9.84±0.98	10
Кверцитрин	0.93±0.67	72	1.15±0.14	12
Астрагалин	0.32±0.14	43	0.27±0.09	32
Кверцетин	0.38±0.24	62	0.16±0.02	14
Кемпферол	0.44±0.15	34	0.08±0.01	16
Суммарное содержание ФС	24.4±5.64	23	21.2±2.13	10
В том числе:				
Гликозиды				
кверцетина	12.7±5.1	40	13.0±0.3	3
кемпферола	1.8±0.8	43	1.4±0.4	29

Примечание: $\bar{X}$ – среднее арифметическое выборки, σ – стандартное отклонение, $C_V, \%$ – коэффициент вариации. Эндогенная изменчивость дана на примере одного куста ($n=10$).

В качестве биохимических признаков выбраны суммарное содержание ФС, сумма гликозидов кверцетина, сумма гликозидов кемпферола и содержание отдельных компонентов, а именно, гиперозида, изокверцитрина и рутина в сумме, авикулярина, кверцитрина, астрагалина, кверцетина, кемпферола, эллаговой кислоты, ее гликозида и четырех компонентов 1–3 и 10.

На эндогенном уровне наиболее стабильными признаками оказались суммарное содержание ФС ($C_V = 23\%$) и содержание компонента 10 ($C_V = 21\%$), которые имели средний уровень изменчивости. Остальным признакам свойственна высокая и очень высокая изменчивость, особенно выделяются отдельные компоненты, за исключением компонента 10. Возможно, сильное варьирование исследованных признаков объясняется лабильностью химического состава листьев в связи с приспособительной функцией к условиям произрастания (Минаева, 1978).

В литературе довольно часто отмечается факт, что у разных видов растений в зависимости от расположения листьев в различных частях кроны, возрастных состояний органов и других факторов варьирует содержание тех или иных флавоноидных структур – кверцетина, кемпферола, мирицетина и их производных (Минаева, 1978; Семкина, 1999; Laitinen et al., 2000; Hohl et al., 2001).

При сравнении изменчивости признаков между отдельными особями *P. fruticosa* обнаружено, что варьирование любого из исследованных признаков внутри отдельной особи больше, чем между особями, то есть $C_{V \text{ энд.}} > C_{V \text{ инд.}}$. По всей видимости, на уровень изменчивости признаков внутри кроны куста флуктуации светового, температурного, водного режимов оказывают влияние в большей мере, чем между отдельными кустами. Снижение вариабельности признаков между особями, вероятнее всего, связано с достаточно однородными условиями произрастания.

В результате выявлены особенности эндогенной и индивидуальной изменчивости 11 морфологических и 16 биохимических признаков *P. fruticosa* в условиях культуры. Установлено, что качественный состав ФС в пределах особи

не изменяется. Большинство количественных признаков характеризуются высокой эндогенной изменчивостью. Наименее изменчивы ширина и длина листа и конечной доли и их периметров. Из биохимических признаков наиболее стабильны «суммарное содержание фенольных соединений» и «содержание компонента 10» ($C_{V \text{ энд}} = 21-23 \%$). На индивидуальном уровне наблюдается значительное снижение вариабельности изучаемых признаков. Уровень изменчивости морфологических признаков между особями оценивается как очень низкий и низкий, за исключением площади листа и конечной доли, длины побега и количества листьев на побеге, для которых отмечена средняя вариабельность. Из химических признаков низкий уровень изменчивости отмечен для суммарного содержания ФС, суммы гликозидов кверцетина, содержания компонента 10, кверцитрина, кверцетина и кемпферола.

Кроме того, в результате данного исследования решен методический вопрос об установлении необходимого объема материала при биохимическом исследовании *P. fruticosa*.

4.2. Межпопуляционная изменчивость *Pentaphylloides fruticosa* по содержанию фенольных соединений

Во многих работах по изучению фенольных соединений в экологическом аспекте «химический» признак рассматривается как самостоятельный показатель или дополняющий другие параметры изменчивости. Эти исследования дают возможность глубже рассмотреть и оценить процессы приспособления растений к разному экологическому окружению, параллельно выявляя характер функциональной активности той или иной группы веществ вторичного обмена на популяционном уровне (Полякова, Ершова, 2000). Изменчивость содержания некоторых фенольных соединений может служить критерием оценки межпопуляционных отличий на генетическом уровне (Lauranson, Lebreton, 1991), биохимической адаптивной стратегии популяций, выработанной естественным

отбором в ходе эволюции (Полякова, 1993; Wink, 2003), обеспечения популяции определенного селективного преимущества (Gouyon et al., 1986).

Межпопуляционная изменчивость содержания фенольных соединений наиболее важна для решения задач хемотаксономии, развития лекарственного ресурсосведения, поиска критериев адаптивной нормы и нормы реакции признаков.

4.2.1. Изменчивость в высотно-поясном градиенте

В Горном Алтае хорошо выражена высотная поясность и выделены, в широком понимании, четыре растительных пояса – степной, лесостепной, лесной и высокогорный, для каждого из которых характерен особый комплекс природных условий (Куминова, 1960; Седельников, 1988). Широко представленный на Алтае *P. fruticosa* встречается во всех поясах (Соколов и др., 1980). Оставаясь мезофитом, растения этого вида в высотно-поясном ряду приобретают некоторые ксероморфные черты – утолщение стенки эпидермиса, развитие столбчатой ткани, увеличение числа трихом, повышение удельной поверхностной плотности листа и др., что объясняется более суровыми экологическими условиями в высокогорьях, аридизацией, повышением инсоляции (Триль и др., 2008).

Исследования проводились в разных растительных сообществах Горного Алтая в его природных границах, куда входит Республика Алтай и прилегающие районы Алтайского края, на территории трех геоботанических провинций: Северного Алтая, Центрального Алтая и Юго-Восточного Алтая (Куминова, 1960). Юго-Восточный Алтай относится к недостаточно влажному сектору гор юга Сибири, остальные провинции – к умеренно влажному сектору (Поликарпов и др., 1986). Обследовано семь районов, из них два (Чемальский и Солонешенский) находятся в Северном Алтае, три (Онгудайский, Усть-Коксинский и Усть-Канский) в Центральном Алтае, Улаганский и Кош-Агачский – в Юго-Восточном Алтае. Изучено 49 ценопопуляции.

В природных местообитаниях отбирали растения из различных экологических условий, проявляющихся при широтном и долготном расселении вида и особенно при продвижении в горы в высотном-поясном градиенте (рис. 4.1).

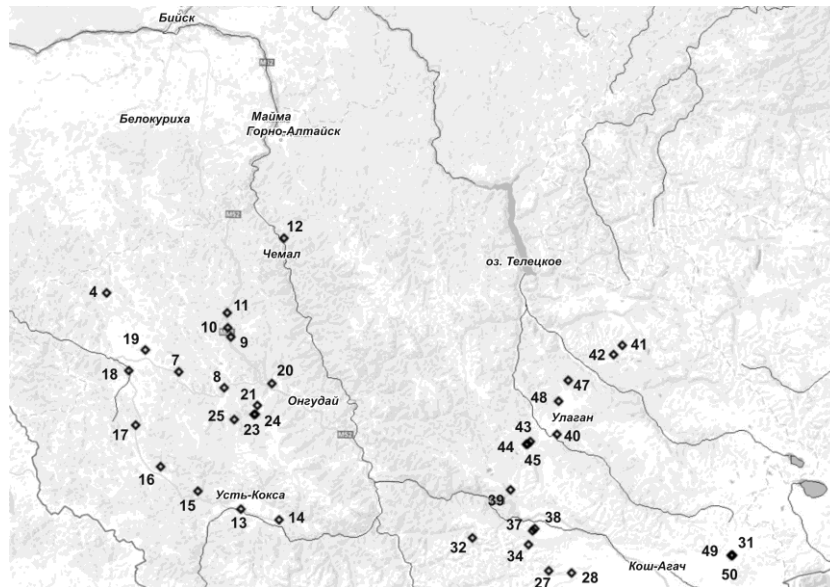


Рис. 4.1. Карта сбора образцов *Pentaphylloides fruticosa* в 2008-2009 годах.

Вид представлен во всех основных высотных поясах — от степного до высокогорного. Описание мест отбора образцов приведено в приложении 5, из которого следует, что при отборе охвачен широкий спектр условий произрастания растений.

Для определения содержания фенольных соединений (суммарного содержания, по группам и отдельным компонентам) в каждой из ценопопуляций в фазе массового цветения с 30–50 растений равномерно по всей кроне отбирали по 5–10 годовичных побегов, которые разделяли на листья, цветки, стебли, и для каждого органа формировали среднюю пробу. В 2008 г. исследовано 12, в 2009 г. — 37 ценопопуляций.

Исследование фенольного состава методом ВЭЖХ показало, что в экстрактах из различных частей *P. fruticosa* (листья, цветки и стебли) из разных мест произрастания содержалось не менее 14 соединений фенольной природы (рис.4.2).

При сравнении хроматограмм экстрактов исследуемых образцов выявлено сходство их фенольного состава, что свидетельствует о том, что качественный

состав фенольного комплекса листьев, цветков и стеблей из разных мест произрастания одинаков. Однако установлены существенные различия в количественном содержании фенольных соединений (ФС) в зависимости от органа растения и места произрастания (рис. 4.3, приложение 6).

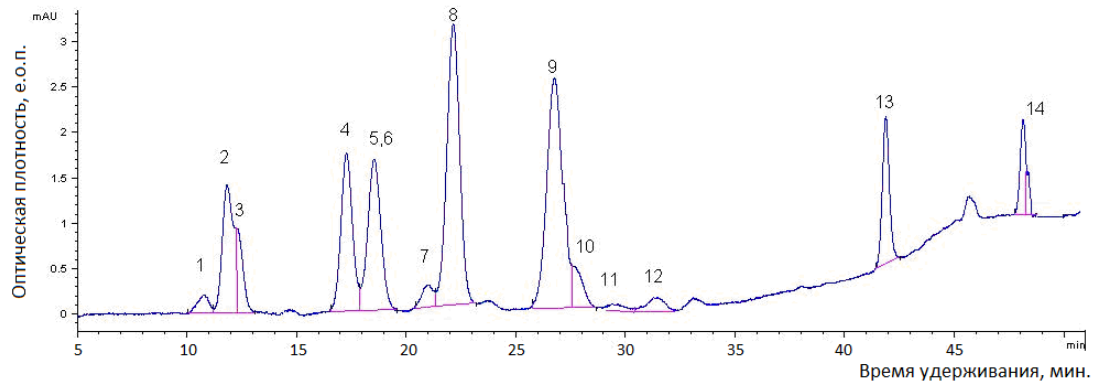


Рис.4.2. Хроматограмма экстракта из листьев *Pentaphylloides fruticosa* (окр. с. Усть-Кан, ЦП 5).
4 – гиперозид ($t_R=17.25$ мин.), 5, 6 – изокверцитрин+рутин ($t_R=18.50$ мин.),
7 – эллаговая кислота ($t_R=20.93$ мин.), 8 – гликозид эллаговой кислоты ($t_R=22.13$ мин.), 9 –
авикулярин ($t_R=26.74$ мин.), 11 – кверцитрин ($t_R=29.40$ мин.), 12 – астрагалин ($t_R=31.42$ мин.), 13
– кверцетин ($t_R=41.85$ мин.), 14 – кемпферол ($t_R=49.60$ мин.), 1–3, 10 – флавоноидные
компоненты.

Наибольшее суммарное содержание ФС отмечено в листьях, наименьшее – в стеблях вне зависимости от условий произрастания.

Так, суммарное содержание ФС в листьях *P. fruticosa* на 10–20 % выше, чем в цветках и в 5–9 раз больше, чем в стеблях. Содержание кверцетина и кверцитрина в листьях в 2–3.8 раза, авикулярина – в 2 раза выше, чем в цветках, и в 3–15 раз, чем в стеблях. Однако цветки накапливают на 10–90% больше гиперозида, изокверцитрина и рутина (в сумме), астрагалина, кемпферола, эллаговой кислоты, чем листья и стебли.

В стеблях содержание отдельных компонентов практически на порядок меньше, чем в листьях и цветках, за исключением, гликозида эллаговой кислоты, кемпферола и кверцетина, количество которых снизилось лишь в 2 – 4 раза.

Уровень вариабельности суммарного содержания фенольных соединений по коэффициенту вариации (C_V) оценивается как средний ($C_V = 24\text{--}25\%$) для листьев и цветков и как высокий ($C_V = 40\%$) для стеблей.

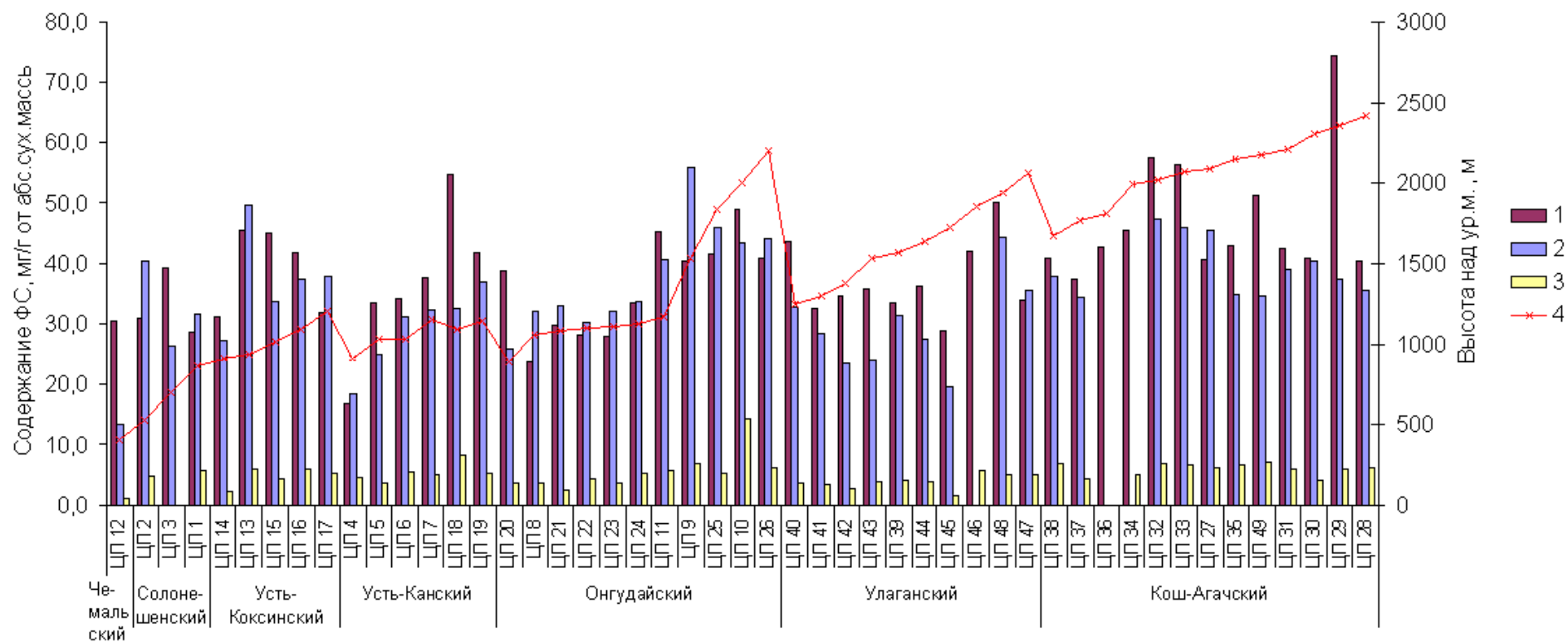


Рис.4.3. Суммарное содержание фенольных соединений в различных органах *Pentaphylloides fruticosus* из Горного Алтая, мг/г от абсолютно сухой массы. 1 – листья, 2 – цветки, 3 – стебли, 4 – высота местообитания над ур.м., м

Вариабельность суммарного содержания по группам (гликозиды кверцетина и кемпферола по отдельности, суммарное содержание флавонолов) отмечается как высокая и очень высокая ($31\% \leq C_v \leq 73\%$). Уровень вариабельности содержания индивидуальных фенольных компонентов по коэффициенту вариации (C_v) оценивается как очень высокий ($C_v \geq 40\%$) вне зависимости от органа. Однако практически для всех компонентов в цветках значения C_v на 10 – 140 % ниже по сравнению с листьями и стеблями, что свидетельствует о некоторой стабильности фенольного состава цветков и согласуется с их функциональными особенностями (Минаева, 1978).

Для сопоставления между собой отдельных ценопопуляций сразу по содержанию всех 14 компонентов в различных органах растения были рассчитаны корреляционные матрицы (приложение 7) в соответствии с методикой Л.П. Голобоковой с соавторами (2011). Обнаружено, что в большинстве случаев (70%) коэффициенты линейной корреляции Пирсона (r) принимают значения от 0.65 до 0.95. Для листьев и цветков типичны значения $r \sim 0.7 \pm 0.2$, для стеблей – $r \sim 0.6 \pm 0.2$ (рис. 4.4).

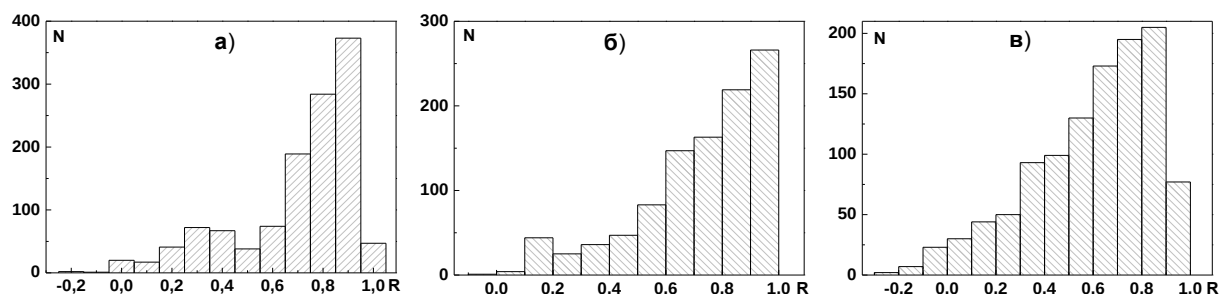


Рис. 4.4. Распределение коэффициентов Пирсона (r) по числу случаев (N) при парном сопоставлении концентраций фенольных соединений в листьях (а), цветках (б) и стеблях (в) *Pentaphylloides fruticosa*.

В качестве статистических выборок рассматривались значения содержания (C) каждого компонента в определенном органе растения. Объем такой выборки для каждого органа составлял 49 значений.

В таблице 4.2 представлены отношения максимальных значений концентраций C к минимальным: $\nu = C_{\max}/C_{\min}$, характеризующие ширину выборки. Наименьшую изменчивость в этом плане представляет суммарное содержание ФС (для листьев и цветков $\nu=4$, для стеблей $\nu=13$). В целом следует

констатировать, что содержание отдельных компонентов значительно варьирует в растениях *P. fruticosa* в зависимости от места произрастания.

Эмпирические функции распределения концентраций для большинства компонент оказались близкими к нормальному закону. Соответствующие выборки, как правило, имеют небольшой размах – около порядка (узкие выборки). Для их осреднения допустимо использование как среднеарифметических, так и среднегеометрических значений концентраций.

Концентрации некоторых компонент в листьях и цветках испытывают вариации до двух порядков (широкие выборки). Соответствующие эмпирические функции распределения концентраций близки к нормальному логарифмическому закону и для осреднения целесообразно использование среднегеометрических значений концентраций. В частности, вариации концентраций эллаговой кислоты, кверцитрина, компонентов 1 и 10 в разных органах – неодинаковы: широкие выборки для листьев и узкие для стеблей и цветков. Следует отметить, что деление на узкие и широкие выборки здесь весьма условно.

Наибольшие изменения в накоплении ФС в зависимости от места произрастания отмечены в листьях, что можно расценивать как соответствие функциональным особенностям органов. В цветках для осуществления репродуктивных функций важна стабильность постоянства химического состава, а в листьях необходима его лабильность для выполнения функций приспособления, что согласуется с литературными сведениями (Минаева, 1978).

С целью унификации процедуры осреднения для всех 14 компонентов вычисляли среднегеометрические величины по всем 49-ти ценопопуляциям для определения характерных значений содержания фенольных соединений в различных органах *P. fruticosa* (табл. 4.2). Сопоставление средних логарифмов содержания 14 компонентов в образцах листьев $\lg C_L$, стеблей $\lg C_C$ и цветков $\lg C_{\text{ц}}$ представлено на рис. 4.5. Наибольшие отклонения от аппроксимирующих прямых дает эллаговая кислота (Е).

Таблица 4.2.

Содержание фенольных соединений в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающего в Горном Алтае
(мг/г от абс. сухой массы)

Соединение	Листья				Цветки				Стебли			
	ν	$C_{CP.ГЕОМ.}$	$\overline{\lg C}$	$\Delta \lg C$	ν	$C_{CP.ГЕОМ.}$	$\overline{\lg C}$	$\Delta \lg C$	ν	$C_{CP.ГЕОМ.}$	$\overline{\lg C}$	$\Delta \lg C$
1	96	0.77	-0.11	0.37	17	0.55	-0.26	0.26	46	0.09	-1.04	0.31
2	23	1.95	0.29	0.32	17	1.81	0.26	0.28	56	0.18	-0.74	0.32
3	23	1.59	0.20	0.29	14	1.97	0.29	0.24	41	0.19	-0.73	0.32
Гиперозид	19	2.75	0.44	0.31	17	3.86	0.59	0.25	32	0.30	-0.52	0.32
Изокверцитрин + рутин	19	4.04	0.61	0.25	7	6.32	0.80	0.17	13	0.65	-0.19	0.25
Эллаговая кислота	207	1.03	0.01	0.54	112	2.39	0.38	0.41	39	0.66	-0.18	0.36
Гликозид эллаговой кислоты	21	11.0	1.04	0.24	17	7.67	0.89	0.28	58	0.91	-0.04	0.34
Авикулярин	12	5.85	0.77	0.25	34	2.72	0.43	0.29	19	0.41	-0.39	0.25
10	107	1.45	0.16	0.32	14	1.09	0.04	0.29	18	0.28	-0.55	0.32
Кверцитрин	114	0.52	-0.29	0.46	36	0.24	-0.61	0.41	43	0.05	-1.27	0.33
Астрагалин	12	0.39	-0.41	0.24	10	0.46	-0.33	0.23	18	0.05	-1.30	0.29
Кверцетин	24	0.84	-0.08	0.36	58	0.34	-0.46	0.29	36	0.22	-0.66	0.44
Кемпферол	38	0.13	-0.87	0.31	45	0.17	-0.77	0.32	54	0.05	-1.32	0.35
Сумма фенольных соединений	4	38.0	1.58	0.11	4	33.1	1.52	0.12	13	4.68	0.67	0.18
В том числе:												
Гликозиды												
кверцетина	6	23.3	1.37	0.17	4	23.8	1.38	0.14	29	1.96	0.29	0.27
кемпферола	9	1.43	0.16	0.19	29	1.80	0.26	0.30	97	0.17	-0.77	0.33

Примечание: ν – отношение максимальных значений концентраций к минимальным; $C_{CP.ГЕОМ.}$ – среднегеометрическое значение концентрации; $\overline{\lg C}$ – среднее значение логарифмов; $\Delta \lg C$ – среднеквадратическое отклонение).

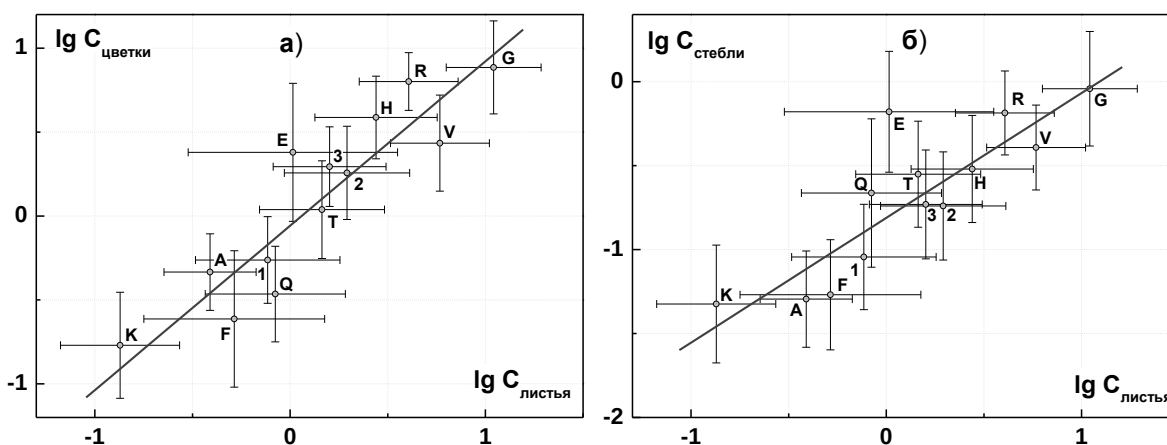


Рис. 4.5. Сопоставление характерных содержаний 14-ти фенольных соединений в органах *Pentaphylloides fruticosa*. 1 – компонент 1; 2 – компонент 2; 3 – компонент 3; H – гиперозид; R – изокверцитрин+рутин; E – эллаговая кислота; G – гликозид эллаговой кислоты; V – авикулярин; T – компонент 10; F – кверцитрин; A – астрагалин; Q – кверцетин; K – кемпферол.

В целом можно констатировать, что содержание отдельных компонентов сильно варьирует в растениях *P. fruticosa* в зависимости от места и условий произрастания, что находит подтверждение в литературе при изучении других видов растений (Минаева, 1978; Запрометов, 1993; Полякова, 1993; Судаchkova и др., 1997; Harborne, Williams, 2000). При этом выявлена высокая корреляционная связь между различными органами по содержанию фенольных соединений. Соответствующие значения коэффициентов линейной корреляции r и параметров уравнения регрессии $\lg C_c = A \cdot \lg C_{\text{л}} + B$ со среднеквадратическими отклонениями ΔA и ΔB представлены в таблице 4.3.

Таблица 4.3.

Параметры линейной связи между логарифмами концентраций фенольных соединений в разных органах *Pentaphylloides fruticosa*

Органы растений	r	A	ΔA	B	ΔB
листья-стебли	0.87	0.74	0.13	-0.81	0.07
листья-цветки	0.92	1.00	0.13	-0.01	0.07
стебли-цветки	0.89	1.11	0.17	0.91	0.13

, где r – коэффициент линейной корреляции Пирсона; $A \pm \Delta A$ и $B \pm \Delta B$ – параметры уравнения линейной регрессии $\lg C_c = A \cdot \lg C_{\text{л}} + B$ с соответствующими доверительными интервалами

Ближкие к 1 значения коэффициентов корреляции r свидетельствуют о высокой степени сходства иерархии фенольных соединений в исследованных

органах *P. fruticosa*. Среднее значение r составляет 0.9, что свидетельствует о достаточно сильной связи $y = A \cdot x + B$. При сопоставлении по предлагаемой методике листьев с цветками оказалось, что тангенс угла наклона $A = 1.00$. Следовательно, не только логарифмы, но и непосредственно сами среднегеометрические концентрации фенольных соединений в цветках и листьях в пределах среднеквадратического разброса практически линейно связаны между собой. Близкое к нулю, значение отсечки B свидетельствуют о том, что суммарное содержание фенольных соединений в листьях и цветках статистически неразлично, то есть почти одинаково в рамках исследованной выборки. В стеблях же суммарное содержание фенольных соединений в 7-8 раз ниже, чем в цветках и листьях.

Влияние условий произрастания на образование и накопление фенольных соединений в надземных органах *P. fruticosa* проанализировано в зависимости от высотной поясности. В Горном Алтае *P. fruticosa* встречается во всех поясах: степном, лесостепном, лесном и высокогорном (Куминова, 1960).

По наибольшему суммарному содержанию ФС в надземных органах выделялись растения степного и высокогорного поясов (рис. 4.6, приложение 8). Минимальное содержание ФС установлено у *P. fruticosa* лесостепного пояса.

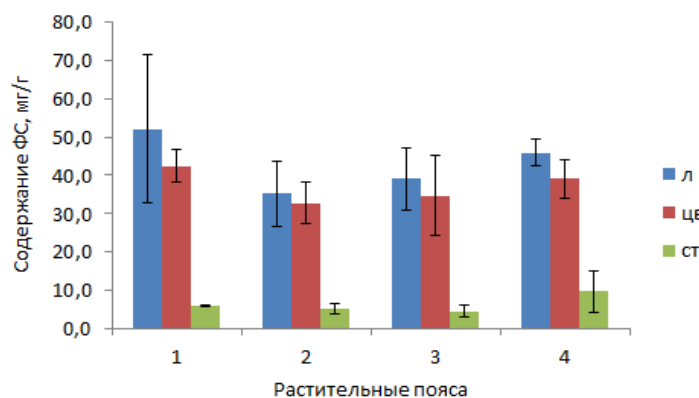


Рис.4.6. Содержание фенольных соединений в листьях (л), цветках (цв) и стеблях (ст) *Pentaphylloides fruticosa* в высотном-поясном градиенте. 1 – степной пояс, 2 – лесостепной пояс, 3 – лесной пояс, 4 – высокогорный пояс.

Анализ содержания флавонолгликозидов (гликозидов кверцетина и гликозидов кемпферола по отдельности) показал количественное преобладание гликозидов кверцетина по сравнению с гликозидами кемпферола. Выявлено, что

гликозиды кверцетина в большей мере накапливались в листьях растений по сравнению с цветками и стеблями. Наибольшее содержание гликозидов кверцетина установлено в листьях *P. fruticosa* степного пояса (28.1 мг/г), в растениях высокогорного пояса оно снижалось до 23.8 мг/г, тогда как в особях лесостепного и лесного поясов накопление этих соединений составляло 20.9 мг/г. В цветках и стеблях сохранялась та же тенденция: максимум гликозидов кверцетина свойственен цветкам растений степного пояса (22.6 мг/г) и стеблям высокогорного (4.2), минимум – особям лесного и лесостепного поясов.

Сравнительный анализ отдельных фенольных компонентов в надземных органах *P. fruticosa* выявил различия в их накоплении в зависимости от поясности (рис. 4.7). Так, в листьях *P. fruticosa* высокогорного и степного пояса доминировали гиперозид, изокверцитрин, гликозид эллаговой кислоты и астрагалин. В листьях растений лесостепного и лесного пояса, напротив, одним из главных компонентов в ряду флавонолгликозидов являлся авикулярин. Кроме того, у них отмечено повышенное накопление кверцитрина и компонента 10.

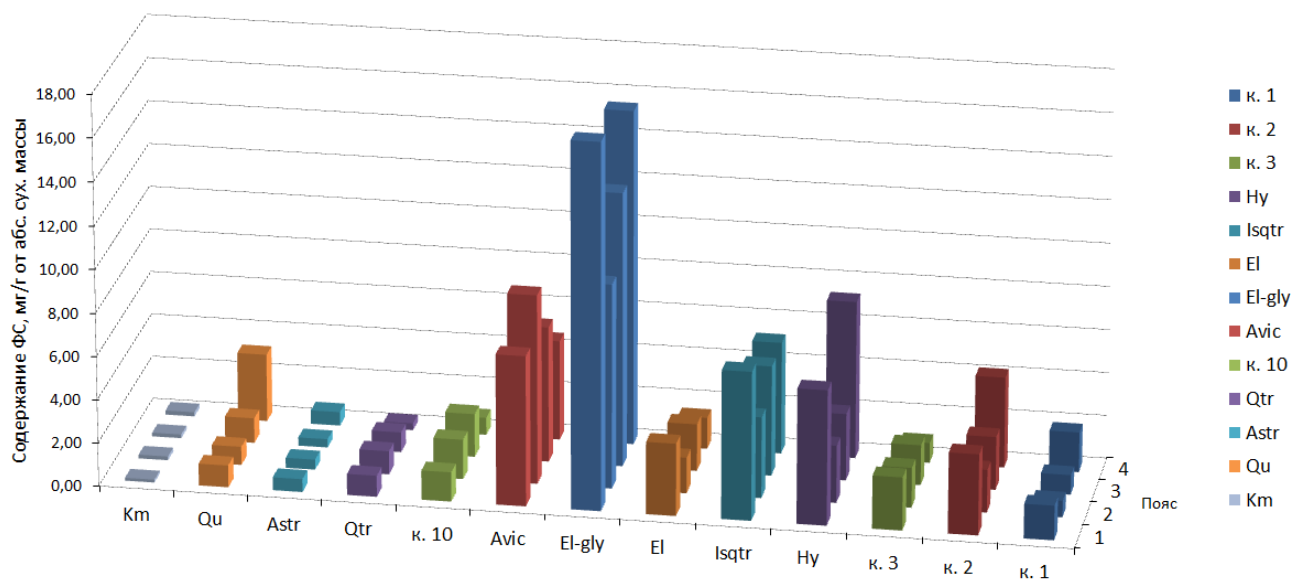


Рис.4.7. Содержание фенольных компонентов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* в зависимости от растительного пояса: 1 – степной, 2 – лесостепной, 3 – лесной, 4 – высокогорный.

В цветках отмечена аналогичная зависимость содержания отдельных фенольных компонентов от поясности. Содержание гиперозида, изокверцитрин, гликозида эллаговой кислоты преобладало у особей степного и высокогорного поясов, тогда как содержание авикулярина, кверцитрина и компонента 10 -

лесного и лесостепного. В стеблях растений степного и высокогорного поясов также доминировали гиперозид, изокверцитрин, гликозид эллаговой кислоты. Интересно отметить значительное увеличение содержания свободного кверцетина в надземных органах *P. fruticosa* высокогорного пояса в 2-5 раз по сравнению с растениями остальных поясов.

По-видимому, усиленный синтез отдельных фенольных компонентов в надземных органах *P. fruticosa* высокогорного и степного поясов связан с увеличением абсолютной высоты произрастания растений над уровнем моря, повышенным фоном УФ-В-радиации, низкими температурами и влажностью, что хорошо согласуется с литературными сведениями (Соловченко, Мерзляк, 2008; Чхубианишвили и др., 2009; Caldwell et al., 2003; Kirakosyan et al., 2003).

Известно, что для каждого высотного пояса на Алтае характерен особый комплекс природных условий, в связи с чем можно говорить о климате поясов (Куминова, 1960; Огуреева, 1980). В.П. Седельников (1988) все высокогорья Алтае-Саянской горной области подразделяет на гумидные (северный макросклон), семиаридные (центральная часть области) и аридные (южный макросклон). Северный Алтай отличается наиболее теплым и влажным климатом. Центральный Алтай представляет собой сочетание межгорных обширных остепненных котловин и горных хребтов. Его климат характеризуется большими различиями гидротермических условий и ресурсов. Юго-Восточный Алтай выделяется наличием высокогорных котловин, плато, плоскогорий, хребтов, наличием препятствий для проникновения влажных потоков воздуха с запада, близостью к центру Азиатского антициклона. Климат этого района отличается наиболее суровой зимой и очень слабой увлажненностью (Модина, 1997).

Анализ связи содержания ФС в надземных органах *P. fruticosa* и некоторыми климатическими показателями выполнен методом корреляционного анализа. В качестве климатических показателей выбраны многолетние данные за 22 года (1983–2005 гг.): осадки за период IV–X (мм), сумма температур $>10^{\circ}\text{C}$, среднемесячная инсоляция на горизонтальной поверхности ($\text{кВт}/\text{м}^2/\text{день}$) (табл. 1.1). Выявлено, что биохимические показатели листьев – компоненты 1, 3,

гиперозид, сумма изокверцитрина и рутина, гликозид эллаговой кислоты и кверцетин, суммарное содержание ФС и гликозиды кверцетина довольно тесно связаны с абсолютной высотой произрастания и климатическими показателями ($r \geq 0.28$) (табл. 4.4).

Эллаговая кислота и авикулярин коррелировали с высотой и увлажненностью. При этом у авикулярина прослеживалась разнонаправленность связи по сравнению с остальными компонентами. Так, если содержание большинства соединений в листьях с высотой местообитания, усилением инсоляции, снижением количества осадков и температуры возрастало, то содержание авикулярина, напротив, снижалось.

В цветках наиболее тесная связь с абсолютной высотой и климатическими данными прослеживалась у гиперозида, гликозида эллаговой кислоты, кверцетина, суммы гликозидов кемпферола.

В стеблях содержание компонентов 1, 3, 10 и кверцетина возрастало с высотой и усилением инсоляции на фоне снижения увлажненности.

Полученные результаты косвенно свидетельствуют о защитной функции фенольных соединений от воздействия природных факторов – действия УФ-излучения на фоне низкотемпературного стресса и засухи. С повышением высоты местообитаний, увеличением инсоляции, снижением температуры и количества осадков в листьях возрастало накопление компонентов 1, 3, гиперозида, суммы изокверцитрина и рутина, кверцетина и гликозида эллаговой кислоты, а авикулярина, напротив, снижалось.

Как следует из литературных данных, именно флавонолы, защищающие растительные ткани и клетки главным образом от повреждающего действия УФ-излучения, присутствующего в солнечном спектре, отнесены к фотозащитным соединениям фенольной природы (Загоскина и др., 2005; Соловченко, Мерзляк, 2008). На примере двух видов боярышника – *Crataegus laevigata* и *C. monogyna*, показано, что засуха и холод повышают уровень гиперозида в листьях, усиливают антиоксидантную способность экстрактов и защитную функцию (Kirakosyan et al., 2003).

Таблица 4.4.

Значения коэффициентов корреляции Спирмена (R) между содержанием ФС в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa*, высотой местообитания (Н – высота, м над ур. м.) и некоторыми климатическими показателями (ΣQ — среднемесячная инсоляция на горизонтальной поверхности в июле, кВт/м²/день; Σr – сумма осадков за период IV-X, мм; Σt – сумма температур за период с T >10°C; K_y – коэффициент увлажнения)

Компонент	Листья					Цветки					Стебли				
	Н	ΣQ	Σr	Σt	K_y	Н	ΣQ	Σr	Σt	K_y	Н	ΣQ	Σr	Σt	K_y
1	0.54	0.44	-0.52	-0.45	-0.52	0.39	0.29	-0.34	-0.23	-0.35	0.44	0.31	-0.31	-0.18	-0.31
2	0.15	-0.06	-0.08	0.11	-0.07	0.27	0.18	-0.24	0.03	-0.23	0.42	0.27	-0.27	-0.08	-0.27
3	0.40	0.36	-0.43	-0.30	-0.42	0.14	0.23	-0.13	-0.16	-0.14	0.59	0.48	-0.49	-0.24	-0.48
Гиперозид	0.55	0.44	-0.55	-0.43	-0.55	0.36	0.40	-0.35	-0.23	-0.34	0.32	0.21	-0.20	-0.04	-0.20
Изокверцитрин+рутин	0.49	0.33	-0.45	-0.49	-0.46	0.26	0.26	-0.17	-0.14	-0.17	0.27	0.21	-0.13	-0.08	-0.13
Эллаговая кислота	0.30	0.17	-0.31	-0.19	-0.31	-0.31	-0.09	0.28	0.33	0.28	0.04	0.17	0.06	0.21	0.07
Гликозид эллаговой кислоты	0.35	0.35	-0.27	-0.37	-0.27	0.57	0.39	-0.49	-0.49	-0.49	0.33	0.20	-0.24	-0.27	-0.24
Авикулярин	-0.38	-0.12	0.29	0.24	0.28	-0.29	-0.09	0.31	0.28	0.31	-0.12	0.00	0.27	0.21	0.26
10	-0.05	-0.12	0.07	0.09	0.06	-0.08	0.08	0.07	0.00	0.07	-0.43	0.01	0.39	0.41	0.39
Кверцитрин	-0.08	-0.03	0.14	0.08	0.13	-0.04	0.00	0.07	0.02	0.07	0.02	0.11	0.07	0.05	0.07
Астрагалин	0.16	0.13	0.04	-0.04	0.04	0.17	0.27	-0.07	-0.14	-0.08	0.22	0.18	-0.07	-0.10	-0.08
Кверцетин	0.46	0.33	-0.53	-0.53	-0.54	0.55	0.33	-0.46	-0.34	-0.46	0.68	0.46	-0.64	-0.57	-0.65
Кемпферол	-0.02	0.09	0.05	-0.09	0.05	0.21	0.09	-0.13	-0.15	-0.12	0.14	0.03	-0.07	-0.09	-0.08
Суммарное содержание ФС	0.52	0.44	-0.49	-0.46	-0.49	0.46	0.46	-0.37	-0.28	-0.36	0.40	0.36	-0.23	-0.11	-0.23
Гликозиды кверцетина	0.31	0.26	-0.31	-0.30	-0.33	0.25	0.31	-0.17	-0.08	-0.18	0.28	0.28	-0.11	0.01	-0.11
Гликозиды кемпферола	0.14	0.23	-0.07	-0.13	-0.06	0.54	0.50	-0.47	-0.49	-0.47	0.28	0.16	-0.06	-0.02	-0.06

Примечание: Количество ценопопуляций (N) = 49. Выделенные жирным шрифтом R значимы при $p < 0.05$.

Следует отметить, что в листьях изменения содержания фенольных соединений более значительны, чем в цветках и стеблях.

Уровень вариабельности в листьях и цветках *P. fruticosa* по суммарному содержанию ФС оценивается как средний, по отдельным компонентам как высокий и аномально высокий, что дает основание говорить о пластичности вида, о высокой приспособляемости к различным условиям обитания.

Полученные результаты свидетельствуют о приспособительных изменениях фенольного состава растений в процессе филогенеза. В осуществлении приспособительных функций фенольных соединений отмечена неравноценная роль отдельных компонентов.

4.2.2. Изменчивость по широтному градиенту

С продвижением вида на север растения испытывают воздействие комплекса неблагоприятных факторов, среди которых наибольшее значение для их жизнедеятельности имеют недостаток тепла, короткий вегетационный период, бедность почв и возрастающий антропогенный стресс (Головко, 2009). С этих позиций большой интерес представляли исследования изменений накопления ФС в растениях, произрастающих в разных широтах. Для изучения изменчивости содержания ФС в растениях служили образцы *P. fruticosa*, произрастающие на территории в диапазоне географических координат 43.13° – 62.08°с.ш., собранные в десяти географически отдаленных местонахождениях, четыре из которых находились на российском Дальнем Востоке, четыре – в Забайкальском крае (Восточная Сибирь) и два – в Хакасии (Южная Сибирь).

Подробное описание мест отбора образцов дано в приложении 1. Образцы 1 и 2 собраны в Амурской обл.: первый – в Бурейском р-не на крупноглыбистых обнажениях над р. Бурей; второй – в Тындинском р-не Амурской обл. в лиственнично-березовом лесу (коллектор Е.В. Андышева). Образец 3 собран В.А. Бакалиным в Омсукчанском р-не Магаданской обл. на горе Каменный Венец. Образцы 4, 18 и 20 – в Тунгоконченском р-не Забайкальского края: образец 4 – в

окрестности с. Усугли в березово-лиственничном лесу, образец 18 – между с. Ульдурга и с. Усугли по берегу реки Кучегер; образец 20 – в окрестности с. Усугли у ручья Кабаржен под пологом березового леса (коллектор Е.В. Андышева). Образец 19 – в Шилкинском р-не Забайкальского края в березово-ивовом лесу (коллектор Е.В. Андышева). Образцы 22 и 23 собраны М.А. Мяделец в Хакасии: образец 22 – в окрестности с. Казановка на долинном остепненном лугу, образец 23 – в окрестности с. Вершина Теи в лиственничном лесу. Образец 21 отобран Е.В. Андышевой из коллекции БСИ ДВО РАН (г. Владивосток, Приморский край), куда растения были пересажены с хребта Чандалаз. Климатические условия районов сбора растительного материала значительно различались, их краткая характеристика приведена в главе 1 (табл. 1.1).

Сравнительный анализ хроматограмм водно-этанольных экстрактов из листьев показал, что максимальное число компонентов обнаружено в образцах тунгоконченской популяции (22 компонента), наименьшее – магаданской и тындинской популяций (по 16 компонентов) (табл. 4.5).

Компоненты 1-3 присутствуют в листьях всех исследуемых образцов. У растений приморской популяции дополнительно обнаружен компонент 4. Гиперозид, изокверцитрин, рутин, эллаговая кислота и ее гликозид, а также авикулярин, компонент 10 и астрагалин свойственны всем 10-ти образцам вне зависимости от места произрастания. Компонент 12 отсутствует в листьях приморских и хакасских растений. Кверцитрин не найден в листьях растений из Амурской и Магаданской областей, что выделяет их среди исследуемых образцов *P. fruticosa*. Компонента 15 нет в листьях растений бурейской и хакасской популяций, компонента 16 – бурейской, хакасской, тындинской и магаданской. Компонент 17 обнаружен в листьях *P. fruticosa* бурейской и тунгоконченской популяций, компонент 19 – забайкальских, бурейских и хакасских образцов. Компонент 20 свойственен хакасским экземплярам. У всех изучаемых образцов обнаружен кверцетин. Кемпферол не выявлен, либо присутствует в следовых количествах у приморских, шилкинских и тындинских экземпляров.

Таблица 4.5

Содержание фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из разных мест произрастания (мг/г от абсолютно сухой массы)

Компонент	Время выхода компонента, мин.	Популяции						
		Примор-ская 43°80' с.ш., 131°90' в.д. ¹	Бурейская 49°42' с.ш., 130°08' в.д.	Шилкин-ская 51°90' с.ш., 116°00' в.д.	Хакасская 53°12' с.ш., 90°02' в.д.	Тунгокон-ченская 53°53' 115°62' в.д.	Тындинская 55°18' с.ш., 124°67' в.д.	Магадан-ская 62°52' с.ш., 155°80' в.д.
		№ образцов						
		21	1	19	22, 23	4, 18, 20	2	3
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	10,81	0.15	0.53	1.79	1.02	0.54	0.42	0.81
2	12,06	0.25	1.34	0.56	0.53	2.02	2.92	0.93
3	13,70	0.26	0.10	0.24	0.56	0.54	0.36	1.02
4	16,13	0.17	н.о. ²	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
Гиперозид	18,00	0.25	0.61	0.59	1.49	2.37	1.32	5.14
Изокверцитрин	18,99	1.51	0.83	2.32	0.71	3.84	1.37	3.33
Рутин	19,91	н.о.	0.16	н.о.	0.34	0.08	0.23	0.15
Эллаговая кислота	21,88	3.11	3.27	3.95	2.60	3.82	2.64	0.55
Гликозид эллаговой к-ты	23,22	5.50	3.59	6.13	2.20	8.49	6.07	12.34
10	26,00	н.о.	0.74	1.58	н.о.	0.66	0.24	н.о.
Авикулярин	28,18	0.45	2.70	1.49	1.62	1.91	0.88	1.08
12	29,30	0.76	0.74	2.21	1.36	1.21	0.20	0.82
Кверцитрин	30,49	0.15	н.о.	0.11	0.35	0.10	н.о.	н.о.
Астрагалин	32,19	0.09	0.18	0.36	0.42	0.48	0.12	0.51

Продолжение табл. 4.5

1	2	3	4	5	6	7	8	9
15	33,64	0.12	н.о.	0.18	н.о.	0.50	0.13	0.48
16	34,67	0.27	н.о.	0.34	н.о.	0.33	н.о.	н.о.
17	35,84	н.о.	0.29	н.о.	н.о.	0.32	н.о.	н.о.
19	37,77	н.о.	н.о.	0.35	н.о.	0.25	н.о.	н.о.
20	39,0	н.о.	н.о.	н.о.	2.58	н.о.	н.о.	н.о.
Кверцетин	40,47	0.08	0.10	0.21	0.30	0.22	0.22	0.25
23	42,16	н.о.	0.45	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
25	44,44	0.12	2.03	0.55	н.о.	0.45	н.о.	н.о.
26	46,92	0.12	0.70	0.43	н.о.	0.30	0.42	0.58
27	47,37	0.13	0.20	0.63	1.20	0.22	0.28	0.26
Кемпферол	48,40	н.о.	0.06	н.о.	0.08	0.09	н.о.	0.09
Суммарное содержание ФС		13.5	18.6	24.0	17.4	28.7	17.8	28.3
<i>В том числе:</i>								
Гликозиды								
кверцетина		4.8	7.3	12.0	8.2	14.5	9.4	17.3
кемпферола		0.1	0.3	0.7	1.1	0.9	0.6	1.3
рамнетина				0.6				
Суммарное содержание эллаговых соединений		8.6	6.9	10.1	9.7	12.3	8.7	12.9

Примечание: ¹ – географические координаты пунктов сбора образцов;

² – н.о. означает, что компонент отсутствует или его содержание находится ниже предела обнаружения (0.01 мг/г).

Анализ содержания отдельных компонентов в листьях исследованных растений выявил особенности их накопления в зависимости от места произрастания. Так, в листьях *P. fruticosa* из Магаданской области обнаружено наибольшее содержание гликозида эллаговой кислоты (12.34 мг/г), гиперозида (5.14 мг/г), компонента 3 (1.02 мг/г), астрагалина (0.51 мг/г) и кемпферола (0.9 мг/г) при минимуме эллаговой кислоты (0.55 мг/г) по сравнению с остальными образцами. В листьях приморских растений содержание большинства компонентов – минимально. По содержанию рутина, кверцитрина и кверцетина выделены растения хакасской популяции, по содержанию эллаговой кислоты – растения из Забайкальского края. Максимум авикулярина (2.70 мг/г) обнаружен в листьях *P. fruticosa* из Бурейского района Амурской обл. В целом можно отметить тенденцию в накоплении гиперозида, изокверцитрина и рутина, кверцетина, кемпферола и, напротив, в снижении биосинтеза авикулярина и кверцитрина в листьях *P. fruticosa* при продвижении вида с юга на север. Возможно, падение уровня авикулярина связано с уменьшением его растворимости по мере снижения тепла и увеличения аридности, поскольку гликоновой частью молекулы авикулярина является пентозид (арабинозид), к тому же находящийся в форме фуранозы, тогда как остальные гликозиды имеют шестичленные пиранозные формы. Гликоновая часть кверцитрина представлена гексозидом (рамнозид), но также, как и авикулярин, может находиться в фуранозной форме.

Суммарное содержание ФС в листьях *P. fruticosa* из удаленных географически пунктов варьирует от 13.5 мг/г до 28.7 мг/г, максимально накапливаясь в растениях из тунгоконченской и магаданской популяций, минимально – в приморских экземплярах (Храмова, Андышева, 2014а).

По результатам анализа агликонов, образующихся после кислотного гидролиза гликозидов, установлено 2 агликона: кверцетин и кемпферол, за исключением экземпляров *P. fruticosa*, собранных в Шилкинском районе Забайкальского края, у которых дополнительно обнаружен рамнетин.

Установлено, что во всех образцах вне зависимости от места произрастания преобладают производные кверцетина, их доля в составе флавонолов составляет

от 89 до 98%. На долю кемпферол-производных приходится от 2% в приморских образцах до 11 % в хакасских. Доля рамнетин-производных в листьях шилкинской популяции составляет 4%.

В целом доля флавонолов в суммарном содержании ФС в листьях растений изучаемых образцов составляет от 37 до 67 %, достигая максимума в магаданских экземплярах. Обращает на себя внимание, что доля флавонолов в листьях *P. fruticosa* возрастает по мере продвижения вида на север (рис. 4.8).

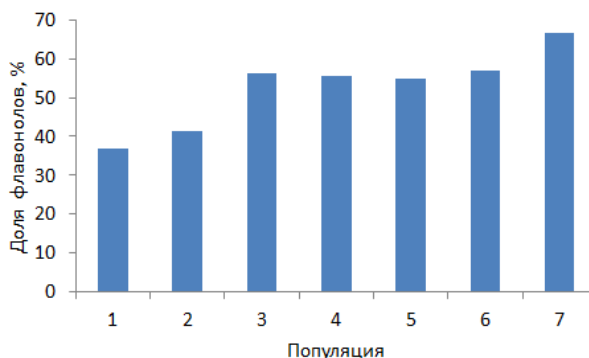


Рис. 4.8. Доля флавонолов в суммарном содержании фенольных соединений (%) в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из разных мест произрастания: 1 – приморская, 2 – бурейская, 3 – шилкинская, 4 – хакасская, 5 – тунгоконченская, 6 – тындинская, 7 – магаданская.

Метаболизм фенольных соединений и их накопление зависит от экологических особенностей видов и факторов внешней среды. Разнообразные внешние воздействия, в частности, высокая или низкая температура, условия влажности, избыток УФ-радиации и др., индуцируют специфический фермент – фенилаланинаммиак-лиазу (ФАЛ), активация которого приводит к увеличению количества флавоноидов в клетках растений, защищая их от стрессового воздействия (Запрометов, 1993).

Для выделения наиболее важных факторов использовался факторный анализ – метод главных компонент. Результаты анализа представлены на графике (рис. 4.9). В качестве факторов, влияющих на содержание фенольных соединений, выбраны сумма температур выше 10°C ($\Sigma t > 10^\circ\text{C}$), коэффициент увлажнения (K_y), продолжительность солнечного сияния за год (час.) и количество осадков за период с апреля по октябрь (ΣR) (табл.1.5).

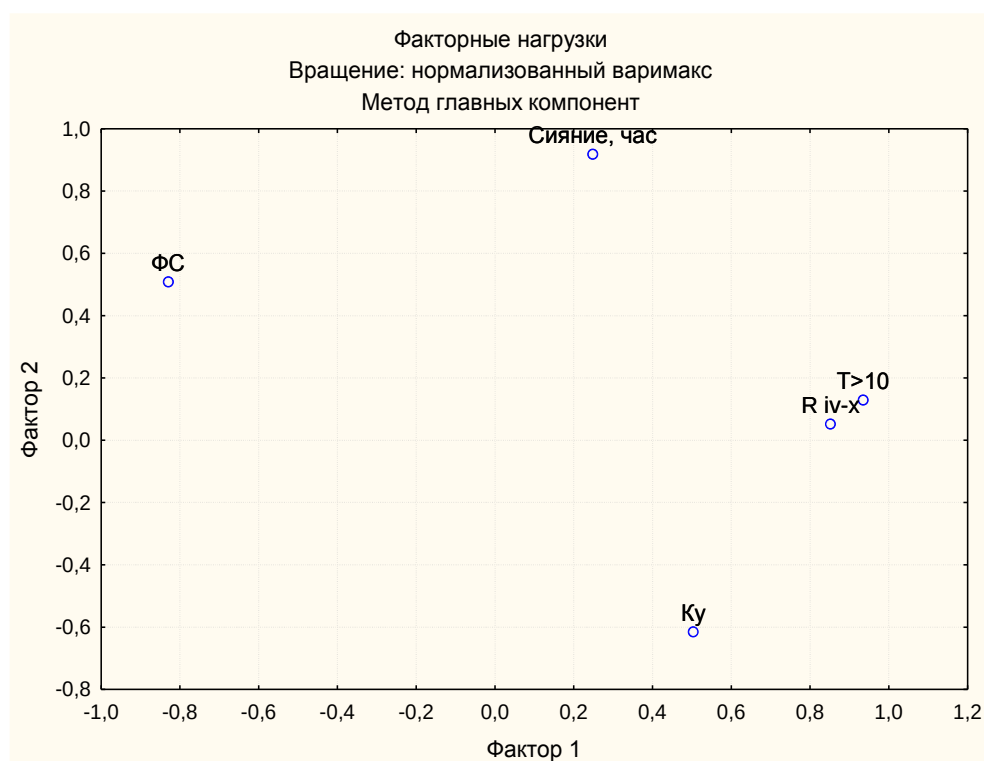


Рис. 4.9. Факторное решение для данных: суммарное содержание фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из разных географических пунктов, климатические показатели

Численные нагрузки даны в таблице для данных по содержанию фенольных соединений и климатических показателей (табл. 4.6).

Таблица 4.6.

Факторные нагрузки по данным накопления суммарного содержания фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa*, климатических показателей и географического положения популяций

Компонента	Фактор 1	Фактор 2
Содержание ФС	-0.829428	0.508564
Сумма температур выше 10°C 10 ($\Sigma t > 10^\circ\text{C}$)	0.934965	0.129449
Коэффициент увлажнения (Ky)	0.503526	-0.614680
Количество осадков за IV-X (R), мм	0.851278	0.052652
Продолжительность солнечного сияния, час.	0.248200	0.919368
Expl.Var	2.601925	1.501236
Prp.Totl	0.520385	0.300247

Примечание: Отмеченные жирным шрифтом нагрузки > 0.70000

Выделено два общих фактора – фактор 1 и фактор 2. Фактор 1 отвечает за теплообеспеченность и влагообеспеченность, фактор 2 – за продолжительность солнечного сияния. С продвижением вида на север суммарное содержание ФС *P. fruticosa* возрастает на фоне снижения тепла, увеличения аридности и солнечного сияния, что хорошо согласуется с исследованиями ряда авторов (Минаева, 1978; Turunen, Latola, 2005; Stark et al., 2008).

4.2.3. Изменчивость при интродукции *Pentaphylloides fruticosa*

Изменчивость растений, введенных в культуру, зачастую не уступает изменчивости растений природных популяций (Скворцов, 1986; Семкина, 1999). При введении в культуру сохранение у интродукционной популяции достаточного диапазона изменчивости хозяйственно ценных признаков служит важнейшим показателем успешной интродукции.

Общий диапазон изменчивости популяции складывается из суммы вариаций признаков, проявляющихся в индивидуумах, составляющих популяцию. Вариабельность признака в популяции может быть обусловлена, по крайней мере, двумя причинами – генетической и экологической (Драгавцев, 1964, 1973; Лунева, 1997). Из этого следует, что при перенесении растения из данной среды обитания в другую генотипическая компонента сохранится, а средовая – не обязательно. Для того, чтобы обосновать причины изменчивости признака в популяции, необходимо найти способ различения уровней генотипической и экологической изменчивости (Лунева, 1997).

В.А. Драгавцевым (1964) сформулировано принципиально важное положение о том, что, чем устойчивее признак на фоне изменяющихся условий, тем большую роль в его формировании играют генетические факторы. Это положение позволяет произвести оценку генотипа особи без смены поколений и получить информацию об относительной доле генетических и экологических причин в общем диапазоне изменчивости признака в популяции. Исходя из этого, следует ожидать, что генотипически обусловленные признаки растений из разных

популяций останутся неизменными при перенесении их в новые условия, а изменению подвергнутся лишь экологически детерминированные признаки.

В задачу исследования входило изучение изменчивости биохимических признаков *P. fruticosa* разного эколого-географического происхождения при интродукции и получение информации об относительной доле генетических и экологических причин в общем диапазоне изменчивости.

Объектами изучения были растения семи экотипов *P. fruticosa*, выращенные на экспериментальном интродукционном участке ЦСБС СО РАН. Следует оговориться, что экотипы *P. fruticosa* принимаются нами в объеме, установленном канд. биол. наук В.М. Триль с соавторами (1993, 2008), работа по поиску, отбору материала и интродукции, выделению экотипов *P. fruticosa* осуществлена ею. Семена растений собраны в естественных местообитаниях вида в Центральном и Юго-Восточном Алтае и в Иркутской обл. и высеяны в 1989г. Выбраны растения из следующих ценопопуляций: **лесная иркутская** (Иркутская обл., кустарниково-разнотравные остепненные террасы реки, высота – 600 - 800 м над ур.м.), **лугово-степная усть–канская** (Центральный Алтай, кустарниковая луговая степь, высота – 1200-1300 м над ур.м.), **луговая теректинская** (Центральный Алтай, манжетково-разнотравный луг, высота – 1300–1500 м над ур.м.), **заболоченно-луговая семинская** (Центральный Алтай, ивово-пятилистниковые заросли с разнотравно-злаковым травостоем, высота – 1200 м над ур.м.), **лугово-степная курайская** (Юго-Восточный Алтай, мелкотравно-разнотравно-злаковый луг, высота – 1700–1800 м над ур.м.), **субальпийская луговая** (Юго-Восточный Алтай, субальпийский манжетково-разнотравный луг, высота – 2200 м над ур.м.), **остепненно-луговая** (Юго-Восточный Алтай, галечниковая пойма ручья, высота – 2100 м над ур.м.). Характеристика мест естественного произрастания растений приведена в приложении 9.

Районы естественного произрастания растений отличаются от района интродукции – лесостепной зоны Западной Сибири по климату, рельефу, почвам, водному режиму и другим природным факторам.

Исследование растений различного эколого-географического происхождения в одинаковых условиях интродукционного эксперимента важно тем, что можно реально оценить изменчивость анализируемых признаков при воздействии конкретных экологических факторов. Различные реакции растений на влияние среды отражаются на всех жизненных функциях и, как следствие, на степени выраженности всех признаков.

Исходя из этого, было определено содержание флавонолов (в сумме, по группам и отдельным компонентам) в надземных органах *P. fruticosa*.

Для исследования содержания флавонолов брали по 15–20 особей каждого экотипа в возрасте 4-х лет в 1993г. Равномерно по поверхности кроны срезали облиственные годичные побеги длиной 15-20 см и разделяли на органы – вегетативные (листья) и репродуктивные (бутоны, цветки, плоды в соответствии с фенофазой). Образцы отбирали с каждого растения (не менее 100 г с каждого) в разные фазы развития: начала вегетации (9 июня), бутонизации (1 июля), массового цветения (2 августа) и плодоношения (27 сентября).

Для определения содержания флавонолов (в сумме, по группам и отдельным компонентам) использован хроматоспектрофотометрический метод (Минаева, 1978).

Для оценки вариабельности количества флавонолов использована шкала уровней изменчивости С.А. Мамаева (1975).

Анализ изменчивости содержания кверцетина в листьях и репродуктивных органах в зависимости от эколого-географического происхождения исходного материала и фазы развития показал, что данный признак варьирует у разных экотипов от среднего до высокого уровня. В меньшей степени содержание кверцетина варьировало в листьях растений лугово-степной (усть-канской) выборки в фазе начала вегетации и луговой (теректинской) в фазе бутонизации ($C_V = 22\%$). Изменчивость содержания кверцетина оценивалась как очень высокая ($C_V > 40\%$) в листьях луговой (теректинской) и субальпийской луговой выборки (фаза начала вегетации), лесной иркутской и заболоченно-луговой семиринской (фаза бутонизации), субальпийской луговой (фаза цветения). В фазе

плодоношения в листьях всех выборок коэффициент вариации имел высокий уровень ($C_V > 23\%$).

Уровень вариабельности признака «содержание кемпферола» в листьях растений оценивался от низкого до высокого. Наименее вариабелен этот признак в листьях лугово-степной (усть-канской) выборки в период начала вегетации ($C_V = 8\%$) и лугово-степной (курайской) – в фазе цветения ($C_V = 16\%$). Наибольшее значение коэффициента вариации ($C_V > 40\%$) отмечено в листьях растений луговой (теректинской), заболоченно-луговой (семинской) и остепненно-луговой выборок в период начала вегетации, лесной (иркутской) в фазе бутонизации, луговой теректинской ($C_V = 35\%$) в фазе цветения, субальпийской луговой ($C_V = 41\%$) в фазе плодоношения. В репродуктивных органах наблюдался средний и высокий уровень изменчивости.

Уровень изменчивости признака «содержание гликозидов» также варьировал от низкого до высокого. Наименьшее значение коэффициента вариации ($C_V = 4\%$) отмечено в листьях лугово-степной (усть-канской) выборки в фазе начала вегетации, в остальные фазы вегетации уровень изменчивости содержания гликозидов оценивался как низкий и средний. Наибольшее значение коэффициента вариации ($C_V > 25\%$) наблюдалось в листьях и репродуктивных органах заболоченно-луговой (семинской), субальпийской луговой, остепненно-луговой выборок.

Суммарное содержание флавонолов в листьях, стеблях и репродуктивных органах всех изучаемых образцов варьировало от низкого до очень высокого уровня. В листьях лугово-степной (усть-канской) выборки в период начала вегетации коэффициент вариации ($C_V = 4\%$) оценивался как низкий, в остальные фазы развития растений – как средний. На протяжении всего вегетационного периода на высоком уровне варьировали значения коэффициентов вариации содержания общей суммы флавонолов ($20\% < C_V < 44\%$) в листьях растений высокогорных популяций (остепненно-луговой и субальпийской луговой) и заболоченно-луговой (семинской).

При сравнении коэффициентов вариации биохимических признаков *P. fruticosa* в целом по всем фазам развития выявлена следующая особенность: размах межпопуляционной изменчивости больше у тех экотипов, эколого-географические условия естественного произрастания которых резче отличаются от условий культуры. Наибольшие коэффициенты вариации отмечены у *P. fruticosa* остепненно-лугового, субальпийского лугового, заболоченно-лугового (семинского) и лесного (иркутского) экотипов. По-видимому, в условиях культуры проявляются потенциальные возможности этих экотипов, используется приспособительный резерв наследственной изменчивости, обеспечивающий популяции и виду в целом экологическую и эволюционную пластичность.

Сравнительный анализ результатов по содержанию флавонолов (в сумме, по группам и отдельным компонентам) показал, что статистически значимые различия между растениями некоторых экотипов в разные фазы развития выявлялись не всегда. В большей степени различия между экотипами проявились в листьях в фазе бутонизации. Так, в фазе бутонизации растения разных экотипов статистически значимо различаются между собой по содержанию суммы флавонолов, гликозидов, кверцетина и кемпферола в листьях ($t > 2$, $df = 25-38$, $p < 0,05$), за исключением остепненно-лугового и субальпийского лугового экотипов ($t < 2.03$, $df = 20$, $p > 0,5$; $U_{\text{эмп}} = 36.5 - 55 > U_{\text{крит}} = 31$, $n_1 = 8$, $n_2 = 14$, $p \leq 0,05$). Следовательно, гипотеза равенства средних принимается по содержанию флавонолов (в сумме, по группам и отдельным компонентам) между остепненно-луговым и субальпийским экотипами. Между остальными экотипами гипотеза равенства по содержанию флавонолов средних отклоняется. Основные статистические характеристики экотипов *P. fruticosa* приведены в приложении 10.

По содержанию флавонолов в листьях растений в фазе бутонизации от наименьшего к наибольшему значению выборки можно расположить в следующем порядке: заболоченно-луговая (семинская) → остепненно-луговая → субальпийская луговая → лугово-степная (курайская) → луговая (теректинская) → лугово-степная усть-канская → лесная (иркутская).

Отмеченные различия в содержании флавонолов (как по отдельным компонентам, так и в сумме) у разных экотипов обусловлены, по-видимому, их различной экологической природой. Так, семена растений остепненно-лугового, субальпийского лугового и лугово-степного (курайского) экотипов собраны в высокогорных районах Юго-Восточного Алтая (высота – 2000-2200 м над ур. моря), заболоченно-лугового семирского экотипа – в довольно изолированном местообитании на стыке горных хребтов с повышенным режимом увлажнения в среднегорном Алтае (1200 м), лугово-степного (усть-канского) и лугового (теректинского) экотипов - в Центральном Алтае (высота – 1200–1500 м), климатические условия которых не имеют значительных отличий между собой и наиболее близки к условиям интродукции. Наименьшее сходство с алтайскими образцами проявляют растения лесного (иркутского) экотипа, исторически сформировавшиеся в суровом климате Восточной Сибири, сходном с климатом гор Южной Сибири. Выявленные различия свидетельствуют об экологической дифференциации вида *P. fruticosa* по содержанию флавонолов.

Исходя из полученных данных, можно заключить, что в одинаковых условиях культуры растения *P. fruticosa* разной экологической природы сохраняют различия по комплексу биохимических признаков.

Коэффициенты вариации биохимических признаков *P. fruticosa* в интродукционной популяции между экотипами показали, что в условиях культуры в течение вегетационного периода нет признаков с низкой степенью варьирования (7-15%), за исключением содержания гликозидов ($C_V = 7\%$) и суммарного содержания флавонолов ($C_V = 4\%$) в листьях *P. fruticosa* в фазе начала вегетации (табл. 4.7).

Уровень изменчивости кверцетина и кемпферола в листьях в фазе бутонизации, а также кверцетина во время цветения оценивался как очень высокий ($C_V \geq 45\%$), что согласуется с общеизвестным положением о приспособительной функции этих соединений (Минаева, 1978). Суммарные признаки «сумма гликозидов» и «сумма флавонолов» варьировали в меньшей

степени, их изменчивость отмечена как средняя ($C_V = 15 - 26\%$, $C_V = 16 - 22\%$ соответственно).

Таблица 4.7.

Коэффициенты вариации (C_V , %) биохимических показателей
у *Pentaphylloides fruticosa* разных экотипов

Признак	Часть растения	Фазы вегетации			
		Начало вегетации	Бутонизация	Цветение	Плодоношение
Кверцетин	листья	25	45	45	21
Кемпферол	"	16	51	20	14
Сумма агликонов	"	15	47	34	15
Сумма гликозидов	"	7	18	20	24
Сумма флавонолов	"	4	27	21	18
Кверцетин	репрод.	-	22	20	40
Кемпферол	"	-	16	22	31
Сумма агликонов	"	-	18	21	35
Сумма гликозидов	"	-	12	17	23
Сумма флавонолов	"	-	13	16	24

Примечание: Прочерк означает, что определение не проводили. Количество экотипов ($n = 7$).

Однако зачастую используемый коэффициент вариации для описания популяций не дает представления о характере наследственности или пропорциях изменчивости, обусловленных генетическими факторами, в связи с чем, оцениваемые фенотипические дисперсии необходимо разделить на их генетические и средовые компоненты (Царев и др., 2000).

Доля генотипической изменчивости в фенотипической измеряется с помощью коэффициента наследуемости количественного признака в широком смысле слова (Рокицкий, 1974; Айала, 1984; Царев и др., 2000). Наследуемость (H^2) – это статистическая характеристика, по величине которой можно судить о степени влияния внешних и внутренних факторов на выраженность того или иного признака (Рокицкий, 1974). Чем выше коэффициент наследуемости по какому-либо признаку, тем больше доля генотипической изменчивости и как следствие – эффективность отбора по этому показателю.

Биохимические признаки для анализа были выбраны по принципу возможной сложности их генетической детерминации: 2-х индивидуальных свободных агликонов – кверцетина и кемпферола, их суммы, суммы гликозидов, суммы флавонолов. Для всех растений *P. fruticosa* (всего 137 особей) и каждого из семи выборок определены основные статистические характеристики в фазе бутонизации (табл. 4.8 и 4.9).

Уровень индивидуальной изменчивости (табл. 4.8) превышает уровень эколого-географической изменчивости (табл. 4.9), т.е. $C_V \text{ инд.} > C_V \text{ экол.-геогр.}$. Следовательно, варьирование содержания флавонолов (в сумме, по группам и отдельным компонентам) в разных органах обусловлено, прежде всего, генотипическими особенностями индивидуумов, слагающих выборку.

Таблица 4.8.

Основные статистические характеристики биохимических признаков в интродукционной популяции *Pentaphylloides fruticosa* в фазе бутонизации

Признак	Орган растения	n^*	X_i	Me	X_{min}	X_{max}	δ^2	δ	C_V
Кверцетин	листья	137	1.73	1.61	0.26	6.08	0.89	0.94	54
Кемпферол	"	137	2.26	2.19	0.37	7.06	1.37	1.17	52
Сумма агликонов	"	137	3.99	4.00	0.87	9.99	3.67	1.91	48
Сумма гликозидов	"	137	7.07	7.03	3.62	13.53	3.24	1.80	25
Сумма флавонолов	"	137	11.08	11.19	4.65	21.00	10.99	3.31	30
Сумма флавонолов	стебли	137	1.16	1.12	0.37	2.52	0.15	0.38	33
Кверцетин	бутоны	137	0.87	0.80	0.27	2.53	0.14	0.38	44
Кемпферол	"	137	1.17	1.19	0.43	2.53	0.13	0.37	32
Сумма агликонов	"	137	2.04	1.94	0.70	5.06	0.51	0.71	35
Сумма гликозидов	"	137	4.97	4.62	1.86	10.02	2.44	1.56	31
Сумма флавонолов	"	137	7.01	6.67	2.56	14.68	4.42	2.10	30

*Примечание: n – количество особей в выборке; X_i – среднее арифметическое значение содержания флавонолов (% от абс.сух.массы); Me – медиана; X_{min} – минимальное значение; X_{max} – максимальное значение; δ^2 – дисперсия; δ – стандартное отклонение; C_V (%) – коэффициент вариации.

На уровне межпопуляционной изменчивости бутонам свойственна средняя вариабельность суммарных признаков и содержания кемпферола ($C_V = 12 - 18\%$),

листьям и стеблям – высокая ($C_V > 21\%$), за исключением признака «сумма гликозидов» в листьях, коэффициент вариации которого оценивается как средний ($C_V = 18\%$).

Рассчитана внутрипопуляционная дисперсия (между особями всех экотипов), так называемая фенотипическая компонента – δ_P^2 , и межпопуляционная (между экотипами) – генотипическая компонента δ_G^2 . Коэффициент наследуемости H^2 вычислен как доля генотипической изменчивости в фенотипической (Драгавцев, 1973; Рокицкий, 1974; Царев и др., 2000):

$$H^2 = \frac{\delta_G^2}{\delta_P^2} \quad (4.1),$$

где δ_G^2 – генотипическая компонента, δ_P^2 – фенотипическая компонента.

Таблица 4.9.

Основные статистические характеристики биохимических признаков
Pentaphylloides fruticosa разных экотипов в фазе бутонизации

Признак	Орган растения	n^*	X_i	Me	X_{min}	X_{max}	δ^2	δ	$C_V, \%$
Кверцетин	листья	7	1.63	1.60	0.66	2.88	0.54	0.74	45
Кемпферол	"	7	2.07	1.97	0.90	3.63	1.12	1.06	51
Сумма агликонов	"	7	3.70	3.93	1.56	6.30	3.01	1.73	47
Сумма гликозидов	"	7	6.98	6.74	5.11	8.56	1.62	1.27	18
Сумма флавонолов	"	7	10.68	10.68	6.67	14.03	8.24	2.87	27
Сумма флавонолов	стебли	7	1.18	1.21	0.81	1.57	0.08	0.27	23
Кверцетин	бутоны	7	0.87	0.86	0.60	1.15	0.04	0.19	22
Кемпферол	"	7	1.13	1.12	0.90	1.43	0.03	0.18	16
Сумма агликонов	"	7	2.00	1.96	1.50	2.58	0.13	0.36	18
Сумма гликозидов	"	7	4.94	4.92	4.21	5.73	0.35	0.59	12
Сумма флавонолов	"	7	6.94	6.93	6.02	8.15	0.79	0.89	13

*Примечание: n - количество экотипов; X_i - среднее арифметическое значение содержания флавонолов (% от абс. сух. массы); Me - медиана; X_{min} - минимальное значение; X_{max} - максимальное значение; δ^2 - дисперсия; δ - стандартное отклонение; $C_V, \%$ - коэффициент вариации.

В целом значения коэффициентов наследуемости по биохимическим показателям (содержание кверцетина и кемпферола, их суммы, суммарного содержания флавонолов) в листьях *P. fruticosa* достаточно высоки, в большинстве случаев они превышают 0.6, т.е. генотипическая компонента вносит значительный вклад в фенотипическое выражение анализируемых биохимических признаков (табл. 4.10).

Таблица 4.10.

Коэффициенты наследуемости по биохимическим показателям

Биохимический показатель	Орган растения	Коэффициент наследуемости, H^2
Кверцетин	листья	0.61
Кемпферол	"	0.82
Сумма агликонов	"	0.82
Сумма гликозидов	"	0.50
Сумма флавонолов	"	0.75
Кверцетин	бутоны	0.25
Кемпферол	"	0.24
Сумма агликонов	"	0.25
Сумма гликозидов	"	0.14
Сумма флавонолов	"	0.18
Сумма флавонолов	стебли	0.50

Таким образом, наиболее эффективен отбор по индивидуальным флавонолам – кверцетину и кемпферолу, их суммарному содержанию и суммарному содержанию флавонолов в листьях *P. fruticosa* в фазе бутонизации, H^2 составляет 0.61, 0.82, 0.82. и 0.75 соответственно. Для бутонов коэффициент наследуемости практически одинаков, но его размах (0.14 – 0.25) не позволяет ожидать большой эффективности отбора. Для стеблей H^2 составляет 0.5, что также не представляет ценности при отборе.

В результате можно заключить, что анализ биохимических признаков *P. fruticosa* в условиях культуры показал значительную внутри- и межпопуляционную изменчивость. Все исследуемые экотипы *P. fruticosa* характеризуются большим размахом изменчивости по содержанию флавонолов (в

сумме, по группам и индивидуальным компонентам), коэффициент вариации по отдельным компонентам составляет 40 – 60%. Достаточно высокий коэффициент наследуемости по содержанию флавонолов в листьях ($H^2 > 0.6$) свидетельствует о бóльшей доли генотипической изменчивости по сравнению со средовой.

Кроме того, данное исследование позволяет подтвердить обоснованность выделения экотипов *P. fruticosa*, осуществленного ранее В.М. Триль с сотрудниками (1993, 2008) на основании анатомических исследований.

4.3. Сезонные изменения фенольного состава

Pentaphylloides fruticosa

Генотип, фаза развития растения, условия произрастания и другие факторы оказывают влияние на состав и накопление фенольных соединений (Минаева, 1978; Vogt, Gerhard, 1994; Chaves et al., 1997; Laitinen, 2003), но зачастую эти сведения неполные и разноречивые. Так, по данным финских исследователей (Nurmi et al. 1996; Riipi et al., 2002) стадии развития растений значительно влияют на фенольный состав: молодые листья *Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth содержат большое количество гидролизуемых танинов и флавонолагликонов, а в более позднем периоде присутствуют, в основном, производные мирицетина, кверцетина и конденсированные дубильные вещества. По мнению других исследователей М.-Л. Laitinen (2003) и С. Danieri et al. (1991), сезонные различия не оказывают сильного влияния на качественный состав флавоноидных соединений листьев *B. pendula* и *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., т.е. подчеркивается стабильность профиля фенольных соединений у некоторых растений.

В литературе имеются сведения по динамике накопления фенольных соединений в растениях *P. fruticosa*, но они, на наш взгляд, разрозненные и неполные. По данным Г.М. Федосеевой с соавторами (1991), наиболее богаты полифенольными соединениями листья и цветки *P. fruticosa* из Центральной Сибири в период бутонизации и цветения. И.Г. Николаевой с соавторами (1994) определено содержание флавоноидов в облиственных однолетних побегах

P. fruticosa в фазе цветения из разных районов Бурятии, которое составляет от 2.77 до 5.27 %.

В ЦСБС СО РАН в условиях культуры исследована динамика накопления флавонолов (в сумме, по группам и отдельным компонентам – кверцетину и кемпферолу) в надземных органах *P. fruticosa* различной экологической природы (Храмова, Шкель, 1999). Максимальное содержание флавонолов (в сумме и по группам) установлено в листьях растений в фазе бутонизации и в цветках.

По данным В.М. Триль с соавторами (2008), на примере осетинских и алтайских популяций *P. fruticosa* в условиях культуры на Северном Кавказе максимальное содержание флавонолов установлено в цветках и листьях в период цветения и бутонизации.

В отличие от приведенных выше работ, в данном исследовании изучено не только суммарное содержание фенольных соединений в различных органах надземной части, но и колебания в накоплении каждого индивидуального компонента в течение вегетационного периода с периодичностью отбора образцов через каждые две недели, начиная с периода набухания почек и заканчивая периодом опадения листьев. Кроме того, в процессе развития растения проанализированы изменения морфометрических параметров листа – площади, периметра и длины листа, длины годичного побега и количества листьев на нем.

Для исследования взяты растения *P. fruticosa*, выращиваемые на интродукционном участке ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Характеристика мест естественного произрастания растений приведена в приложении 9.

Фазы сезонного развития определяли согласно методике фенологических наблюдений (Методика ..., 1975). Материал собирали в первую половину дня с одних и тех же растений, начиная от набухания почек до старения листьев. В фазе начала вегетации: 24 апреля – в период набухания почек (стадия I), 15 мая – в период разворачивания первых 3-5 листочков листовой пластинки, обособления листьев (II), 29 мая – в период полного обособления листьев, когда листовые пластинки приняли присущую им форму, но не достигли нормального размера (III), 14 июня – продолжения роста листьев и побега (IV). В фазе бутонизации: 29

июня в период полного обособления, бутонизации (V). В фазе цветения: 17 июля в период завершения роста и вызревания листьев, начала цветения, завершения роста побега (VI), 30 июля – в период зрелого состояния листьев и массового цветения кустарников (VII). В фазе плодоношения: 14 августа – в период окончания цветения, появления незрелых плодов и созревания плодов (VIII), 4 сентября – в период созревания плодов (IX), 2 октября – в период побурения листьев (X).

В сезонной динамике изменения морфометрических и биохимических показателей большое значение имеют климатические особенности данной местности и погодные условия. По мнению З.И. Лучник (1982), значительные отклонения погодных условий в разные годы изменяют средние даты на более поздние или ранние, тогда как фенологические фазы в любой год занимают определенное место в годовом ходе сезонных явлений. Для этого необходимо учитывать климатограммы метеоусловий для каждого года. Ритм развития *P. fruticosa* в разных географических областях имеет свои особенности. Так, согласно З.И. Лучник (1982), в Барнауле и Горно-Алтайске цветение пятилистника кустарникового начинается в конце мая – начале июня и продолжается до середины или конца сентября. В засушливые периоды летом цветение иногда прекращается, но с повышением увлажнения возобновляется. Семена вызревают в июне – июле одновременно и быстро опадают. Больше число семян завязывается во влажном Горно-Алтайске по сравнению с Барнаулом, особенно в засушливые годы.

В Новосибирске (ЦСБС, дендрарий) *P. fruticosa* отрастает с середины мая, период цветения – в июне и июле, с середины августа – сентября отмечено начало плодоношения (Интродукция древесных растений..., 1982; Триль и др., 2008).

По данным В.М. Триль с соавт. (2008), растения *P. fruticosa* высокогорных популяций (алтайские и осетинские) сохраняют феноритмы развития в культуре даже во второй репродукции: на неделю раньше начинают цвести, цветение дружное, к концу вегетации листья буреют, семена успевают созреть. У лугово-степных низкогорных популяций и у растений культурных популяций цветение

более позднее, растянуто до самых заморозков, часть семян остается морфологически незрелыми, хотя и способными к прорастанию. Часто растения уходят зелеными под снег.

Вегетационный период 2005 г. был теплым и влажным (рис. 4.10). Среднемесячная T воздуха апреля – октября превышала средние многолетние показатели за 25 лет (1983-2000 г.г.) на $0.2 - 1.7^{\circ}\text{C}$, за исключением мая, средняя температура которого на 0.7°C ниже по сравнению с многолетними показателями.

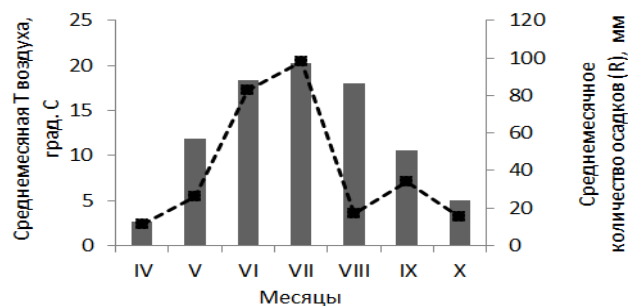


Рис. 4.10. Климатограмма вегетационного периода 2005 г. (Новосибирск).

1 – T , среднемесячная температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$), 2 – R , среднемесячное количество осадков, мм (по данным сайта http://gr.5ru/Погода_в_мире (расписание погоды)).

В июле и первой неделе августа погода близка к тропическому типу: было жарко и влажно, тогда как обычно высокие температуры в Новосибирской обл. сочетаются с засухой. Так, июль был теплее на $1-2^{\circ}\text{C}$, а влажность на уровне $80 - 87\%$, что значительно выше обычных показателей.

Солнечная энергия, поступающая на земную поверхность в виде прямой и рассеянной радиации, в апреле 2005г. составляла $6.3 \text{ кВт/м}^2/\text{день}$. В июне приток суммарной радиации возрос до $7.9 \text{ кВт/м}^2/\text{день}$, достигая максимума; в июле последовал спад. По сравнению с многолетними показателями притоки среднемесячной инсоляции в июне и июле 2005г. были ниже, что объясняется более пасмурной и дождливой погодой в этот период, облачностью (рис. 4.11).

Анализ морфометрических показателей *P. fruticosa* разного происхождения показал, что в условиях культуры особи различаются по параметрам листа, числу листьев на годичном побеге и длине побега.

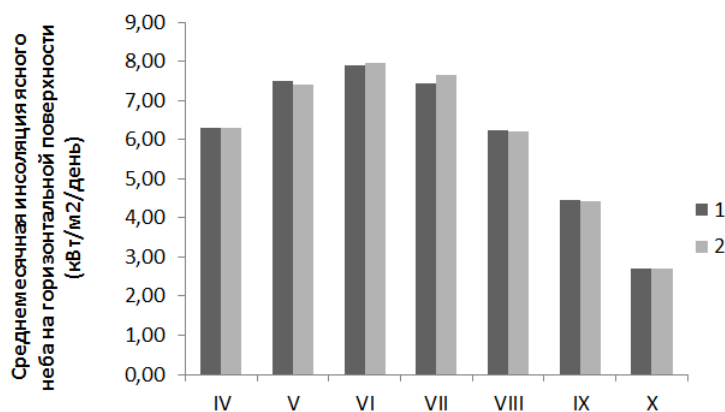


Рис. 4.11. Среднемесячная инсоляция ясного неба на горизонтальной поверхности (кВт/м²/день), 1 - данные за 2005г.; 2 - многолетние данные за 25 лет (1983-2005г.г.),

Площадь листа, периметр, длина листа, количество листьев на годичном побеге у растений из низкогорных популяций (заболоченно-луговая семинская и луговая теректинская, лугово-степная усть-канская) и лесной (иркутской) больше, чем у растений из высокогорных популяций (лугово-степная курайская, остепненно-луговая, субальпийская луговая) (рис. 4.12).

При этом статистически значимые различия по признакам «площадь листа», «периметр» и «длина листа» установлены между растениями из низкогорных популяций; высокогорных и низкогорных; высокогорных и иркутской; лесной (иркутской) и луговой (теректинской) популяций ($U_{эмп} = U_{крит} = 0$, $n = 3$, $p \leq 0.05$) в фазе начала вегетации (15 мая).

Следовательно, для этих выборок гипотеза о равенстве средних по показателям отклоняется. Между высокогорными популяциями статистически значимые различия в эту фазу не выявлены ($U_{эмп} = 2 - 4 > U_{крит} = 0$, $n = 3$, $p \leq 0.05$), т.е. гипотеза о равенстве средних принимается. В фазе бутонизации (29 июня) установлены значимые отличия между луговым (семинским) и степным (иркутским), семинским и субальпийским образцами, в период начала плодоношения (14 августа) – между усть-канским и субальпийским, усть-канским и теректинским, усть-канским и иркутским, семинским и иркутским образцами ($U_{эмп} = 1 - 2 > U_{крит} = 0$, $n = 3$, $p \leq 0,05$). Во все остальные периоды развития статистически значимых различий по морфологическим признакам между выборками практически не установлено.

Показатели количества листьев на годичных побегах 15 июня выше у растений низкогорных популяций по сравнению с высокогорными и иркутской.

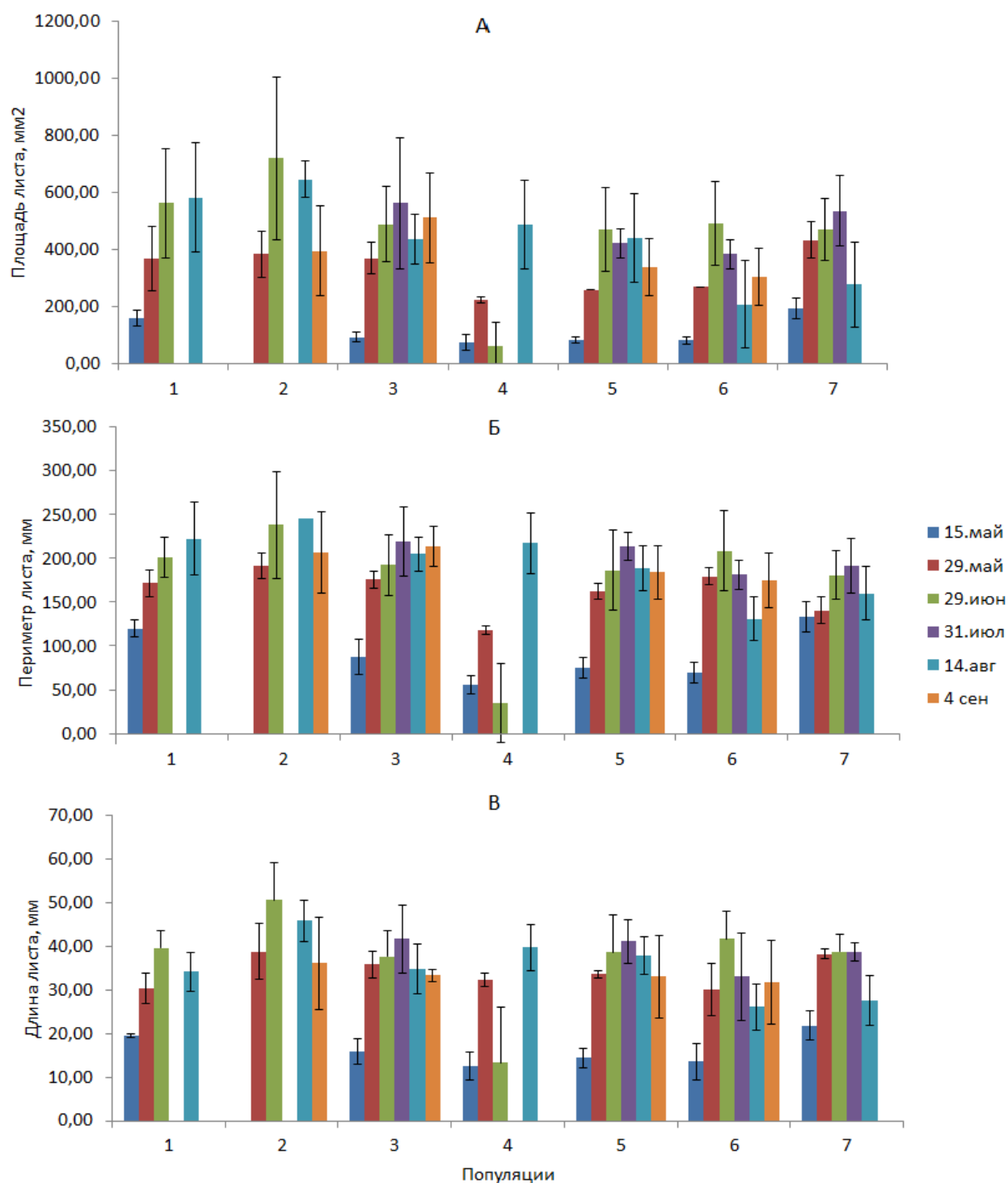


Рис. 4.12. Морфометрические показатели листа *Pentaphylloides fruticosus* из разных популяций в течение вегетационного периода. А – площадь листа (мм²), Б – периметр листа (мм), В – длина листа (мм). 1 – заболоченно-луговая (семинская), 2 – лугово-степная (усть-канская), 3 – луговая (теректинская), 4 – лугово-степная (курайская), 5 – остепненно-луговая, 6 – субальпийская луговая, 7 – лесная (иркутская)

В период бутонизации число листьев на побегах у особей из степной (иркутской) популяции статистически значимо больше по сравнению с растениями из других выборок ($U_{\text{эмп}} = 252 - 580 < U_{\text{крит}} = 326 - 594$, $n = 29 - 56$, $p \leq 0.05$). В период цветения (17 – 31 июля) наиболее облиственны растения из степной (иркутской) и лугово-степной выборки (рис. 4.13).

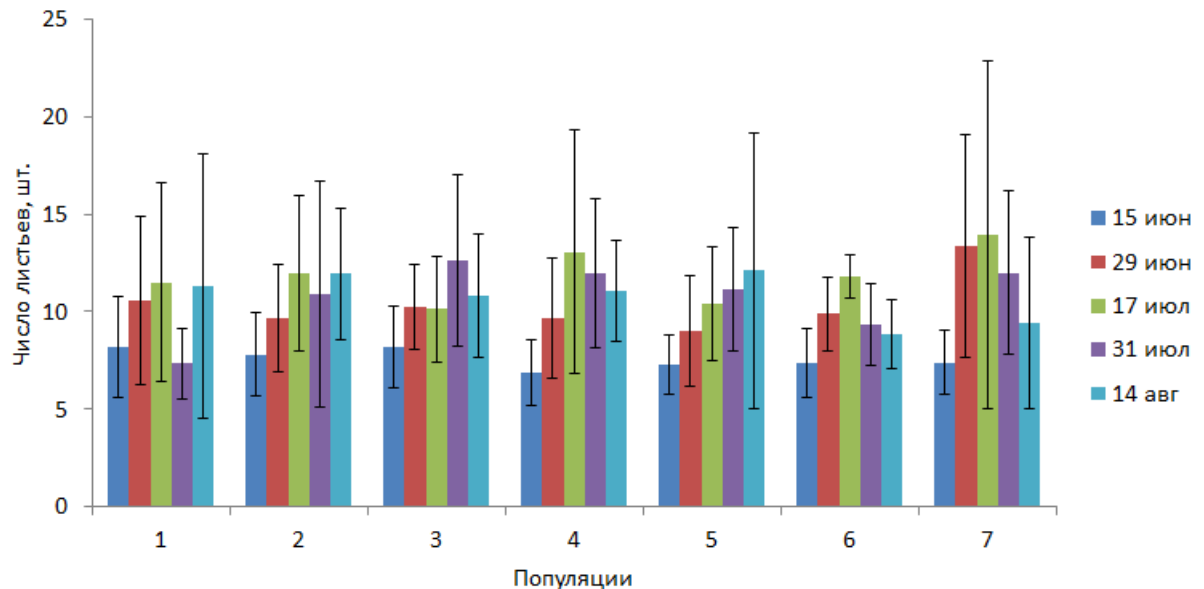


Рис. 4.13. Число листьев на годичном побеге *Pentaphylloides fruticosus* (шт.) из разных популяций в течение вегетационного периода.

1 – заболоченно-луговая (семинская), 2 – лугово-степная (усть-канская),
3 – луговая (теректинская), 4 – лугово-степная (курайская), 5 – остепненно-луговая,
6 – субальпийская луговая, 7 – лесная (иркутская)

В начале вегетации (15 мая, 29 мая) показатели длины годичных побегов выше у растений низкогорных популяций и лесной (иркутской) по сравнению с высокогорными (рис. 4.14).

Анализ по признаку «длина побега» у растений из разных выборок показал, что значения статистически значимы между особями низкогорных и высокогорных популяций; низкогорных и лесной (иркутской); высокогорных и лесной (иркутской) ($U_{\text{эмп.}} = 213 - 1390 < U_{\text{крит.}} = 1280 - 1434$, $n = 53 - 60$, $p \leq 0.05$). Показатели длины побегов между растениями высокогорных популяций, а также между низкогорными популяциями статистически не значимы ($U_{\text{эмп.}} = 258 - 1041 > U_{\text{крит.}} = 720 - 1434$, $n = 53 - 60$, $p \leq 0.05$). К фазе начала бутонизации (29 июня) наибольшей длины достигают годичные побеги лесной (иркутской) выборки (192.9 мм), наименьшей – субальпийской луговой популяции (133.9 мм).

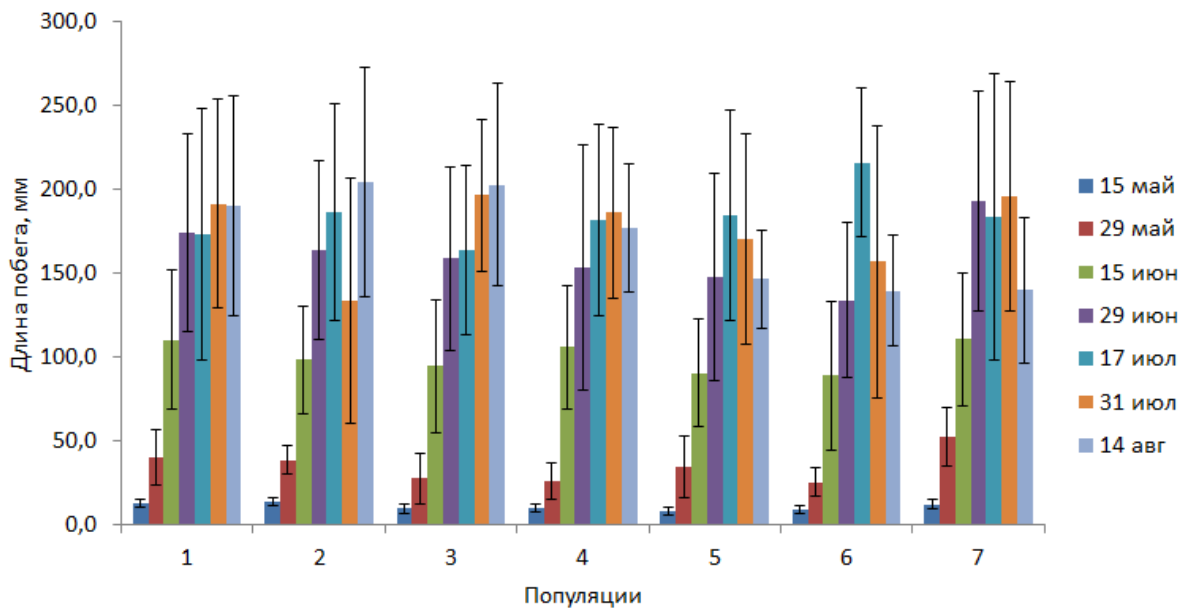


Рис. 4.14. Длина годовичного побега *Pentaphylloides fruticosus* (мм) из разных популяций в течение вегетационного периода.

1 – заболоченно-луговая (семинская), 2 – лугово-степная (усть-канская),
3 – луговая (теректинская), 4 – лугово-степная (курайская), 5 – остепненно-луговая,
6 – субальпийская луговая, 7 – лесная (иркутская)

Анализируя полученные данные, можно сделать вывод, что у особей высокогорных популяций, выращенных в условиях культуры, морфометрические показатели (площадь, периметр, длина листовой пластинки, длина побега и число листьев на нем) снижены по сравнению с низкогорными и иркутской выборками. Наибольшие показатели по площади, периметру и длине листа, длине годовичного побега и числу листьев на побеге свойственны растениям из низкогорных популяций. Особи лесной иркутской выборки выделяются по более высоким параметрам листовой поверхности в начале вегетации (15 – 29 мая), по длине годовичного побега и числу листьев на нем в период бутонизации и цветения. Отмеченные различия в развитии между изучаемыми популяциями, по-видимому, обусловлены их разной экологической природой, выработанной в процессе адаптивной эволюции, проявляющейся в неодинаковой их реакции на сходные воздействия среды, и свидетельствуют о разном уровне приспособления к различным экологическим условиям и большой пластичностью вида в целом. Как отмечает В.М. Триль с соавторами (2008), в листьях *P. fruticosus* из высокогорных ценозов появляется второй слой палисадной паренхимы, утолщается кутикула и в целом листовая пластинка, увеличивается число устьиц и опушение, что

свидетельствует о ксерофитизации вида. Различия анатомо-морфологических признаков листа *P. fruticosa* разных экотипов, хорошо выраженные в природе, сохраняются и в культуре (Триль и др., 2008).

Исследование фенольного состава методом ВЭЖХ показало, что в водно-этанольных экстрактах листьев *P. fruticosa* в течение сезонного развития наблюдалось до 25 компонентов (рис. 4.15). При сравнении хроматограмм исследуемых образцов установлено, что хроматографический профиль (число пиков, их относительное расположение на хроматограмме и соотношение площадей или высот) изменялся незначительно в зависимости от фазы вегетации.

Гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин, астрагалин, кверцетин, кемпферол, компоненты 1-3, 10, 24, а также эллаговая кислота и ее гликозид свойственны всем образцам вне зависимости от места происхождения и органа растения.

По мере развития растений фенольный состав в листьях усложнялся до периода бутонизации-цветения, а затем снова беднел (рис. 4.15). Так, если в почках растений отмечено 15 компонентов, то в период массового цветения (17 июля) – 23 компонента, а к началу плодоношения (14 августа) их число снизилось до 17.

Однако следует заметить, что выявленные в этот период компоненты 13 – 18, 21, 22 зачастую присутствовали в минорных количествах, и, возможно, содержание этих соединений в образцах, собранных в другие периоды развития, находилось ниже предела их обнаружения.

В репродуктивных органах количество компонентов колеблется от 19 в плодах до 24 в цветках (17 июля) (рис. 4.16). Так, в цветках, собранных 17 июля отмечены компоненты 16 и 17 в отличие от цветков более позднего периода (31 июля) и плодов. Кроме того, в плодах не установлены компоненты 14 и 23 по сравнению с цветками.

Сравнительный анализ фенольных компонентов стеблей показал, что в течение вегетационного периода число компонентов колеблется от 15 до 17 (рис. 4.17).

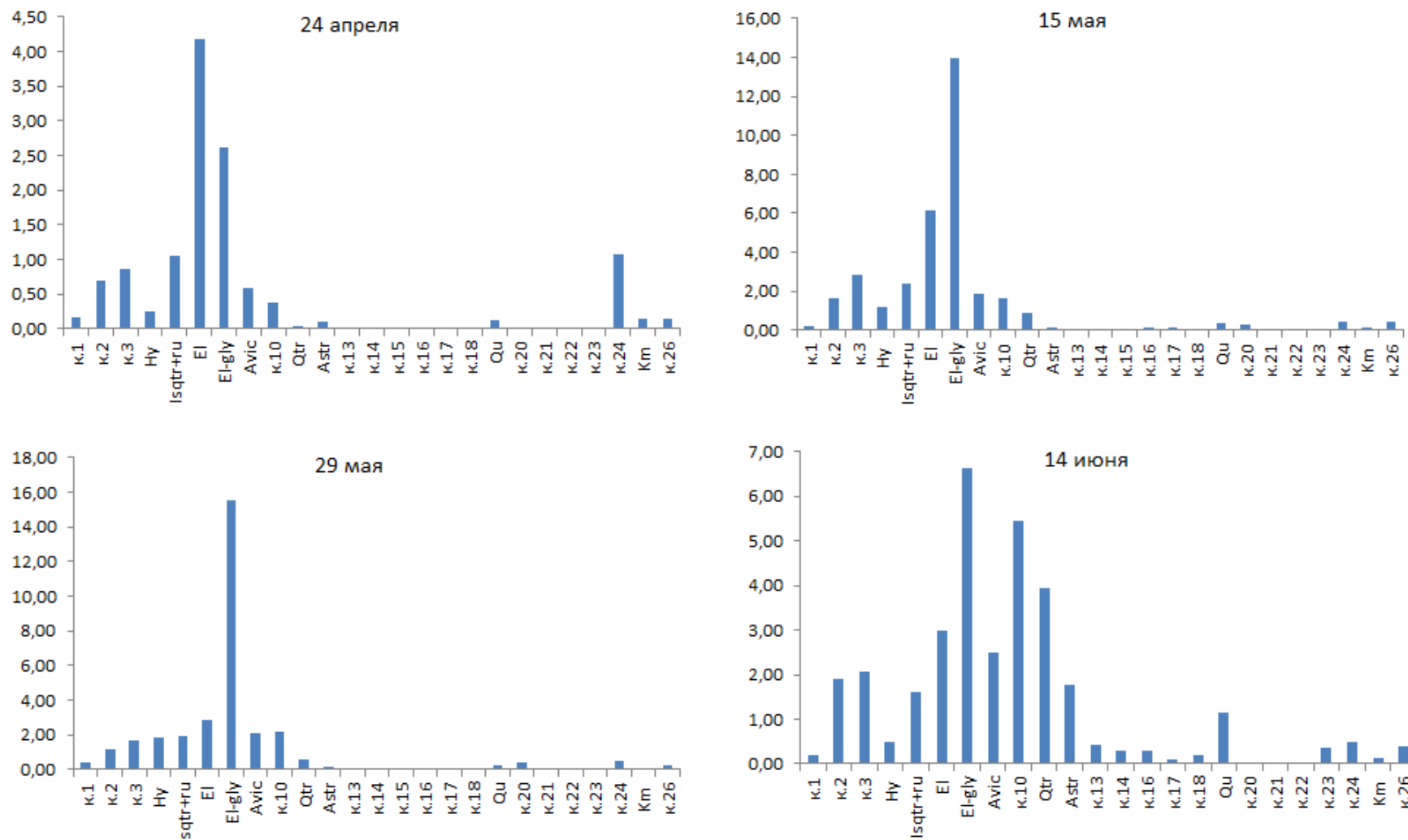
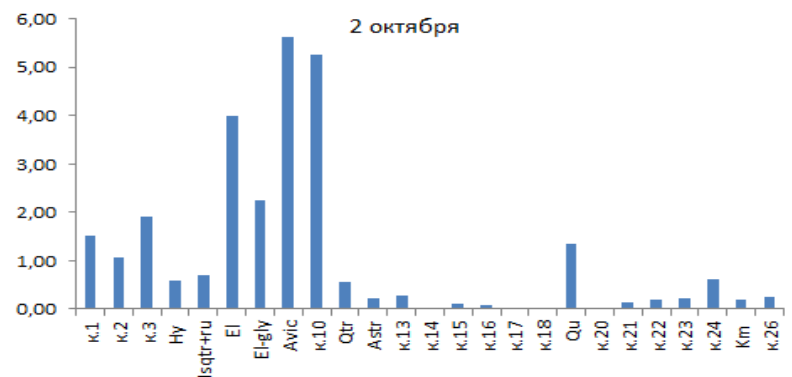
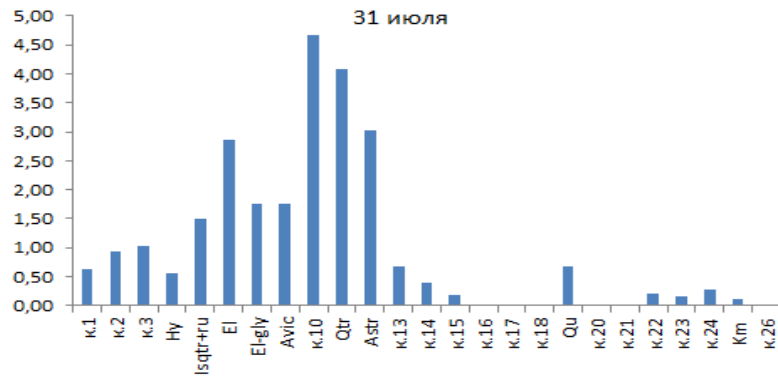
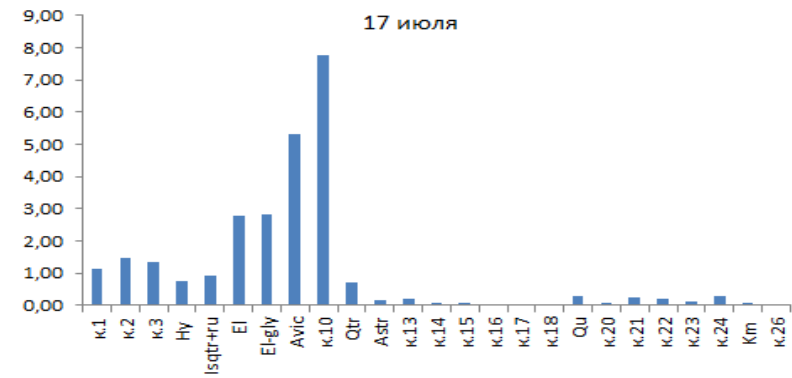
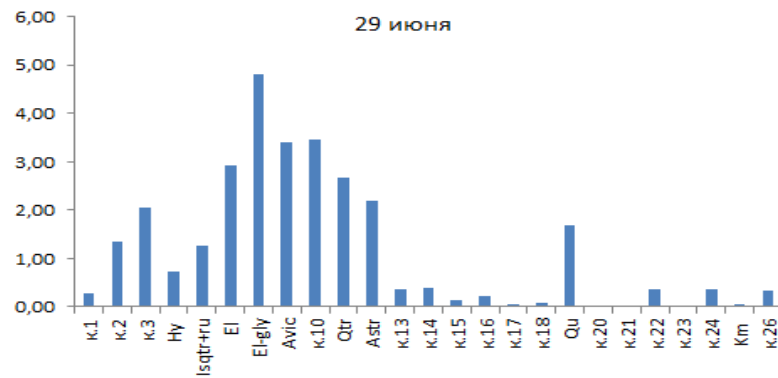


Рис. 4.15. Состав и содержание фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из интродукционной популяции в течение вегетационного периода 2005 г.

По оси абсцисс: компоненты, из них Hy – гиперозид, Isqtr+Ru – изокверцитрин+рутин, El – эллаговая кислота, El-gly – гликозид эллаговой кислоты, Avic – авикулярин, Qtr – кверцитрин, Astr – астрагалин, Qu – кверцетин, Km – кемпферол, 1–3, 10, 13–18, 20–24 – компоненты флавоноидной природы. По оси ординат: содержание фенольных соединений, мг/г от абс.сух массы.



Продолжение рис. 4.15.

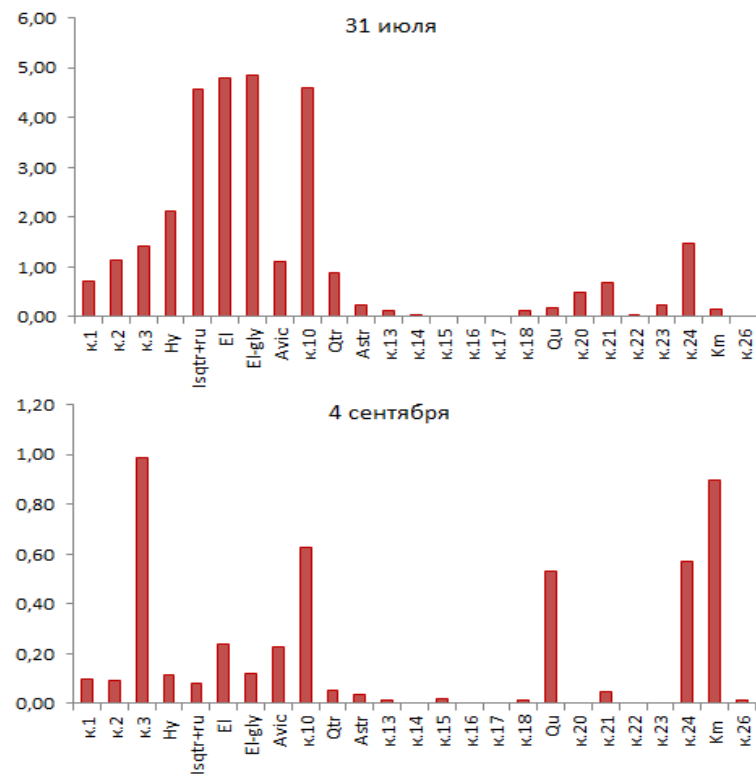
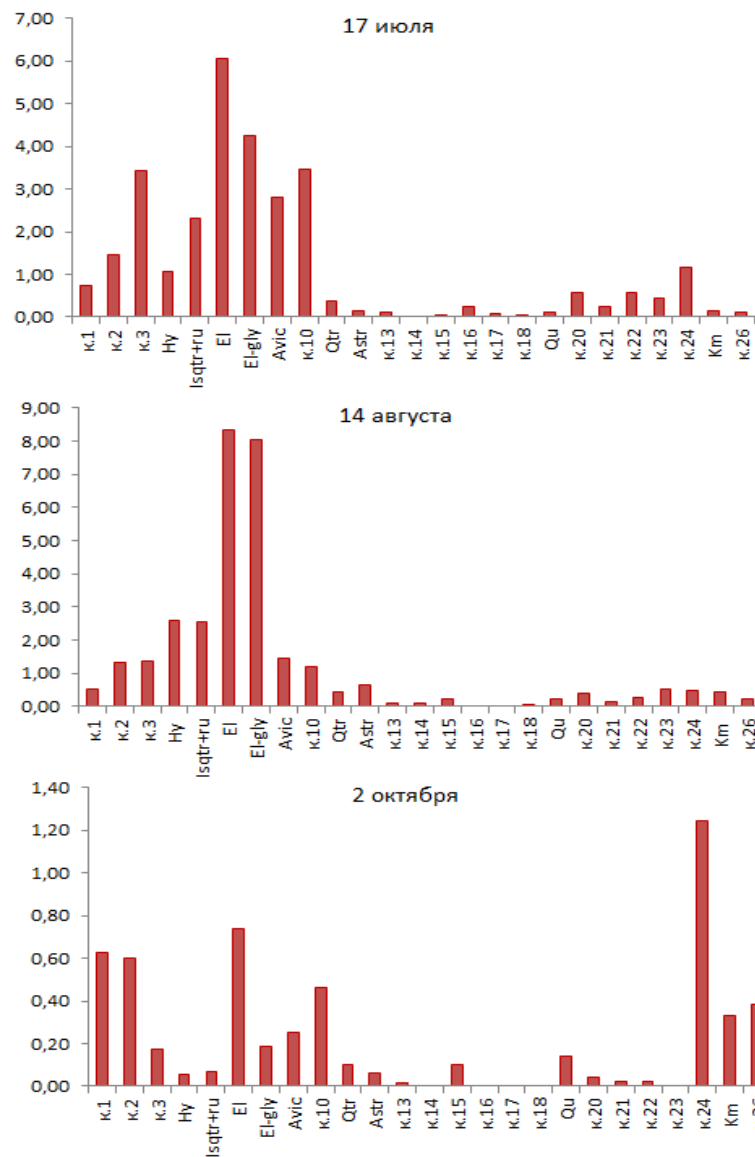


Рис. 4.16. Состав и содержание фенольных соединений в репродуктивных органах *Pentaphylloides fruticosus* из интродукционной популяции в течение вегетационного периода 2005 г. Обозначения те же, что и на рис. 4.15.

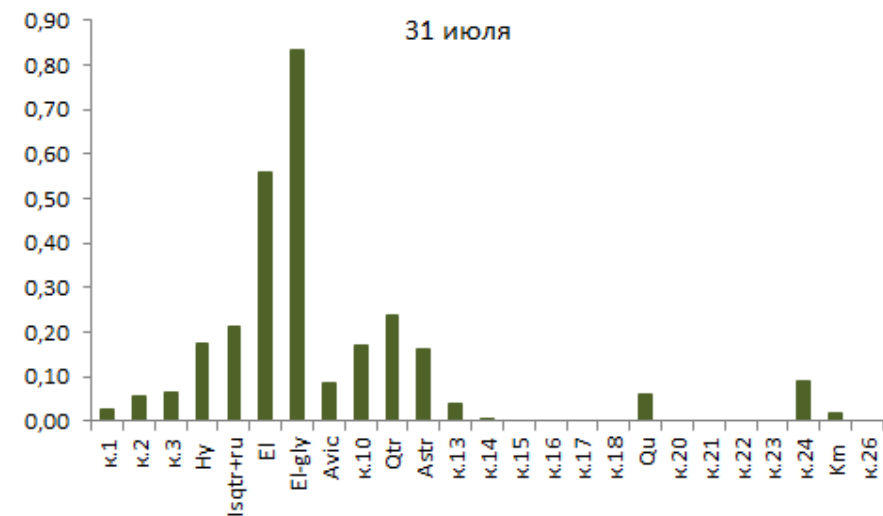
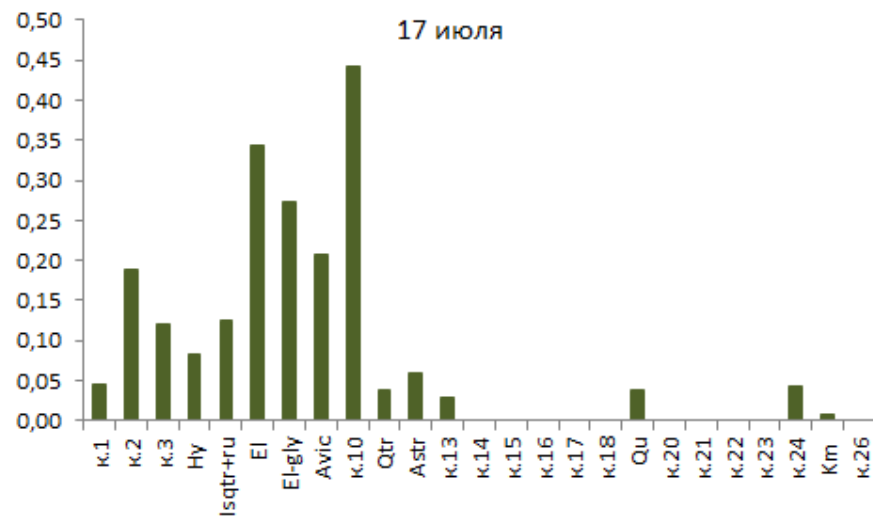
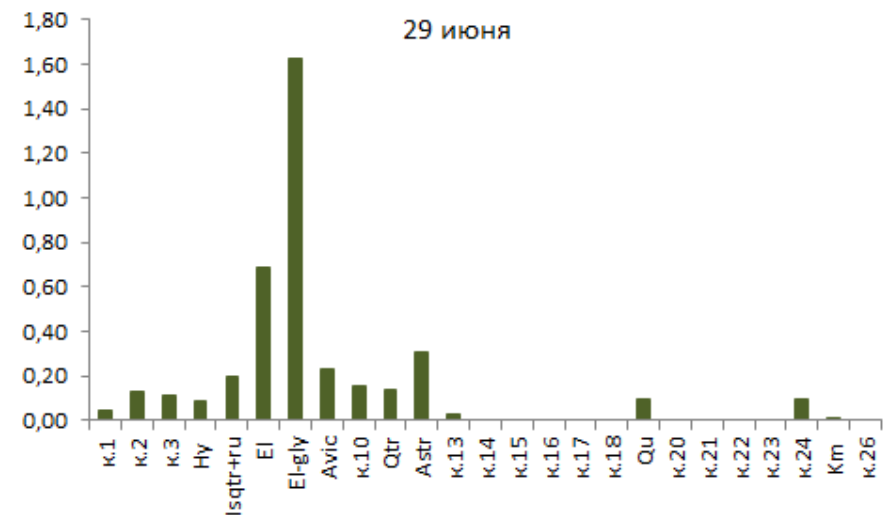
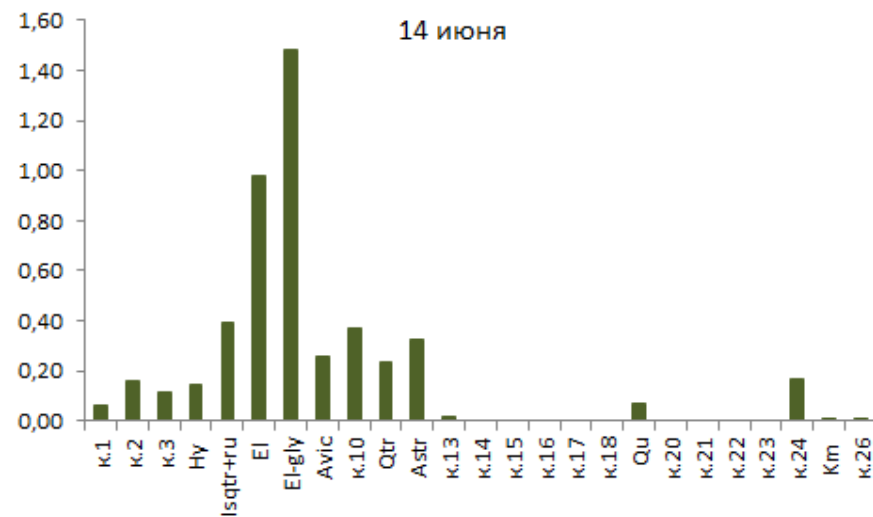
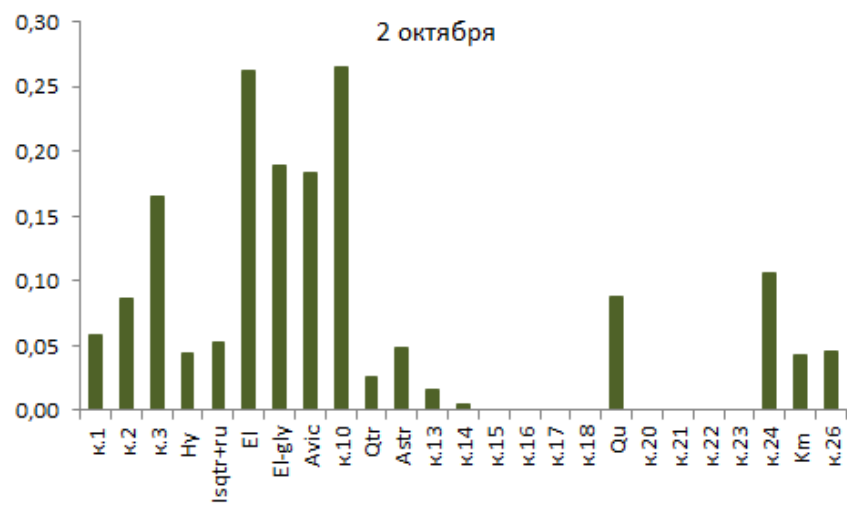
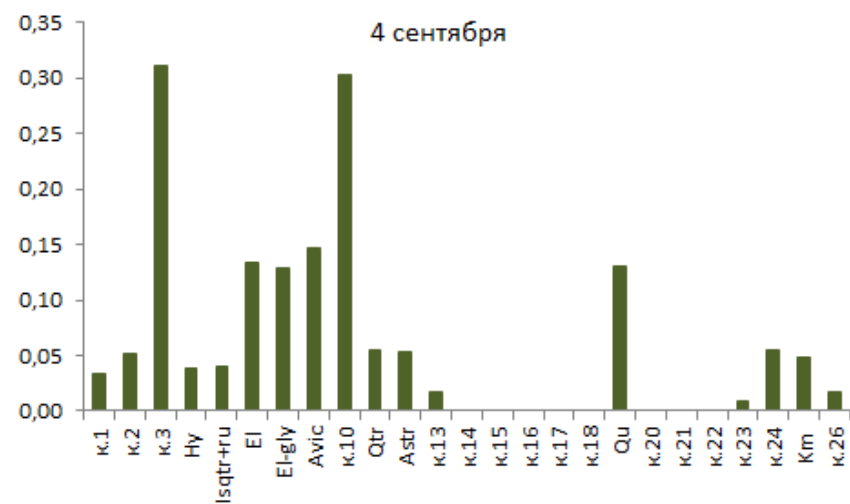
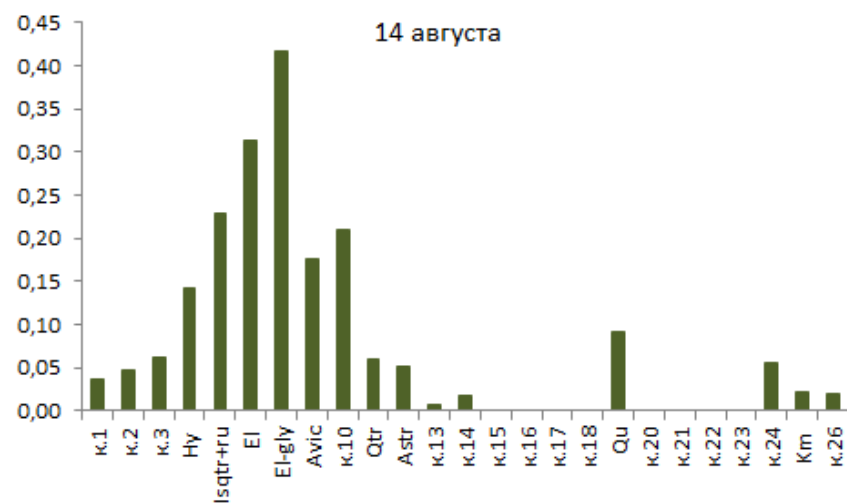


Рис. 4.17. Состав и содержание фенольных соединений в стеблях *Pentaphylloides fruticosus* интродукционной популяции в течение вегетационного периода 2005 г. Обозначения те же, что и на рис. 4.15.



Продолжение Рис. 4.17

Компонент 14 отмечен только в стеблях, собранных 14 августа, а компонент 26 в минорных количествах в сборах 14 июня и в фазе плодоношения.

Из полученных данных следует, что фенольный состав *P. fruticosa* достаточно лабилен, но при этом качественный состав основного фенольного комплекса *P. fruticosa* вне зависимости от экологической природы, стадии вегетации и органа растения остается сходным. Варьирование качественного состава происходит, в основном, за счет минорных компонентов.

Суммарное содержание фенольных соединений в листьях *P. fruticosa* из интродукционной популяции, рассчитанное как среднее между семью выборками растений, изменялось от минимального (12.4 мг/г) в период набухания почек до максимального (35.0 мг/г) в молодых, еще не развернувшихся полностью листочках (приложение 11). Затем оно снижалось в фазе массового цветения (25.5 мг/г), после чего вновь возрастало к концу цветения – началу плодоношения (32.8 мг/г), снижаясь к фазе плодоношения до 25.0 мг/г (рис. 4.18).

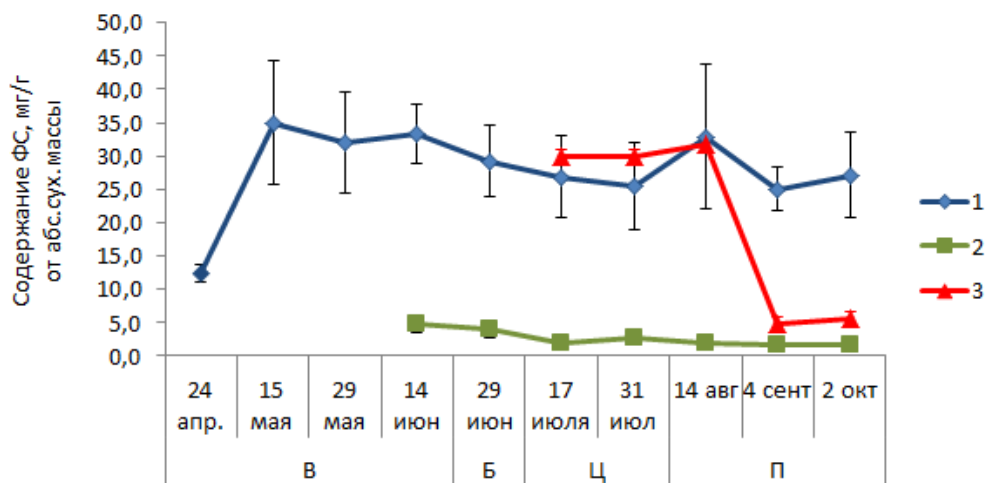


Рис 4.18. Содержание фенольных соединений в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa* в течение вегетационного периода 2005г. (среднее значение в растениях разных выборок $\pm$ стандартное отклонение). 1 – листья, 2 – стебли, 3 – репродуктивные органы.

Фазы вегетации: В – вегетация; Б - бутонизация; Ц – цветение; П – плодоношение.

В целом, отмечено два максимума накопления фенольных соединений в листьях: первый – весной, после распускания почек, в период начала роста листа и побега; второй – в конце лета к периоду окончания цветения и начала плодоношения. В цветках суммарное содержание фенольных соединений

находилось практически на одном уровне (26.5–30.0 мг/г), затем резко снижалось в плодах до 4.8 мг/г.

В стеблях колебания в суммарном содержании ФС менее заметны (рис. 4.18, 4.19).

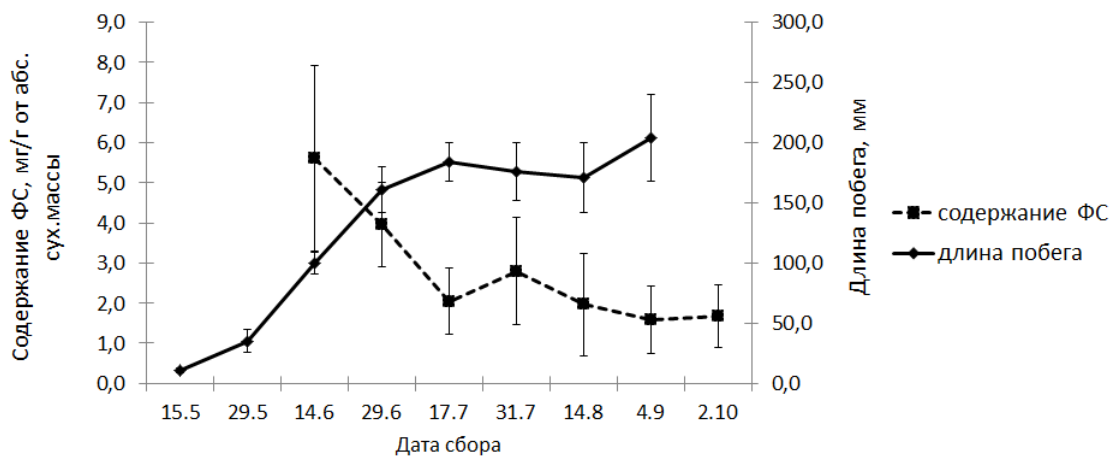


Рис. 4.19. Динамика изменения длины годичного побега и суммарного содержания фенольных соединений в стеблях *Pentaphylloides fruticosa* из интродукционной популяции в течение вегетационного периода 2005г. (среднее значение $\pm$ стандартное отклонение).

Наибольшее количество ФС (4.8 мг/г) отмечено в молодых энергично растущих побегах к концу фазы начала вегетации, затем их содержание снижалось к фазе цветения до 2.0 мг/г, что, скорее всего, связано с замедлением роста побегов и стабилизацией. К периоду массового цветения в стеблях растений наблюдалось небольшое повышение содержания фенольных соединений и в дальнейшем спад к периоду плодоношения и увеличение к периоду окончания вегетационного сезона.

Анализ межпопуляционной изменчивости (между выборками *P. fruticosa*) показал, что в условиях культуры в течение вегетационного периода у листьев нет признака с низкой степенью варьирования, за исключением стадии набухания почек ($C_V=11\%$). В период окончания фазы начала вегетации, бутонизации и массового плодоношения уровень вариабельности признака «суммарное содержание ФС» оценивался как средний ($C_V=13\text{--}19\%$), в остальные периоды – как высокий ($C_V=23\text{--}33\%$) (табл.4.11).

Таблица 4.11

Суммарное содержание фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa* в течение вегетационного периода
(мг/г от абс.сух.массы)

Фаза вегетации	Дата сбора	Фенологическое состояние растений*	Выборки							X	σ	C _V
			иркутская	низкогорные			высокогорные					
				1	2	3	4	5	6	7		
вегетация	24.04	Пч ¹	13.7	14.2	12.2	13.3	10.9	11.4	11.2	12.4	1.3	11
	15.05	Л ¹	25.4	46.4	31.3	31.7	24.5	37.8	47.8	35.0	9.4	27
	29.05	Л ²	25.9	34.4	23.4	34.5	24.1	38.4	43.1	32.0	7.6	24
	14.06	Л ²	33.6	29.2	34.4	28.8	32.1	42.4	32.8	33.3	4.5	14
бутонизация	29.06	Л ³ Ц ³	35.5	35.8	31.3	28.9	22.4	23.5	27.3	29.2	5.3	18
цветение	17.07	Л ³ Ц ⁴	29.0	18.3	33.4	25.4	21.2	35.0	25.8	26.9	6.1	23
	31.07	Л ³ Ц ⁴ Ц ^{4-м} Ц ⁵	33.7	20.2	20.7	34.8	27.8	21.4	20.2	25.6	6.5	25
плодоношение	14.08	Л ³ Ц ^{4-м} Ц ⁵ Пл ¹ Пл ²	22.3**	24.1	26.8	52.6	30.7	41.7**	31.7**	32.8	10.8	33
	04.09	Л ³ Л ⁴ Ц ⁵ Пл ³ Пл ⁴	25.4	26.8	20.4	26.9	30.0	22.9	22.7	25.0	3.2	13
	02.10	Л ⁴ Л ⁵ Пл ⁴	29.7	27.0	19.9	23.8	34.9	19.8	34.8	27.1	6.4	23

Примечание: *Фенологическое состояние: Пч¹ – набухание почек, Л¹ – обособление листьев; Л² – полное обособление; Л³ – зрелые листья; Л⁴ – побурение листьев; Л⁵ – опадение листьев; Ц³ – бутонизация; Ц⁴ – начало цветения; Ц^{4-м} – массовое цветение; Ц⁵ – окончание цветения; Пл¹ – завязывание плодов; Пл² – незрелые плоды; Пл³ – созревание плодов; Пл⁴ – опадение зрелых плодов;

** – отмечено созревание плодов для иркутской, остепненно-луговой и субальпийской выборок (Л³Пл³);

X – среднее арифметическое значение между выборками (n=7); σ – стандартное отклонение; C_V – коэффициент вариации, %.

Розовым цветом выделены максимумы в накоплении фенольных соединений, голубым – минимумы, жирным шрифтом – максимальные и минимальные значения;

Выборки: 1- лесная иркутская, 2 – заболоченно-луговая семирская, 3 – лугово-степная усть-канская, 4 – луговая теректинская, 5 – лугово-степная курайская, 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая

Наибольшие различия по содержанию фенольных соединений между выборками наблюдались в фазе окончания цветения – начала плодоношения ($C_v=33\%$), что, возможно, связано с различиями в характере феноритмов развития *P. fruticosa* высокогорных и низкогорных популяций.

Сезонные колебания в накоплении фенольных соединений неодинаковы в зависимости от эколого-географического происхождения *P. fruticosa*. Более широкий диапазон сезонных изменений обнаружен в листьях особей субальпийской луговой, луговой (теректинской) и остепненно-луговой выборок по сравнению с остальными образцами. В динамике накопления фенольных соединений в листьях *P. fruticosa* отмечено, как правило, два максимума, у остепненно-луговой и субальпийской луговой выборок – три. Первый максимум (весенне-летний) в листьях растений из всех выборок отмечен в фазе вегетации, за исключением лесного иркутского образца, у которого он сдвинут к фазе бутонизации, достигая при этом максимального значения. Второй (летне-осенний) максимум установлен в период конца цветения-начала плодоношения.

В листьях остепненно-луговой выборки дополнительно отмечен максимум в период начала цветения, в листьях субальпийской луговой выборки – осенью в период побурения листьев перед уходом растений в состояние покоя. Обращает на себя внимание, что в листьях высокогорных и лесной (иркутской) выборок содержание фенольных соединений, как правило, возрастало перед уходом растения в состояние покоя (период побурения и опадения листьев), тогда как в низкогорных образцах, напротив, оно снижалось. Это согласуется с данными В.М. Триль с соавторами (2008) о сохранении феноритмов развития *P. fruticosa* высокогорных популяций в культуре. Растения лесной (иркутской) и высокогорных популяций, исторически сформировавшиеся в суровом климате Восточной Сибири и сходном климате гор Южной Сибири, имели более короткий вегетационный период. У растений низкогорных популяций цветение наступает позже, довольно растянуто почти до самых заморозков и плоды, соответственно, образуются позже (Триль и др., 2008).

В целом за весь вегетационный период суммарное накопление фенольных соединений в листьях растений разного эколого-географического происхождения варьировало незначительно ($C_V=7\%$) (рис. 4.20).

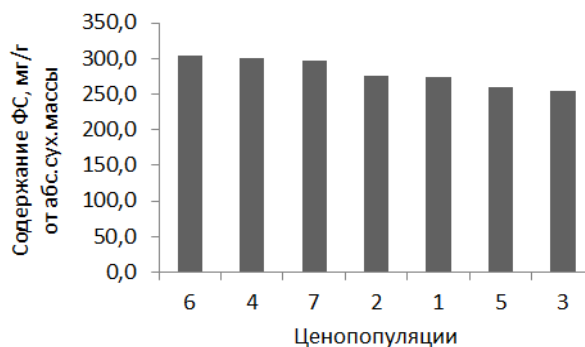


Рис. 4.20. Суммарное содержание фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из разных ценопопуляций за весь вегетационный период 2005г. Ценопопуляции: 1 – лесная иркутская, 2 – заболоченно-луговая семирская, 3 – лугово-степная усть-канская, 4 – луговая теректинская, 5 – лугово-степная курайская, 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая

По наибольшему суммарному содержанию фенольных соединений в листьях за весь вегетационный период 2005 г. выделены растения остепненно-луговой, луговой (теректинской) и субальпийской луговой ценопопуляции, по наименьшему – растения лугово-степной (усть-канской).

Вариабельность содержания фенольных соединений в репродуктивных органах оценивалась как высокая ($C_V=23-40\%$) в период начала цветения, массового цветения и окончания цветения и как очень высокая ($C_V = 60\%$) в стадии начала плодоношения (табл. 4.12). Следует отметить, что у растений лесной (иркутской) и высокогорных выборок – остепненно-луговой и субальпийской луговой образование плодов наблюдалось 14 августа, т.е. на 2 недели раньше, чем у растений низкогорных популяций. Характерно, что и максимумы накопления фенольных соединений в цветках растений из низкогорных популяций (заболоченно-луговая семирская и луговая теректинская) сдвинуты на 2 недели позже, по сравнению с высокогорными и иркутской выборками. При этом в цветках этих низкогорных образцов установлено наибольшее содержание фенольных соединений (54.5 мг/г, 46.8 мг/г) по сравнению с остальными образцами. Несколько иная динамика накопления

фенольных соединений наблюдалась в репродуктивных органах растений лугово-степной (усть-канской) выборки: их содержание постепенно снижалось от максимума в начале цветения до минимума в конце плодоношения.

Уровень варьирования суммарного содержания фенольных соединений в стеблях растений оценивался как высокий ($C_V = 23 - 40 \%$) в период роста побегов – начала опробковения и очень высокий ($C_V = 46 - 65 \%$) в период опробковения ростовых побегов по всей длине (табл. 4.13). Максимум накопления фенольных соединений в стеблях исследованных растений приходится на фазу конца вегетации или фазу бутонизации, как в случае лугово-степного (усть-канского) образца.

Таким образом, установлено, что в процессе вегетации происходит резкое изменение суммарного содержания фенольных соединений в надземных органах *P. fruticosa*, в особенности в листьях и репродуктивных органах. В целом, для листьев и стеблей *P. fruticosa*, как правило, свойственны два максимума накопления фенольных соединений – весенне-летний и летне-осенний, для репродуктивных органов – летний.

Повышение накопления фенольных соединений в весенне-летний период, по-видимому, связано с наибольшим притоком суммарной УФ-радиации в этот период (май-июнь, рис. 5.10), что опосредованно подтверждает протекторную роль флавоноидов от коротковолнового УФ-излучения, отмечаемую многими авторами (Запрометов, 1996; Загоскина и др., 2005; Соловченко, Мерзляк, 2008; Chaves et al., 1997; Wulff et al., 1999). В.Г. Минаева (1978) связывает повышение флавонолов в процессе вегетации с периодом наибольшей напряженности жизненных функций растений – генеративным развитием. Кроме того, весенне-летний максимум фенольных соединений может быть сопоставлен с усиленным процессом одревеснения растущего побега, приводящим в начале лета к полному подавлению ростовых процессов в стебле и заложению почек (Кефели, 1974). Осенний максимум, возможно, связан с регуляцией опадения листьев, с подавлением распускания почек и общим снижением всех метаболических реакций в растении (Кефели, 1974).

Таблица 4.12

Суммарное содержание фенольных соединений в репродуктивных органах *Pentaphylloides fruticosa*
в течение вегетационного периода (мг/г от абс.сух.массы)

Фаза вегетации	Дата сбора	Фенологическое состояние растений*	Выборки							X	y	C _V
			иркутская	низкогорные			высокогорные					
			1	2	3	4	5	6	7			
цветение	17.07	Ц ⁴	24.8	31.5	38.1	43.1	31.7	25.6	14.5	29.9	9.4	31
	31.07	Ц ⁴ Ц ^{4-м} Ц ⁵	31.0	29.8	27.3	19.3	29.0	44.6	28.8	30.0	7.5	25
плодоношение	14.08	Ц ^{4-м} Ц ⁵ Пл ¹ Пл ²	8.1**	54.5	18.5	46.8	30.3	-	-	26.5	21.4	81
	04.09	Ц ⁵ Пл ³	3.5	5.0	6.2	5.2	-	-	3.9	4.8	1.1	23
	02.10	Ц ⁵ Пл ⁴	6.6	8.8	3.8	3.8	-	3.2	7.5	5.6	2.3	42

Примечание: *Фенологическое состояние: Ц³ – бутонизация; Ц⁴ – начало цветения; Ц^{4-м} – массовое цветение; Ц⁵ – окончание цветения; Пл¹ – завязывание плодов; Пл² – незрелые плоды; Пл³ – созревание плодов; Пл⁴ – опадение зрелых плодов;

** – отмечено созревание плодов для иркутской, галечниковой и субальпийской выборок (Л³ Пл³);

X – среднее арифметическое значение между выборками ($n=7$); σ – стандартное отклонение; C_v – коэффициент вариации, %.

Розовым цветом выделены максимумы в накоплении фенольных соединений, голубым – минимумы, жирным шрифтом – максимальные и минимальные значения;

Выборки: 1- лесная иркутская, 2 – заболоченно-луговая семирская, 3 – лугово-степная усть-канская, 4 – луговая теректинская, 5 – лугово-степная курайская, 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая.

Таблица 4.13

Суммарное содержание фенольных соединений в стеблях *Pentaphylloides fruticosa*
в течение вегетационного периода (мг/г от абс.сух.массы)

Фаза вегетации	Дата сбора	Фенологическое состояние растений*	Выборки							X	y	C _V
			иркутская	низкогорные			высокогорные					
				1	2	3	4	5	6			
вегетация	14.06	Пб ²	4.7	5.7	2.8	7.9	3.2	3.7	5.7	4.8	1.8	37
бутонизация	29.06	Пб ²	3.9	5.8	4.7	2.6	3.0	4.0	3.8	4.0	1.1	27
цветение	17.07	Пб ² O ¹	1.7	3.5	2.7	2.0	1.4	1.1	1.8	2.0	0.8	40
	31.07	O ¹	1.5	3.2	5.0	1.3	1.8	3.5	3.3	2.8	1.3	48
плодоношение	14.08	O ²	1.9	1.7	1.2	0.7	4.6	2.1	1.6	2.0	1.3	65
	04.09	O ²	1.2	1.5	3.0	2.4	1.1	0.6	1.2	1.6	0.8	53
	02.10	O ²	1,3	3,4	1,2	1,7	1,8	1,1	1,3	1.7	0.8	46

Примечание: *Фенологическое состояние: Пб²- окончание линейного роста побегов; O¹-опробкование оснований побегов; O² - опробкование ростовых побегов по всей длине.

X – среднее арифметическое значение между выборками (n=7); σ – стандартное отклонение; C_v– коэффициент вариации, %.

Розовым цветом выделены максимумы в накоплении фенольных соединений, голубым – минимумы, жирным шрифтом – максимальные и минимальные значения;

Выборки: 1- лесная иркутская, 2 – заболоченно-луговая семирская, 3 – лугово-степная усть-канская, 4 – луговая теректинская, 5 – лугово-степная курайская, 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая.

Отмечена зависимость накопления фенольных соединений в надземных органах *P. fruticosa*, выращенных в культуре, от эколого-географического происхождения растений. У растений из высокогорных и лесного (иркутского) ценозов летний максимум накопления фенольных соединений в листьях наблюдался, как правило, позднее, а осенний максимум, напротив, раньше, чем из низкогорных, что сопоставимо с феноритмами, выработанными в процессе адаптивной эволюции.

Поскольку в растениях *P. fruticosa* фенольные соединения представлены в основном флавонолами, содержание которых варьирует в надземных органах от 0.7 % до 6 % (Триль и др., 1995; Николаева и др., 2001; Храмова, 2014; Tomczys et al., 2010), то представляло интерес исследовать динамику накопления этих соединений в процессе вегетации для выяснения их функциональности.

В осуществлении физиологических функций в растении важную роль играют взаимопревращения их гликозилированных и негликозилированных форм (Минаева, 1978).

При общем взгляде на динамику накопления агликонов (кверцетина и кемпферола в сумме) и их гликозидов в надземных органах *P. fruticosa* интродукционной выборки видно, что гликозиды преимущественно накапливались в начале сезона, агликоны – в конце (рис. 4.21).

Установлены факты несовпадения динамики накопления агликонов и их гликозидов – повышение уровня агликонов на фоне снижения гликозидов, что свидетельствует о взаимопревращениях гликозилированных и негликозилированных форм. В период набухания почек содержание агликонов и их гликозидов минимально, затем оно резко увеличивалось в период обособления листьев, после чего следовал спад и вновь повышение к концу фазы вегетации. В последующие периоды развития кривые накопления агликонов и гликозидов имели прямо противоположный вид: содержание агликонов возрастало в фазах бутонизации и массового плодоношения на фоне снижения гликозидов в эти периоды. Резкое снижение содержания агликонов в период цветения может свидетельствовать о том, что при общей трате флавонолов их свободные формы

расходятся в большей степени, чем гликозилированные. Максимум гликозидов в листьях обнаружен в начале вегетации, агликонов – в фазе плодоношения. В репродуктивных органах и стеблях отмечена та же зависимость.

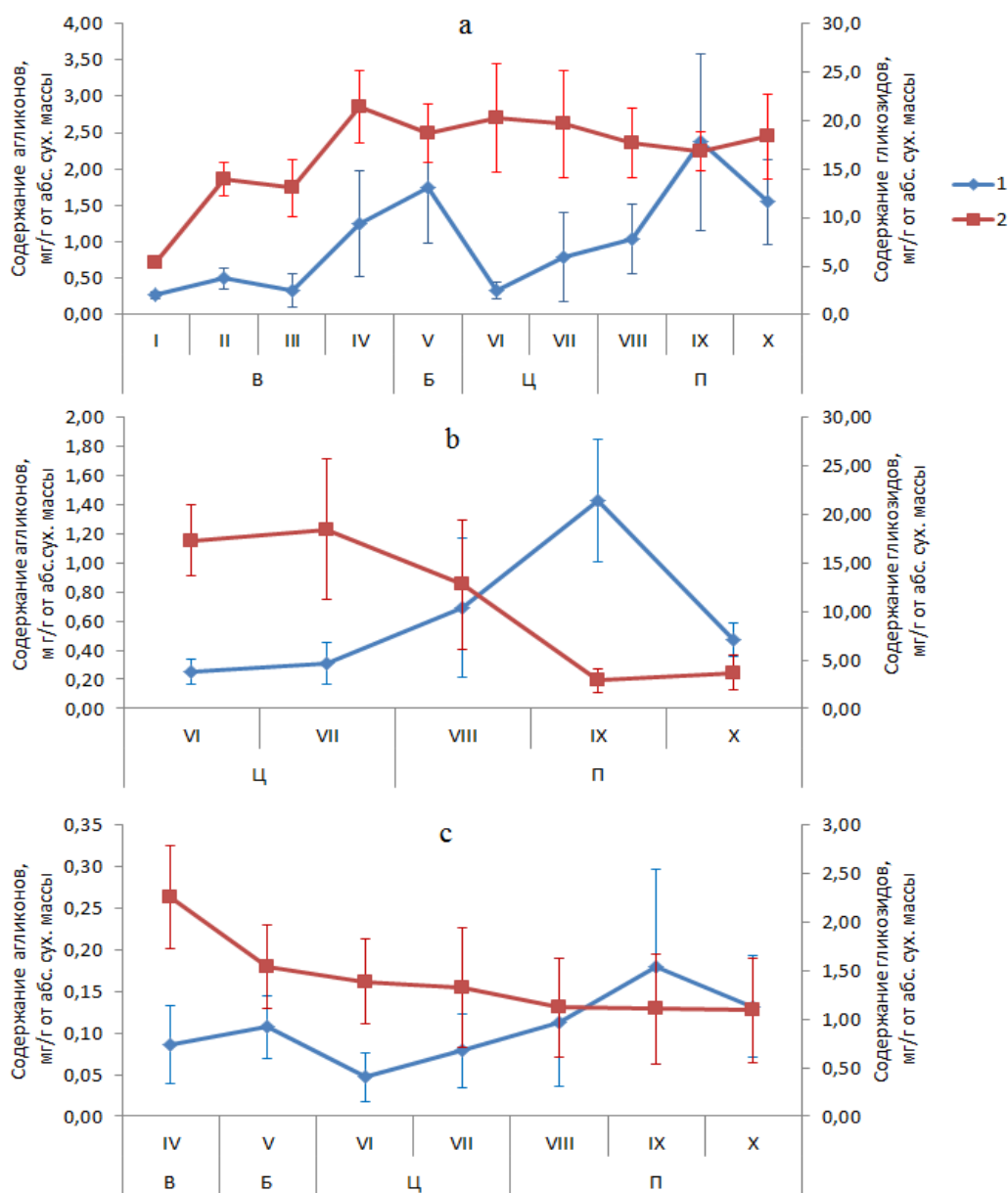


Рис. 4.21. Динамика накопления суммы агликонов (1) и суммы гликозидов (2) в листьях (а), репродуктивных органах (б) и стеблях (в) *P. fruticosa* в 2005г. (среднее значение $\pm$ стандартное отклонение): В - вегетация; Б – бутонизация; Ц – цветение; П – плодоношение. 1 – сумма агликонов, 2 – сумма гликозидов. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Таким образом, агликоны преимущественно накапливались в надземных органах *P. fruticosa* в конце в период плодоношения, тогда как гликозиды – в период бутонизации – цветения.

Сезонные колебания в содержании кверцетина и его гликозидов в листьях

P. fruticosa в условиях культуры неодинаковы в зависимости от эколого-географического происхождения растений (рис. 4.22).

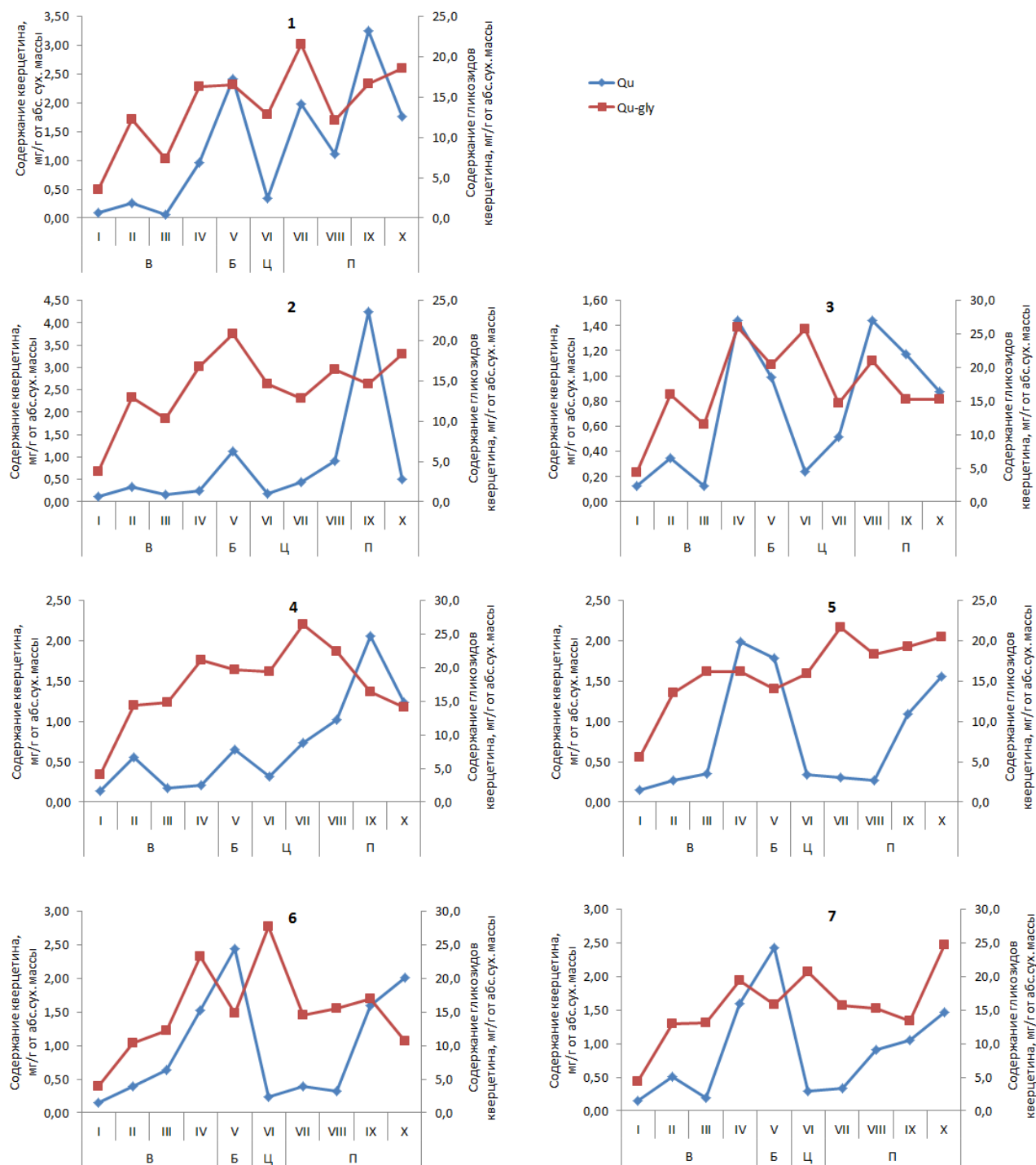


Рис. 4.22. Динамика накопления кверцетина (Qu) и его гликозидов (Qu-Gly) в листьях *Pentaphylloides fruticosa* разного эколого-географического происхождения в культуре. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семинская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5- лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговой, 7 – субальпийская луговая. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: 24 апреля (I), 15 мая (II), 29 мая (III), 14 июня (IV), 29 июня (V), 17 июля (VI), 31 июля (VII), 14 августа (VIII), 4 сентября (IX), 2 октября (X).

Установлено, что молодые листья *P. fruticosa* из высокогорных и лесного (иркутского) ценозов в фазе бутонизации накапливают свободного кверцетина в 1.6 – 3.7 раза больше, чем таковые из низкогорных. В фазе плодоношения наблюдалась противоположная картина: количество кверцетина резко возрастало в 1.3 – 4 раза в листьях из луговой, заболоченно-луговой и лесной выборок по сравнению с высокогорными и лугово-степной (усть-канской). Лесной (иркутский) образец выделяется по значительному содержанию кверцетина (2.41 мг/г) в молодых листьях в фазе бутонизации подобно высокогорным растениям и в фазе плодоношения в зрелых листьях (3.25 мг/г) как в случае с низкогорными растениями луговых ценозов.

Обращает на себя внимание взаимопревращение гликозилированных и негликозилированных форм флавонолов. В листьях растений из высокогорных ценозов четко просматривается факт несовпадения динамики накопления кверцетина и его гликозидов: на фоне повышения кверцетина в фазе бутонизации происходит падение содержания его гликозидов и, наоборот, в фазе цветения отмечено резкое снижение концентрации кверцетина на фоне повышения его гликозидов. У растений из лугового (теректинского), заболоченно-лугового (семинаского) и лесного (иркутского) ценозов факт несовпадения динамики гликозилированных и негликозилированных форм сдвинут к фазе плодоношения, у лугово-степного (усть-канского) – к фазе начала цветения.

Сезонные изменения в накоплении кемпферола и его гликозидов в листьях *P. fruticosa* в целом аналогичны динамике кверцетина и его производных, но менее выражены, амплитуда их изменений значительно уже, чем у кверцетина.

Свободный кемпферол преимущественно накапливался в зрелых листьях, его гликозиды – в молодых. Как и в случае с кверцетином и его производными, отмечен факт несовпадения динамики накопления гликозилированных и негликозилированных форм кемпферола. Свободный кемпферол, как правило, в наибольших количествах накапливался в листьях растений высокогорных ценопопуляций, его гликозиды – в таковых из низкогорных. По наибольшему накоплению кемпферола и его гликозидов в листьях исследованных образцов

выделена лесная (иркутская) выборка.

В репродуктивных органах при относительно большем содержании производных кверцетина амплитуда их сезонных изменений шире, чем у производных кемпферола: так, в цветках растений из разных выборок содержание производных кверцетина в 6 – 20 раз выше, чем производных кемпферола. В плодах разница между содержанием производных кверцетина и кемпферола сокращается до 2 – 4 раз. В плодах, как правило, содержание свободного кемпферола выше, чем кверцетина.

При рассмотрении динамики накопления агликонов и их гликозидов в репродуктивных органах ясно заметны отличия в изучаемые периоды по количеству этих соединений и в связи с экологической природой вида. Максимум содержания гликозидов кверцетина установлен в цветках растений из низкогорных ценопопуляций в период начала цветения, у высокогорных и иркутских особей он сдвинут на 2 недели позже. Кроме того, в цветках из луговых ценозов достаточно высокое содержание гликозидов кверцетина сохраняется в течение всего периода цветения, тогда, как у остальных образцов оно резко снижалось к фазе окончания цветения – начала плодоношения. В плодах содержание гликозидов кверцетина резко падало в 5-10 раз по сравнению с цветками. Минимальное содержание гликозидов кверцетина установлено в плодах иркутской и высокогорных выборок в период созревания и опадения плодов, а у низкогорных образцов сдвинут на 4 недели позднее (2 октября), что сопоставимо с феноритмами растений.

В стеблях сезонные изменения в накоплении гликозидов кверцетина и кемпферола и их агликонов менее выражены, чем в листьях и репродуктивных органах.

Выявленные различия в динамике накопления гликозилированных и негликозилированных форм флавонолов у *P. fruticosa* разного происхождения, но выращенных в одинаковых условиях культуры, связаны, по-видимому, с механизмом фотоадаптации, сформировавшимся в процессе эволюции. Интенсивное облучение в УФ и видимой области индуцирует синтез

фотозащитных соединений, в частности, флавонолов (Соловченко, Мерзляк, 2008; Bornman et al., 1997; Kolb et al., 2001). В ходе эволюции у растений из высокогорья выработался ряд приспособительных признаков, таких как структурная адаптация листьев, уменьшение интенсивности потенциального фотосинтеза, накопление защитных пигментов (Чхубианишвили и др., 2009).

В.М. Триль с соавторами (2008) изучены анатомические особенности листьев *P. fruticosa* в различных экотопах и в культуре: в более суровых экологических условиях высокогорья, с аридизацией, увеличением инсоляции *P. fruticosa*, оставаясь мезофитом, приобретает некоторые ксероморфные черты: утолщение стенки эпидермиса, погруженные многочисленные устьица, общая мелкоклетчатость и плотность тканей при крупноклетчатости эпидермиса, развитие столбчатой ткани, которые сохраняются и в культуре (рис. 4.23).

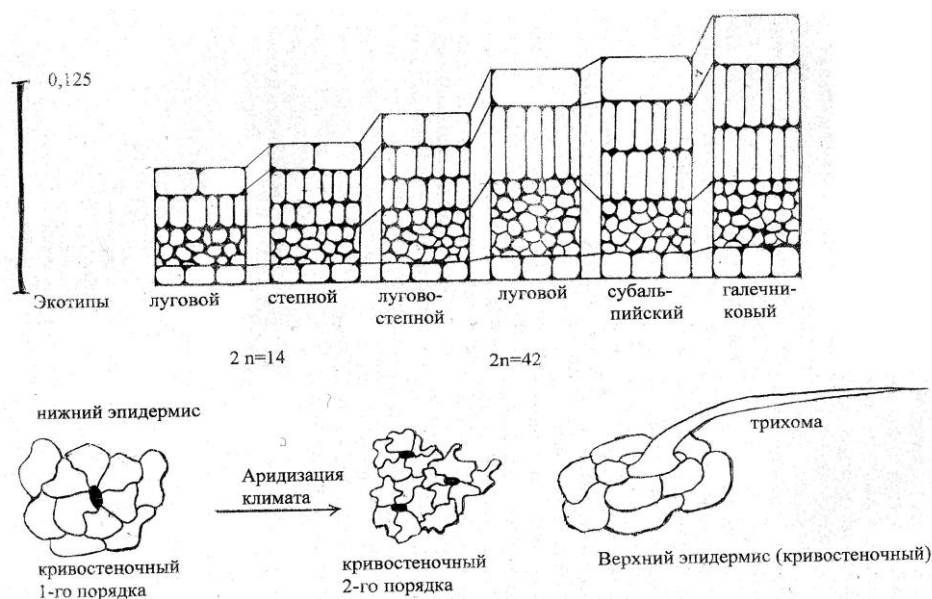


Рис. 4.23. Анатомическое строение листа *Potentilla fruticosa* (Триль и др., 2008). Экотипы, представленные на рис. 4.23 Триль с соавторами (2008), соответствуют используемым в работе: луговой экотип в начале ряда - луговой теректинской, степной - лугово-степной устьканской ($2n=14$), луговой в середине ряда ($2n=42$) - заболоченно-луговой семинской, субальпийский - субальпийской луговой, галечниковый - остепненно-луговой популяции

Меняется характер опушения в зависимости от увлажнения местообитания растений: от сильно опушенного у степного и высокогорных экотипов до слабо опушенного у лугового экотипа. При этом анатомо-морфологические признаки листа *P. fruticosa* разных экотипов, хорошо выраженные в природе, сохраняются и в культуре (Триль и др., 2008).

Следует отметить, что от распределения и локализации фенольных соединений зависит глубина проникновения УФ-Б лучей в растительные ткани (DeLucia et al., 1992). Фотозащитные вещества и фенольные соединения, в частности, у растений могут быть сосредоточены в покровных структурах, либо распределены в объеме клеток (Соловченко, Мерзляк, 2008). Многие полифенолы синтезируются в хлоропластах и цитоплазме и после гликозилирования транспортируются в вакуоли, в которых они и накапливаются (Запрометов, Загоскина, 1987; Harborne, Williams, 2000), локализуются в клетках эпидермы, столбчатого мезофилла и губчатой паренхимы воздухоносных тканей, а также в специализированных секреторных структурах молодых, активно растущих тканей – железистых и бахромчатых волосках, трихомах и железках (Костина, 2009). Согласно E. Valkama et al. (2004), содержание агликонов флавоноидов на поверхности листа, выделяемых секреторными структурами, положительно коррелирует с количеством железистых трихом и плотностью листа, особенно на ранних стадиях его развития, выполняя функции защиты растений от различных абиотических стрессоров, таких как УФ-Б-излучение, патогенез и др. Также этими же авторами (Valkama et al., 2004) показано, что в процессе вегетации в зрелых развитых листьях трихомы начинают функционировать, в основном, в качестве запасяющих структур, позволяя выделяться экссудатам на поверхность листа с помощью разрывов, в связи с чем наблюдалось повышение общего содержания флавоноидов на поверхности листа.

Таким образом, на накопление агликонов и их гликозилированных форм у *P. fruticosa*, выращенного в условиях культуры, оказывают влияние период развития, орган растения и экологическая природа вида. В более резкой форме колебания в их содержании проявляются в листьях по сравнению с репродуктивными органами и стеблями и выражаются, главным образом, в изменениях количества кверцетина и его гликозидов. Растения *P. fruticosa* с ксероморфными чертами (интродуцированные из высокогорья и экстремальных условий обитания) более адаптированы к солнечному свету, накапливают больше агликонов в листьях, особенно кверцетина, менее чувствительны к УФ-Б

облучению по сравнению с типичными мезофитами.

Отдельные гликозиды флавоноидов идентифицированы как 3-О-гликозилированные флавонолы с кверцетином в качестве основного агликаона и с кемпферолом.

При общем взгляде на динамику накопления отдельных гликозидов отмечается, что состав гликозидов оставался постоянным, но в зависимости от возраста листа изменялось их относительное содержание (рис. 4.24).

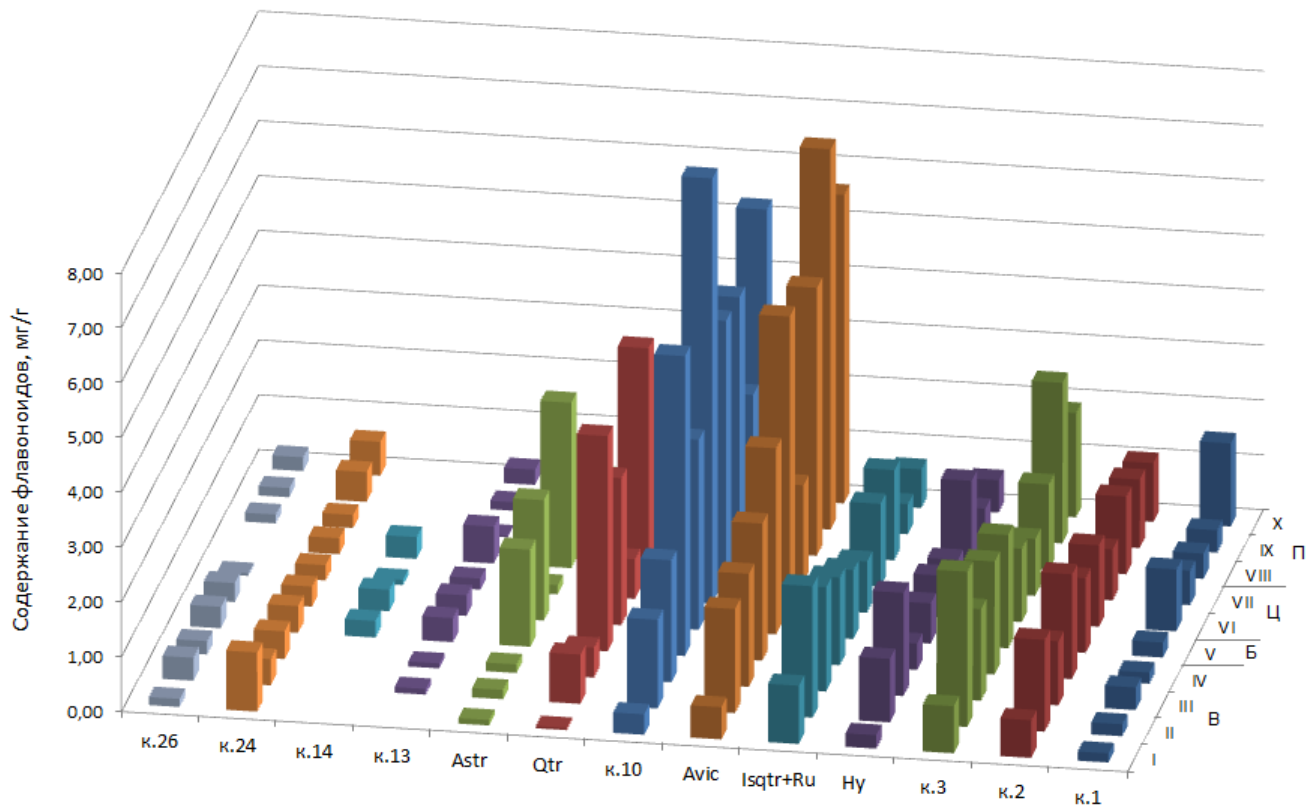


Рис. 4.24. Динамика накопления гликозидов флавоноидов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* в течение вегетационного сезона 2005 г. По оси X – даты отбора образцов; по оси Z – флавоноиды: Ну- гиперозид, Isqtr+Ru – суммарное содержание изокверцитрина и рутина, Avic- авикулярин, Qtr – кверцитрин, Astr – астрагалин; к. 1-3, 10, 13, 14, 24, 26 – компоненты флавоноидной природы; по оси Y – содержание флавоноидов, мг/г от абс.сух.массы. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц - цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Так, если на ранних стадиях развития листа доминирующими были изокверцитрин и рутин (в сумме), гиперозид, компоненты 2, 3, 24 и 26, то на более поздних стадиях обнаружено повышенное количество авикулярина, кверцитрина, астрагалина и компонентов 1, 10, 13. Остальные производные были незначительными составляющими во время всего развития листа. В целом,

наблюдалось два максимума накопления отдельных гликозидов: первый – весной, после распускания почек, в период начала роста побега, второй – осенью перед уходом растений в состояние покоя. По повышенному накоплению в почках выделен компонент 24, содержание остальных исследованных соединений в период набухания почек минимально.

Заметны отличия по количеству отдельных гликозидов в листьях в процессе вегетации в связи с эколого-географическим происхождением растений. При относительно большем содержании авикулярина и компонента 10 в листьях амплитуда их сезонных изменений шире, чем у остальных исследованных компонентов (рис. 4.25). При этом размах (разница между максимальным и минимальным значениями в процессе вегетации) в зависимости от эколого-географического происхождения растений отличается. Так, размах содержания авикулярина у *P. fruticosa* из разных выборок составлял 6.68 - 12.32 мг/г, компонента 10 – 6.00-16.67 мг/г.

Наибольший размах в содержании авикулярина и компонента 10 свойственен образцам высокогорных, лугово-степной (усть-канской) и луговой (теректинской) популяций. В листьях лесной (иркутской) и заболоченно-луговой (семинской) выборки содержание авикулярина и компонента 10 ниже, чем в остальных исследованных образцах. Максимум накопления авикулярина отмечен в листьях остепненно-лугового образца (12.32 мг/г), компонента 10 – лугово-степного (усть-канского) (17.31 мг/г) в фазе начала цветения. Минимальное количество этих компонентов в листьях наблюдалось на ранних стадиях – в период начала вегетации. В целом, у всех исследованных образцов в процессе вегетации установлено, как правило, 2 максимума накопления авикулярина: первый – в зрелых листьях в фазе начала цветения (стадия VI), второй – в фазе плодоношения в период созревания и опадения плодов (IX, X) (рис. 4.25 А).

Следует заметить, что в динамике накопления авикулярина в листьях из лугово-степной (усть-канской) и лесной (иркутской) ценопопуляций дополнительно отмечен пик в период разворачивания первых 3-5 листочков, обособления листьев (II).

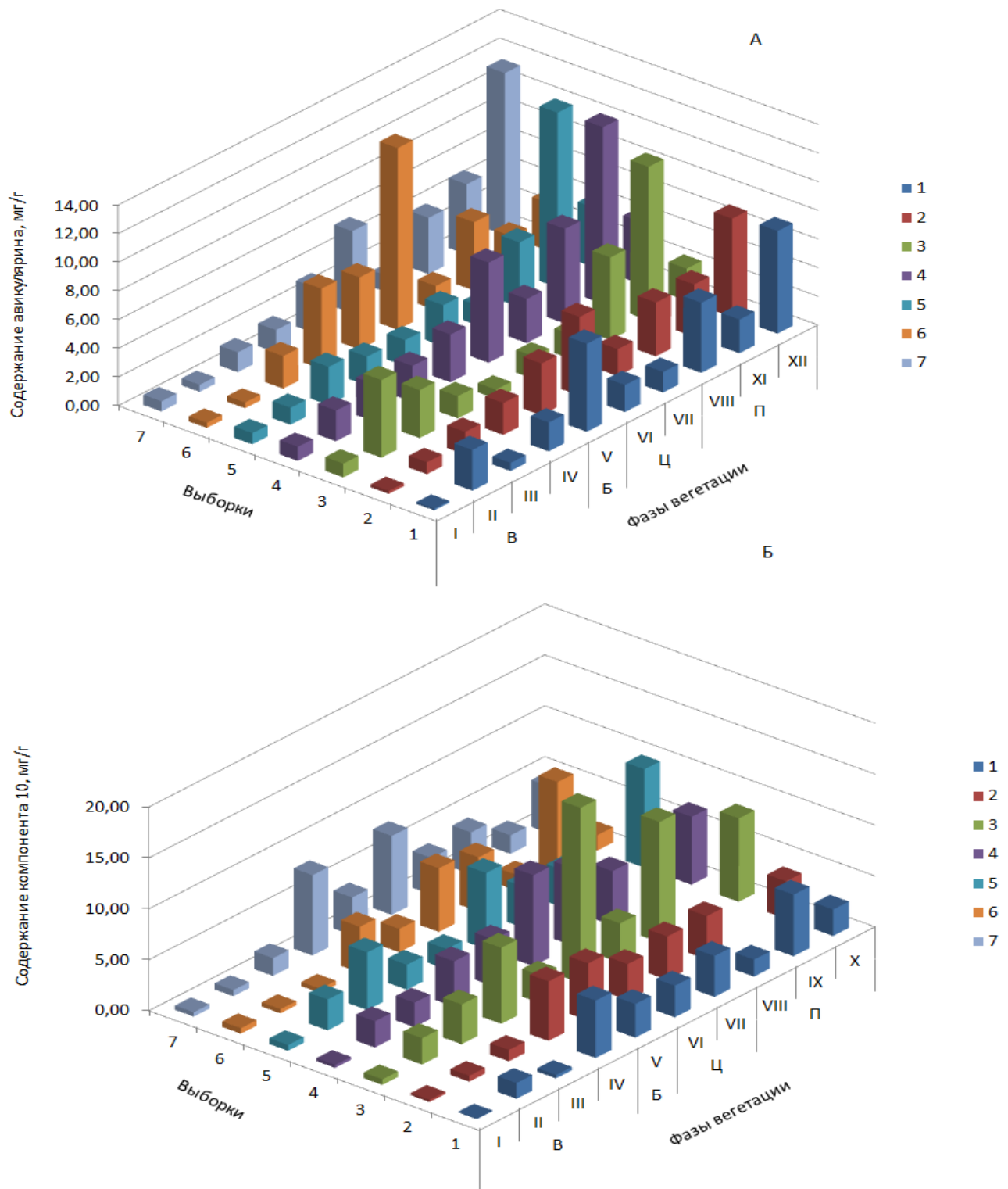


Рис. 4.25. Динамика накопления авикулярина (А) и компонента 10 (Б) в листьях *P. fruticosa* разного эколого-географического происхождения в культуре. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семирская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5 – лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Кроме того, в листьях иркутского образца оба максимума сдвинуты на 2 недели раньше (один к фазе бутонизации, второй – к фазе окончания цветения – начала плодоношения), чем у остальных образцов, что соответствует их феноритмам.

Сезонные изменения содержания компонента 10 в листьях *P. fruticosa* из разных выборок, за исключением луговой (теректинской) и заболоченно-луговой (семинской), подчинялись в основном одной тенденции: первый максимум отмечен в конце фазы вегетации, затем следовало снижение к фазе бутонизации и резкий подъем к фазе начала цветения, после чего снова падение и повышение к фазе плодоношения (рис. 4.25 Б). В листьях растений из лугового и заболоченно-лугового ценоза, в отличие от остальных исследованных образцов, не наблюдалось резкого снижения содержания компонента 10 в фазе бутонизации. В листьях теректинских растений отмечен максимум накопления компонента 10 в фазе начала цветения, у семинских – он сдвинут на 2 недели раньше к фазе бутонизации. В листьях лесной (иркутской) выборки второй максимум накопления компонента 10 сдвинут к фазе массового цветения, что на 2 недели раньше по сравнению с остальными образцами.

Гиперозид накапливался преимущественно в молодых листьях *P. fruticosa* (рис. 4.26, А). Обращает на себя внимание, что по наибольшему накоплению гиперозида в молодых листьях выделены остепненно-луговая, субальпийская луговая и лесная (иркутская) выборки, в зрелых – остепненно-луговая, заболоченно-луговая (семинская) и субальпийская луговая. При рассмотрении динамики накопления гиперозида в листьях из разных выборок ясно заметны отличия по срокам достижения максимумов содержания.

В целом, в процессе вегетации *P. fruticosa* выявлены 2 максимума накопления гиперозида: первый – весной в начале вегетации, второй – в конце цветения.

Сроки по достижению первого максимума накопления гиперозида в листьях растений из низкогорных ценопопуляций сдвинуты на 2 недели раньше, чем в таковых из высокогорных и лесной (иркутского).

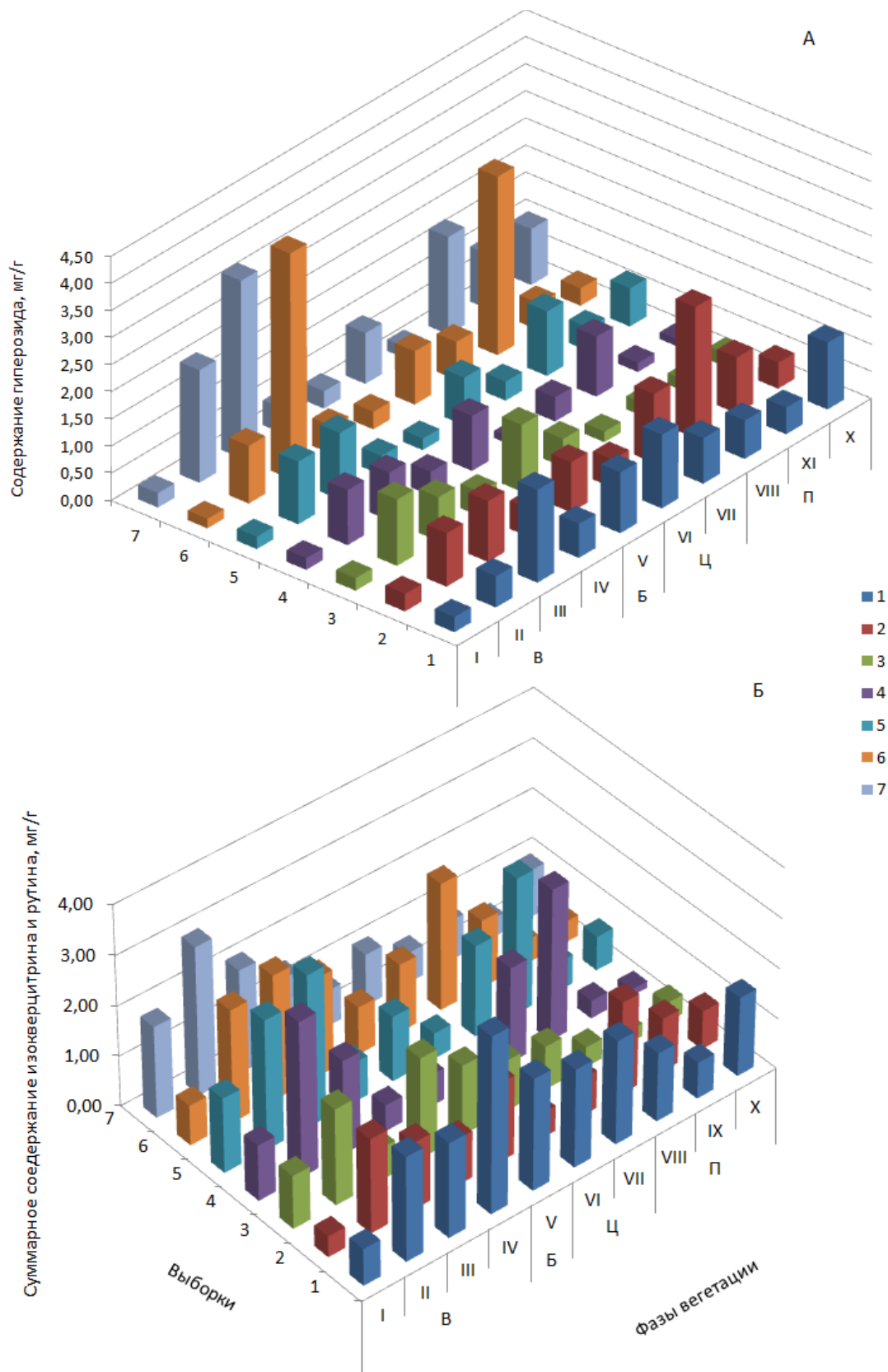


Рис. 4.26. Динамика накопления гиперозида (А) и изоверцитрина с рутином (Б) в листьях *P. fruticosa* разного эколого-географического происхождения в культуре. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семинская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5- лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Так, максимум гиперозида в листьях низкогорных образцов приходится на период начала обособления листьев (стадия II), а у высокогорных и лесного (иркутского) – на период полного обособления листьев (стадия III). Второй пик в листьях растений из низкогорных популяций установлен в фазе бутонизации, у высокогорных и лесного (иркутского) образцов на 2 недели позже в фазе начала цветения. Второй пик накопления гиперозида приходится на фазу окончания цветения – начала плодоношения, за исключением *P. fruticosa* из лесного ценоза, для которых он сдвинут к фазе цветения.

Сезонные изменения суммарного содержания изокверцитрина и рутина в листьях *P. fruticosa* менее выражены, чем гиперозида. Их содержание доминировало также в молодых энергично растущих листьях в фазе вегетации. Отмечено повышение содержания изокверцитрина и рутина в период массового и окончания цветения (рис. 4.26, Б). Прослеживаются сдвиги в сроках достижения максимумов в накоплении изокверцитрина и рутина растениями разной экологической природы в процессе вегетации аналогично таковым в накоплении гиперозида.

В целом, в листьях растений из высокогорных популяций в фазе начала вегетации содержание изокверцитрина и рутина (в сумме) выше, чем в таковых из остальных исследуемых выборок. Первый максимум в накоплении изокверцитрина и рутина в листьях остепненно-луговой, лугово-степной (курайской) и лесной (иркутской) выборок сдвинут на 2-4 недели позже к периоду полного обособления и окончания вегетации, чем у остальных образцов. Второй максимум содержания изокверцитрина и рутина в листьях остепненно-луговой выборки, напротив, отмечен на 2 недели раньше в фазе окончания цветения.

При рассмотрении динамики накопления кверцитрина в листьях *P. fruticosa* отчетливо заметны два максимума: первый – в фазе окончания вегетации, как в случае с практически всеми образцами, за исключением субальпийского лугового и лугово-степного (усть-канского), у которых он сдвинут к бутонизации, второй – в фазе массового цветения (рис. 4.27).

В большей мере кверцитрин накапливается в листьях *P. fruticosa* из низкогорных популяций – луговой (теректинской) (8.24 мг/г) и лугово-степной (усть-канской) (7.15 мг/г). Минимальное количество кверцитрина обнаружено в листьях растений из высокогорных ценопопуляций (остепненно-луговая и субальпийская луговая), лесной (иркутской) и луговой (теректинской).

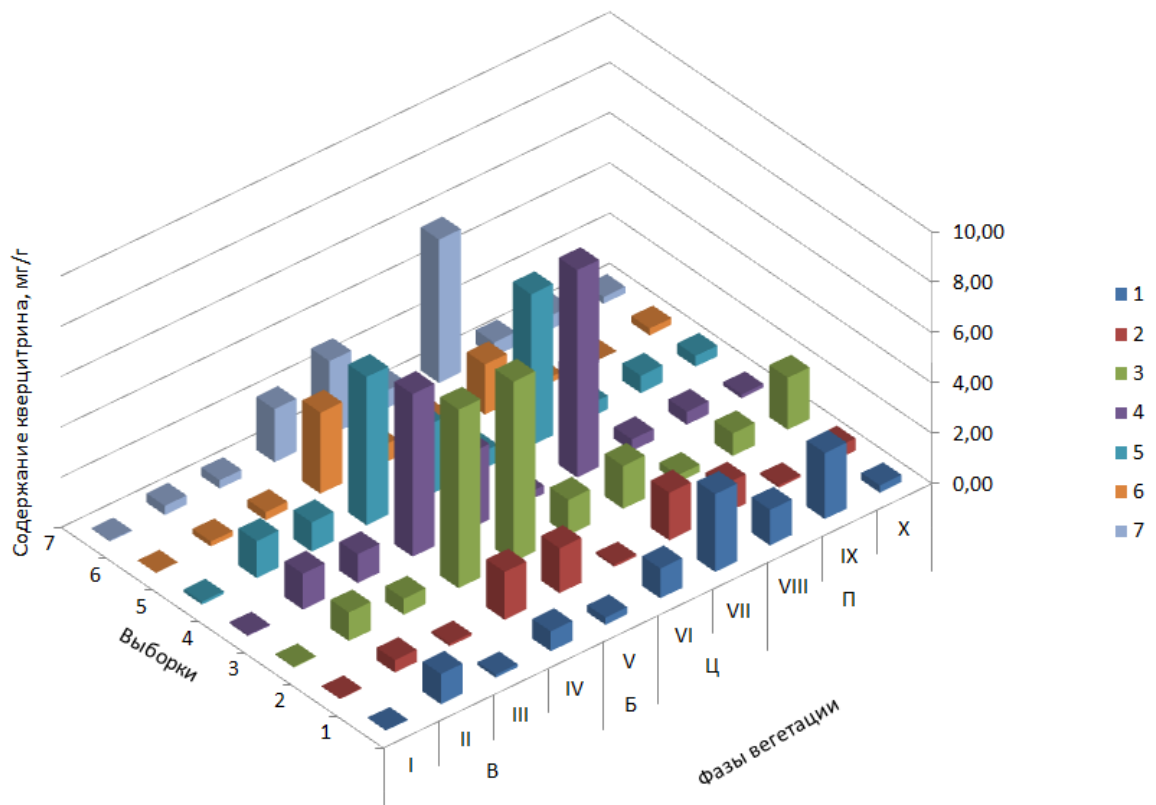


Рис. 4.27. Динамика накопления кверцитрина в листьях *Pentaphylloides fruticosa* разного эколого-географического происхождения в культуре. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семинская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5 – лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Астрагалин накапливался в листьях *P. fruticosa* из высокогорных и луговой (теректинской) ценопопуляций в фазе бутонизации (рис. 4.28, А)). У растений из лесного и лугово-степного (усть-канского) ценоза – в фазе окончания цветения – начала плодоношения. В наименьшем количестве на протяжении всего периода вегетации астрагалин синтезировался в листьях заболоченно-лугового (семинского) образца.

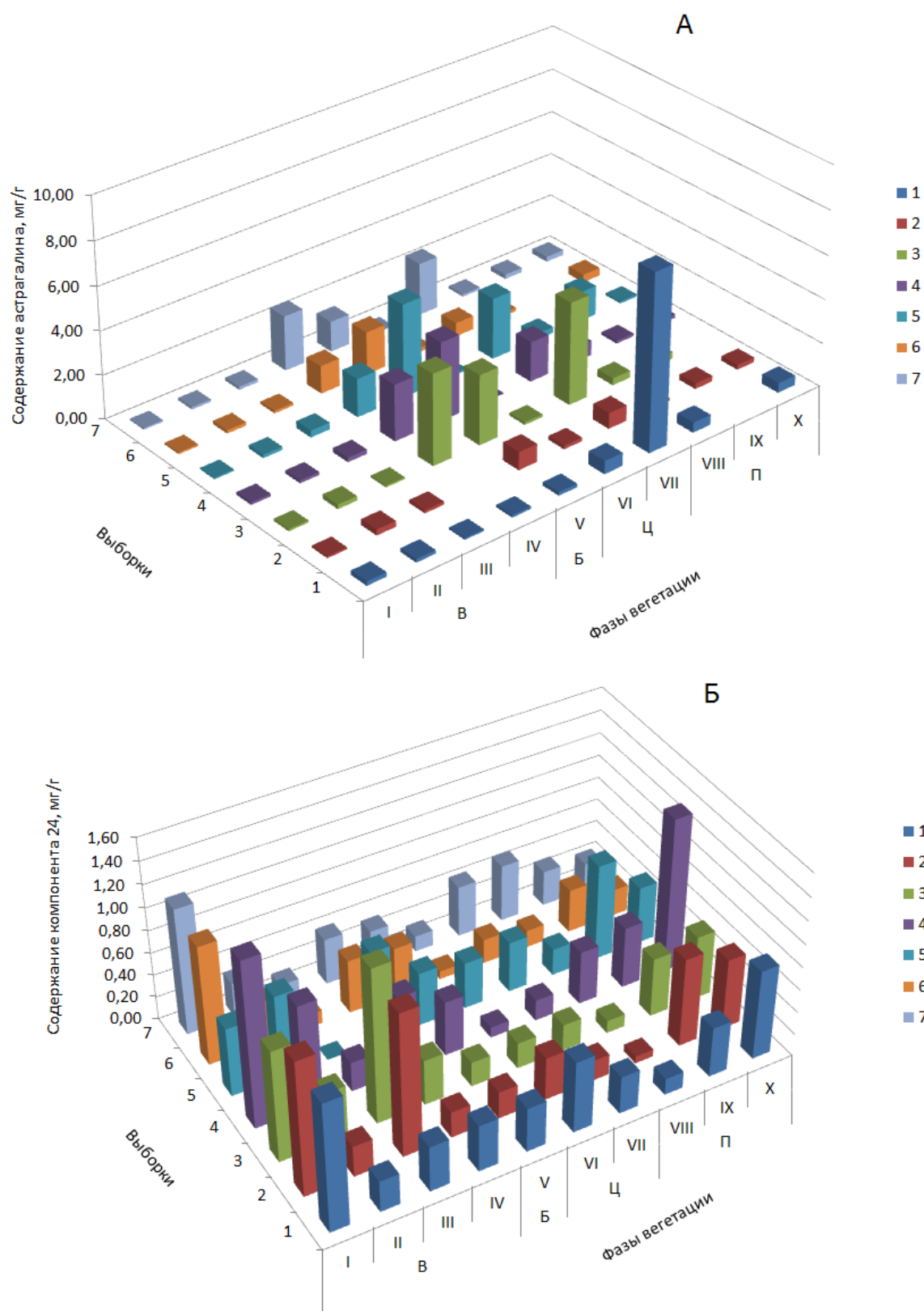


Рис. 4.28. Динамика накопления астрагалина (А) и компонента 24 (Б) в листьях *Pentaphylloides fruticosa* разного эколого-географического происхождения в культуре. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семиринская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5 – лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Компонент 24 отличается от предыдущих компонентов преобладанием в почках в период их набухания (рис. 4.28, Б). В наибольшей мере компонент 24 накапливался в листьях низкогорных растений. В динамике их накопления установлено 2 максимума: первый – весной в период набухания почек и молодых листьях; второй – осенью в период подготовки растения к покою.

Анализ накопления остальных исследуемых компонентов не выявил значительных отличий в их количестве в изучаемые периоды и в связи с происхождением растений.

Сезонные изменения гликозидов флавоноидов в репродуктивных органах *P. fruticosa* менее заметны, чем в листьях (рис. 4.29). Из полученных данных следует, что качественный состав основного фенольного комплекса репродуктивных органов *P. fruticosa* остается постоянным. Варьирование качественного состава происходит, в основном, за счет минорных компонентов.

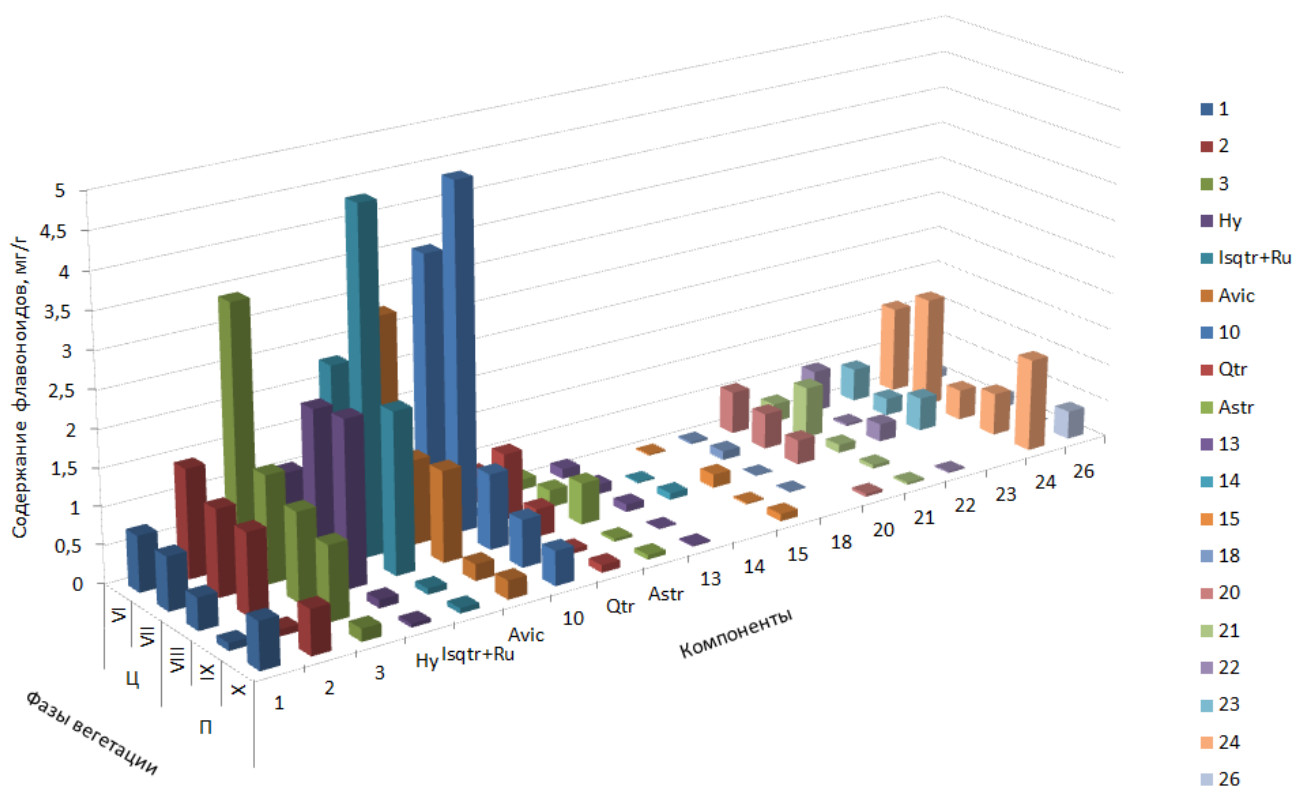


Рис. 4.29. Динамика накопления гликозидов флавоноидов в репродуктивных органах *Pentaphylloides fruticosa* в течение вегетационного сезона 2005 г. По оси X – фазы вегетации; по оси Z – флавоноиды: Hy- гиперозид, Isqtr+Ru – суммарное содержание изокверцитрина и рутина, Avic- авикулярин, Qtr – кверцитрин, Astr – астрагалин; к. 1-3, 10, 13, 14, 24, 26 – компоненты флавоноидной природы; по оси Y – содержание флавоноидов, мг/г от абс.сух.массы. Фазы вегетации: Ц - цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Заметны отличия в изучаемые периоды по содержанию гликозидов: в цветках содержание компонентов максимально, в плодах – минимально, за исключением, компонента 26, который в наибольшем количестве синтезировался в период плодоношения. Как и в листьях, по мере прохождения фаз вегетации отмечены изменения в относительном содержании гликозидов. Так, в цветках в начале цветения доминировали авикулярин и компоненты 2, 10; в период массового цветения – изокверцитрин и рутин, компонент 10 и гиперозид; в плодах – компоненты 24 и 26.

При рассмотрении динамики накопления гликозидов флавоноидов в цветках и плодах наблюдались отличия по содержанию этих соединений в связи с экологической природой вида, хотя и менее выраженные по сравнению с листьями.

В цветках лесного (иркутского) образца при относительно большем содержании изокверцитрина и рутина амплитуда их сезонных изменений шире, чем у таковых остальных исследованных выборок. Максимальные и минимальные значения в цветках лесного иркутского образца составляли 9.36 и 0.8 мг/г, лугово-степного курайского – 3.54 и 1.53 мг/г. Обращает на себя внимание неодинаковый характер зависимости количества гликозидов в различные периоды вегетации от экологической природы вида. Например, цветки *P. fruticosa* с ксерофитными чертами (лесная иркутская, остепненно-луговая и субальпийская луговая) накапливали больше изокверцитрина и рутина, при этом максимум их накопления сдвинут на 2 – 4 недели раньше по сравнению с типичным мезофитом из заболоченно-луговой (семинской) популяции. В плодах синтез изокверцитрина и рутина минимален.

Гиперозид преимущественно синтезировался в цветках в фазе массового цветения и окончания цветения – начала плодоношения. По наибольшему содержанию в цветках в период массового цветения выделены растения остепненно-луговой, заболоченно-луговой (семинской), лесной (иркутской) и субальпийской луговой выборок, в цветках в период окончания цветения – таковые из луговой (теректинской), лугово-степной (усть-канской и курайской).

Содержание авикулярина максимально в цветках растений из всех исследованных выборок в начале цветения, за исключением степного (иркутского) образца, у которого максимум сдвинут к массовому цветению (Рис. 4.35). Затем концентрация этого компонента в цветках большинства образцов резко снижалась, повышаясь в конце цветения у растений из лугово-степной (усть-канской и курайской), луговой (теректинской) выборок, либо снижаясь в образцах заболоченно-луговой (семинской), субальпийской луговой и лесной (иркутской) популяций.

Кривые накопления компонента 10 в репродуктивных органах *P. fruticosa* имели в основном тождественный характер с таковыми авикулярина. Максимум содержания компонента 10 отмечен в цветках лугово-степной (усть-канской и курайской), луговой (теректинской) и субальпийских луговой образцов в фазе начала цветения (VI). В фазе массового цветения (VII) наибольшее количество наблюдалось в цветках растений из остепненно-луговой, заболоченно-луговой (семинской) и лесной (иркутской) выборок.

Максимум накопления кверцитрина отмечен в цветках в фазе массового цветения, за исключением теректинских образцов, у которых пик сдвинут на более ранний период начала цветения, и лугово-степных (курайских) растений, у которых пик, напротив, сдвинут на более поздний период – конец цветения. Наибольшее содержание кверцитрина наблюдалось в цветках субальпийских луговых (1.7 мг/г) и лугово-степных (усть-канских) (1.6 мг/г) растений.

При общем взгляде на динамику накопления астрагалина видно, что преимущественно он синтезируется в репродуктивных органах растений *P. fruticosa* луговых, лугово-степных и лесных и ценозов.

Наименьшее накопление астрагалина в репродуктивных органах свойственно высокогорным образцам. Максимум накопления астрагалина в цветках растений низкогорных и лугово-степной выборок сдвинут на 2 недели позже к периоду окончания цветения – началу плодоношения, чем в таковых субальпийской луговой и остепненно-луговой популяций.

Сезонные изменения в накоплении остальных изученных компонентов в репродуктивных органах менее выражены.

В стеблях при меньшем содержании гликозидов, чем в листьях и цветках, сезонные колебания в их накоплении выражены незначительно. Размах между максимальным и минимальным накоплением составил 0.03-0.35 мг/г. В целом, отмечено два максимума накопления гликозидов в стеблях: первый – в начале лета в период начала роста побега; второй – в конце лета к периоду окончания цветения - плодоношения. Изокверцитрин и рутин (в сумме), компонент 10 и астрагалин выделены как лидирующие компоненты в стеблях *P. fruticosa*.

В листьях *P. fruticosa* обнаружено достаточно высокое содержание эллаговых соединений – свободной эллаговой кислоты и ее гликозида (до 7.14 и 15.51 мг/г соответственно), несколько меньше – в цветках (до 6.94 и 6.70 мг/г) и минимально в стеблях (0.98 и 1.63 мг/г) (рис. 4.30). При общем взгляде на динамику накопления эллаговой кислоты и ее гликозида у *P. fruticosa* видно, что амплитуда сезонных колебаний в накоплении гликозида эллаговой кислоты выше по сравнению с изменением эллаговой кислоты, причем эти колебания, как правило, более выражены в листьях, чем в репродуктивных органах.

Установлены два максимума накопления эллаговой кислоты и ее гликозида в листьях: первый – весной в молодых листьях в период их обособления, второй – в зрелых листьях в период окончания цветения и начала образования плодов. Гликозиды эллаговой кислоты преобладают в молодых листьях и стеблях в начале вегетации.

Обращает на себя внимание неодинаковый характер зависимости содержания эллаговой кислоты от эколого-географического происхождения растений в различные фазы вегетации (рис. 4.31). В целом, в листьях *P. fruticosa* отмечены три максимума содержания эллаговой кислоты в процессе вегетации: первый – весной в период набухания почек или начала обособления листьев; второй – летом в период бутонизации – начала цветения; третий – в период плодоношения.

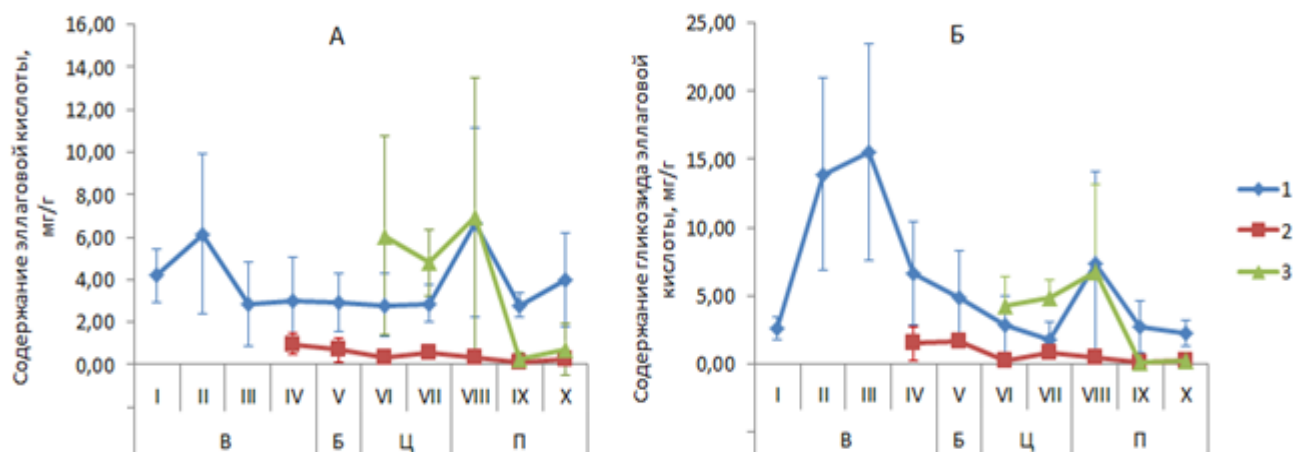


Рис. 4.30. Динамика накопления эллаговой кислоты (А) и гликозида эллаговой кислоты (Б) в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa*. 1 – листья, 2 – стебли, 3 – репродуктивные органы.

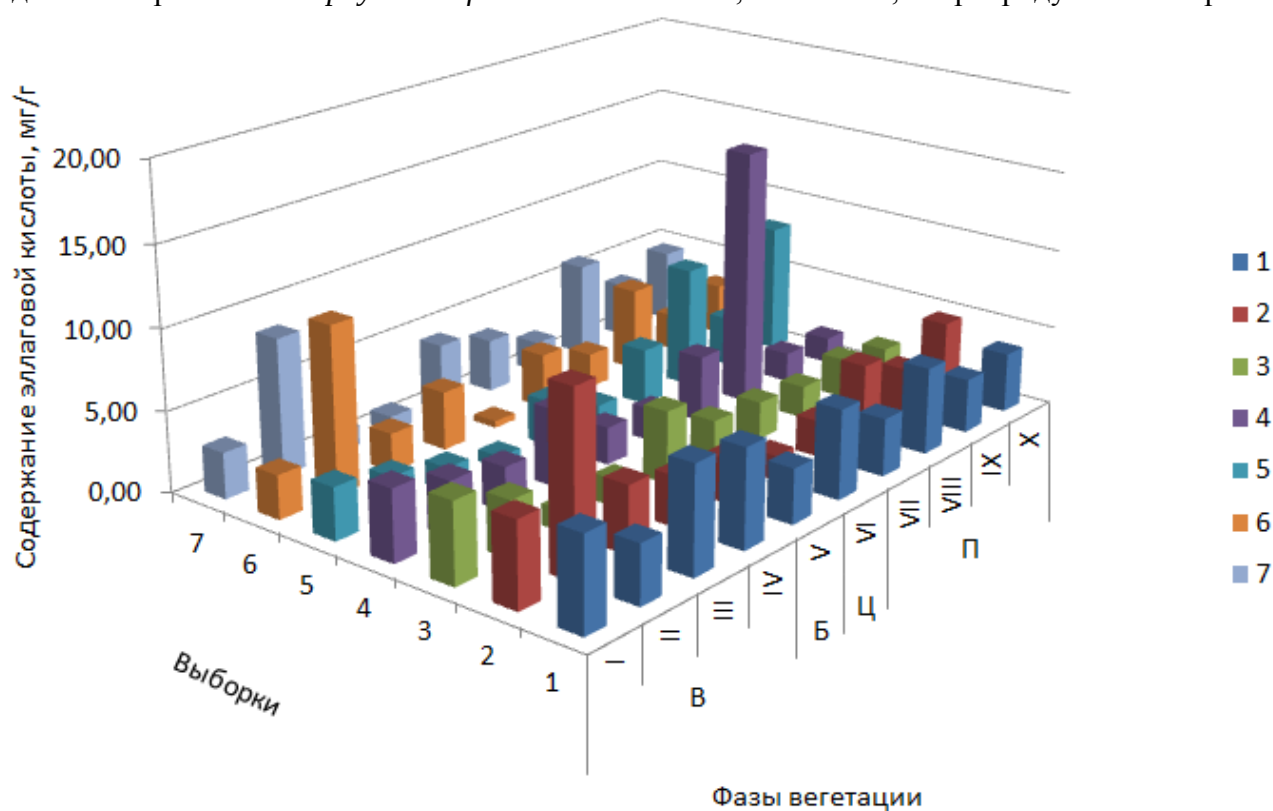


Рис. 4.31. Динамика накопления эллаговой кислоты в листьях *P. fruticosa* разного эколого-географического происхождения в культуре. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семинская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5 – лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

Наибольший размах (максимальное и минимальное содержание 16.08 и 1.62 мг/г) в накоплении эллаговой кислоты выявлен в листьях луговой (теректинской) популяции, наименьший (6.66 и 3.36 мг/г) – в таковых лесной (иркутской). Отмечено, что содержание эллаговой кислоты в молодых листьях растений

остепненно-луговой, субальпийской луговой и заболоченно-луговой (семинской) в период обособления резко возросло (в 4-2 раза), по сравнению с остальными исследованными образцами. По максимальному содержанию эллаговой кислоты (16.1 мг/г) выделен луговой (теректинский) образец, по минимальному (0.4 мг/г) – остепненно-луговой.

Более выражены сезонные изменения в накоплении гликозида эллаговой кислоты. При относительно большем содержании гликозида эллаговой кислоты в листьях субальпийского и остепненно-луговой выборки амплитуда их сезонных изменений шире, чем у остальных изученных образцов. Так, максимальное и минимальное количества гликозида эллаговой кислоты составляли у субальпийского образца 28.0 и 0.8 мг/г соответственно, у остепненно-лугового – 22.6 и 0.9 мг/г, а у лугово-степного - 8.8 и 1.02 мг/г (рис. 4.32). В целом, гликозид эллаговой кислоты накапливался преимущественно в молодых листьях в период обособления. Второй пик отмечен в зрелых листьях остепненно-луговой, луговой теректинской и субальпийской луговой выборки в период начала плодоношения. У остальных образцов второй пик менее выражен.

У репродуктивных органов низкогорных образцов содержание эллаговой кислоты снизилось к фазе массового цветения (VII), после чего наблюдался подъем к периоду окончания цветения (VIII) и затем резкий спад к концу вегетации. У высокогорных и иркутских растений, напротив, пик накопления эллаговой кислоты обнаружен в фазе массового цветения (VII), после чего следовал спад к фазе окончания цветения (VIII), т.е. на 2 недели раньше по сравнению с низкогорными особями.

Изменения в динамике накопления гликозида эллаговой кислоты в репродуктивных органах исследуемых образцов аналогичны динамике накопления эллаговой кислоты, за исключением лугово-степного (усть-канского) образца, в цветках которого максимум наблюдался в фазе массового цветения, т.е. на 2 недели раньше, и лугово-степного (курайского), у которого максимум сдвинут к фазе окончания цветения начала плодоношения. При этом содержание

эллаговой кислоты и ее гликозида в низкогорных образцах выше, чем в высокогорных и иркутских.

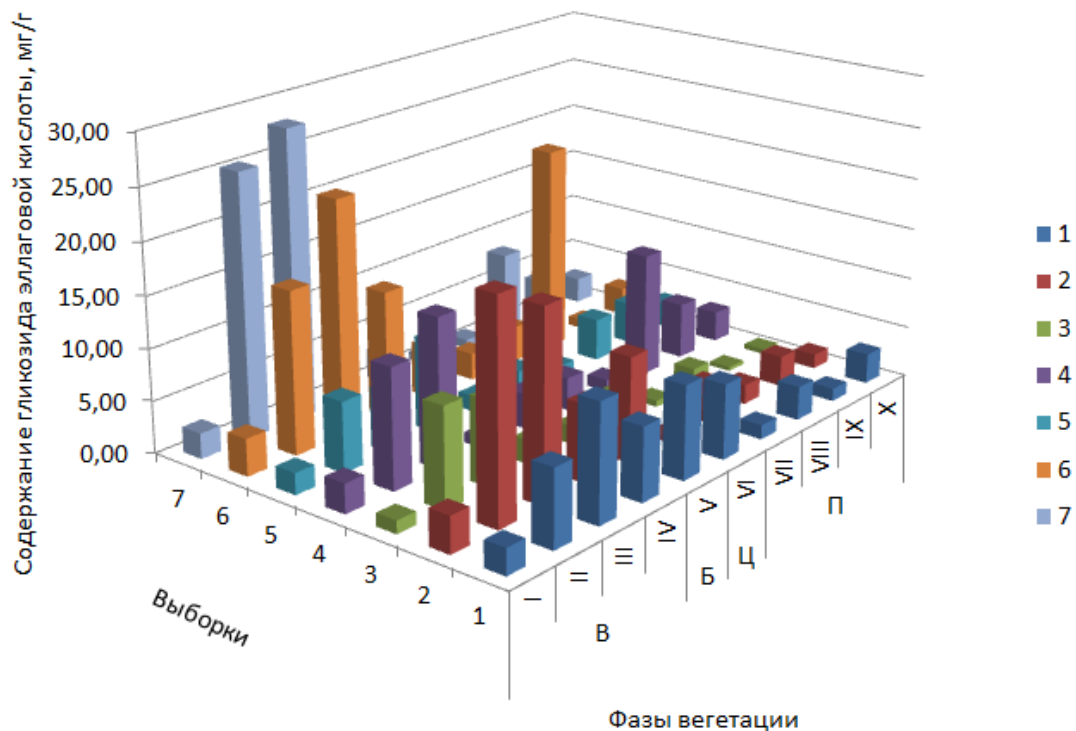


Рис. 4.32. Динамика накопления гликозида эллаговой кислоты в листьях *P. fruticosa* разного эколого-географического происхождения в культуре. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семинская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5 – лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая. Фазы вегетации: В – вегетация, Б – бутонизация, Ц – цветение, П – плодоношение. Даты сбора образцов: I (24 апреля), II (15 мая), III (29 мая), IV (14 июня), V (29 июня), VI (17 июля), VII (31 июля), VIII (14 августа), IX (4 сентября), X (2 октября).

В стеблях *P. fruticosa* из разных популяций изменения в накоплении эллаговой кислоты и ее гликозида менее выражены, чем в листьях и репродуктивных органах, но зависимость от фазы вегетации, экологической природы вида проявилась достаточно заметно. Так, накопление эллаговой кислоты и гликозида эллаговой кислоты в стеблях заболоченно-луговых (семинской), луговой (теректинской) и лесной (иркутской) выборок преимущественно происходило в начале вегетации, у остальных исследуемых образцов дополнительно отмечено в конце вегетационного сезона.

Полученные результаты выявили различия в характере накопления фенольных соединений (в сумме, по группам и индивидуальным компонентам) у *P. fruticosa* в условиях интродукции в зависимости от фазы вегетации, органа растения и эколого-географического происхождения. В процессе вегетации

установлены 2-3 максимума накопления отдельных компонентов в зависимости от их структуры. Как правило, максимумы накопления фенольных соединений растениями низкогорных популяций проходили на 2 недели раньше в начале вегетационного периода и на 2 недели позже в период генеративного развития, чем у высокогорных и иркутской выборок. Скорее всего, это связано с сохранением ритмов развития *P. fruticosa* в культуре, что находит подтверждение в исследованиях В.М. Триль с соавторами (2008): растения *P. fruticosa* низкогорных и высокогорных популяций в культуре сохраняют феноритмы развития. Растения высокогорных экотипов, исторически сформировавшись в суровом климате гор Южной Сибири, имели более короткий вегетационный период. У растений низкогорных экотипов цветение наступало позже, довольно растянуто почти до самых заморозков и плоды, соответственно, образовывались позже.

Различия между растениями разной экологической природы оценивались с помощью кластерного анализа. В качестве меры сходства использовано Евклидово расстояние. Проанализировав весь массив данных по количеству индивидуальных фенольных компонентов в период наибольшего различия между растениями разных экотипов по биохимическим признакам – фазе бутонизации, на дендрограмме сходства выделено 2 основных кластера (рис. 4.33).

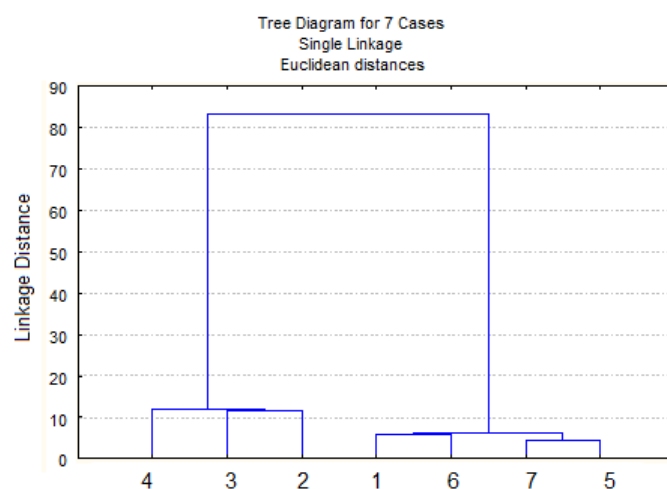


Рис. 4.33. Дендрограмма сходства *Pentaphylloides fruticosa* разного происхождения по содержанию фенольных соединений в листьях. 1 –лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семирская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 - луговая (теректинская); 5- лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая.

В первый кластер вошли растения низкогорных популяций – луговой (теректинской), заболоченно-луговой (семинской) и лугово-степной (устьканской). Эти растения интродуцированы из мест естественного обитания, климатические условия которых более близки к условиям интродукции. Вторым кластер составляют лесная (иркутская), остепненно-луговая, субальпийская луговая и лугово-степная (курайская) выборки. Именно эти растения интродуцированы из мест обитания, климатические условия которых резко отличаются от остальных. Растения *P. fruticosa* из Юго-Восточного Алтая исторически сформировались в суровом климате гор Южной Сибири. Растения лесной (иркутской) популяции, сформировавшиеся в суровом климате Восточной Сибири, сходным с климатом гор Южной Сибири, отреагировали подобно растениям высокогорных популяций.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что растения *P. fruticosa* различной экологической природы в культуре сохраняют отличия по содержанию ФС.

Метаболизм ФС и их накопление зависит не только от экологических особенностей видов, но и факторов внешней среды. В течение вегетационного сезона учитывались средняя декадная инсоляция ясного неба на горизонтальной поверхности ($S'_{\text{ср.}}$, кВт/м²/день), средняя декадная температура воздуха ($T_{\text{ср.}}$, °С), средняя декадная относительная влажность ($U_{\text{ср.}}$, %), сумма осадков ($R_{\text{ср.}}$, мм) и показатели конкретного дня сбора образцов: среднесуточная температура (T , °С), среднесуточная влажность (U , %) и среднесуточная инсоляция ясного неба на горизонтальной поверхности (S' , кВт/м²/день) (приложение 12). Связь между содержанием ФС в листьях *P. fruticosa* и воздействием климатических факторов оценивалась методом корреляционного анализа Спирмена (табл. 4.14).

Анализ полученных корреляционных пар показал, что биохимические показатели листьев – сумма флавонолов и гликозиды кверцетина довольно тесно связаны с теплообеспеченностью и увлажненностью ($0.4 \leq R \leq 0.5$) и, в меньшей степени, со среднедекадной инсоляцией ($R < -0.3$). Содержание кверцетина коррелировало с увлажненностью и среднедекадной инсоляцией ($R \geq 0.4$), менее

тесно с теплообеспеченностью. Суммарное содержание фенольных соединений достаточно тесно связано со среднесуточной инсоляцией ($R \leq 0.4$).

Таблица 4.14.

Значения коэффициента корреляции Спирмена (R) между содержанием фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa* интродукционной популяции и некоторыми климатическими показателями в течение вегетационного периода 2005 г.

Фенольные соединения	Показатели на день сбора			Средние декадные показатели			
	T, °C	U, %	S', кВт/м ² /день	T _{ср.} , °C	U _{ср.} , %	S' _{ср.} , кВт/м ² /день	R _{ср.} , мм
Суммарное содержание ФС	0.16	-0.10	0.39	0.18	-0.18	0.05	0.04
Сумма флавонолов	0.46	0.42	-0.01	0.50	0.49	-0.28	0.33
Гликозиды:							
кверцетина	0.44	0.41	0.02	0.47	0.44	-0.26	0.30
кемпферола	0.20	-0.01	0.15	0.13	-0.03	0.30	0.23
Кверцетин	0.22	0.28	-0.17	0.29	0.45	-0.43	0.06

Выделенные жирным шрифтом г значимы при $p < 0.05$.

Таким образом, накопление фенольных соединений *P. fruticosa* связано с климатическими показателями в течение вегетационного периода.

Выделение климатических показателей – солнечной инсоляции и влажности в качестве фактора, определяющего накопление фенольных соединений, хорошо согласуется с литературными данными. По мнению N. Chaves et al. (1997) основным индуктором, повышающим секрецию флавоноидов у *Cistus ladanifer* в течение лета, является УФ-облучение, синергически дополненное засухой. S. Sprayd et al. (2002) показали, что эффект затенения отрицательно влияет на накопление флавонолов и особенно кверцетина, а температура не оказывает практически никакого эффекта (Chaves et al., 1997; Downey et al., 2004). Это означает, что УФ-специфическая индукция синтеза флавоноидов может играть важную роль при повышении УФ-радиации (Израэль и др., 1997; Downey et al., 2004; Cortell, Kennedy, 2006)

Важнейшим критерием для введения в культуру лекарственного или пищевого растения является содержание биологически активных веществ, в связи с чем важно выделить среди изученных растений различных экотипов наиболее

перспективные, что достаточно затруднительно, поскольку каждой стадии развития растения соответствовала определенная выборка растений с повышенным накоплением той или иной группы веществ – фенольных соединений в сумме, по группам и отдельным компонентам. Кроме того, изменчивость по содержанию суммы флавонолов и общей суммы фенольных соединений между растениями разных выборок оценивалась как средняя ($C_V = 13-19\%$). Поскольку в фазе генеративного развития куст достигает наибольшей массы и продуктивности, то сравнительный анализ по выделению перспективных образцов проведен в генеративную фазу – по вычисленному среднему значению в фазах начала цветения, массового цветения и окончания цветения.

На основании полученных данных по накоплению суммарного содержания ФС наиболее перспективными в лесостепной зоне Западной Сибири являются растения луговой (теректинской), остепненно-луговой и лесной (иркутской); по накоплению флавонолов – луговой (теректинской), лугово-степной (усть-канской) и остепненно-луговой выборок (рис. 4.34).

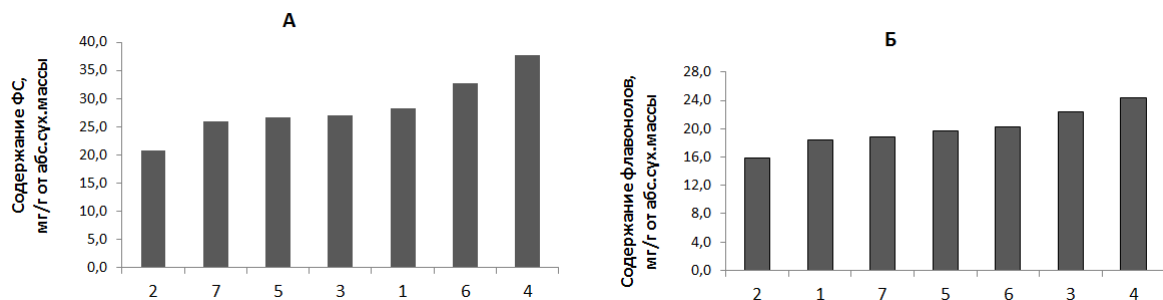


Рис. 4.34. Суммарное содержание ФС (А) и суммы флавонолов (Б) в листьях *P. fruticosa* разных популяций в фазе цветения. 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семиреченская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 – луговая (теректинская); 5 – лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая.

Таким образом, рассмотренные сезонные изменения в распределении и количестве фенольных соединений у *P. fruticosa* указывают на чрезвычайную лабильность фенольного состава в надземных органах, в особенности в листьях и репродуктивных органах. Обращает на себя внимание и своеобразие сезонных изменений фенольных соединений, связь этих изменений с эколого-географическими условиями естественного произрастания вида, периодом развития, климатическими факторами окружающей среды – температурой,

влажностью, солнечным излучением. Широкая амплитуда variability отдельных компонентов, характер их распределения, смена доминирующих компонентов и сохранение при этом некоторой стабильности суммарного содержания фенольных соединений в процессе вегетации свидетельствуют о сбалансированности процессов обмена конкретной экологической обстановки и о том, что фенольный состав, по-видимому, является одной из сторон приспособительной изменчивости вида.

4.4. Суточные колебания в накоплении фенольных соединений

Изучение суточного ритма накопления ФС имеет большое значение как для выяснения метаболической роли этих соединений, так и для установления оптимальных сроков сбора лекарственного сырья.

Имеющиеся литературные данные по изучению накопления фенольных соединений в растениях свидетельствуют, что флавоноидный состав растений подвержен значительным суточным изменениям (Джемухадзе и др., 1968; Минаева, 1978; Дурмишидзе и др., 1981; Esdorn, Nöll, 1955; Urban, 1959). Авторы этих работ связывают накопление флавоноидных веществ с ходом ассимиляционных процессов в растении и с характером и интенсивностью освещения.

Т. Вардья и Л. Сарапуу (1967), изучая суточную динамику флоридзина и флавонолов в побегах яблони, выявили, что в начале вегетации суточные изменения флавонолов незначительны, в период интенсивного роста побегов минимум флавонолов отмечается днем, максимум – ночью. В.Г. Минаевой (1978) установлено максимальное накопление флавонолов у володушки золотистой и володушки многожилчатой в середине дня (12-15 часов). Также ею выявлена зависимость суточных колебаний флавоноидов володушки золотистой от разных погодных условий: в пасмурный день наблюдается бóльший размах суточных колебаний в листьях, чем в ясный. Максимальное накопление гликозидов в листьях гречихи наблюдалось в 6 часов утра, агликонов – в 21 час, минимальное –

в 15 и 12 часов соответственно, при этом амплитуда колебаний для общей суммы флавоноидов составляла 180% (Киселев и др., 1985).

М.Н. Запрометовым и С.В. Колонковой (1965) показано, что в молодых побегах чайного куста максимум накопления катехинов наблюдался в 15-18 часов, а минимум – в 9 часов утра, амплитуда колебаний составила 140%. При изучении суточных колебаний содержания флавоноидов в листьях лавровишни лекарственной содержание лейкоантоцианидинов, катехинов и флавонолов увеличивалось с рассвета (6 часов утра) до полудня (12 часов), а затем плавно снижалось (Дурмишидзе и др., 1981). Максимальное накопление фенольных соединений простой структуры в побегах багульника болотного происходило в утренние часы, минимальное – в вечерние и ночные, а фенольных соединений сложной химической структуры больше всего содержалось в послеобеденные и вечерние часы, меньше всего в утренние часы (Коротаева, 2006).

Представляло интерес изучение содержания фенольных соединений (в сумме, по группам и отдельным соединениям) в течение суток в растениях *P. fruticosa*. Образцы отбирали каждые 3 часа с 00.00 по 24.00 9 августа 2008 г. в малооблачную погоду без осадков со среднесуточной температурой воздуха 21.8° С и среднесуточной относительной влажностью 61 %. Облачность наблюдалась с 15-00 час. до конца суток и составляла от 4 до 8 баллов. Климатические данные 9 августа 2008 г. приведены на рис. 4.35.

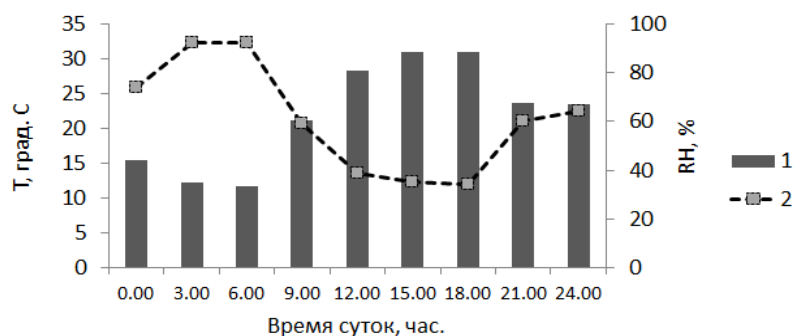


Рис. 4.35. Климатические данные 9 августа 2008 г. в г. Новосибирске. 1 – температура воздуха, °С (T), 2 – относительная влажность, % (RH).

Сравнительный анализ хроматограмм экстрактов листьев, цветков и побегов показал идентичность фенольного состава (рис. 4.36). Также установлено, что качественный состав надземных органов в течение суток не изменялся.

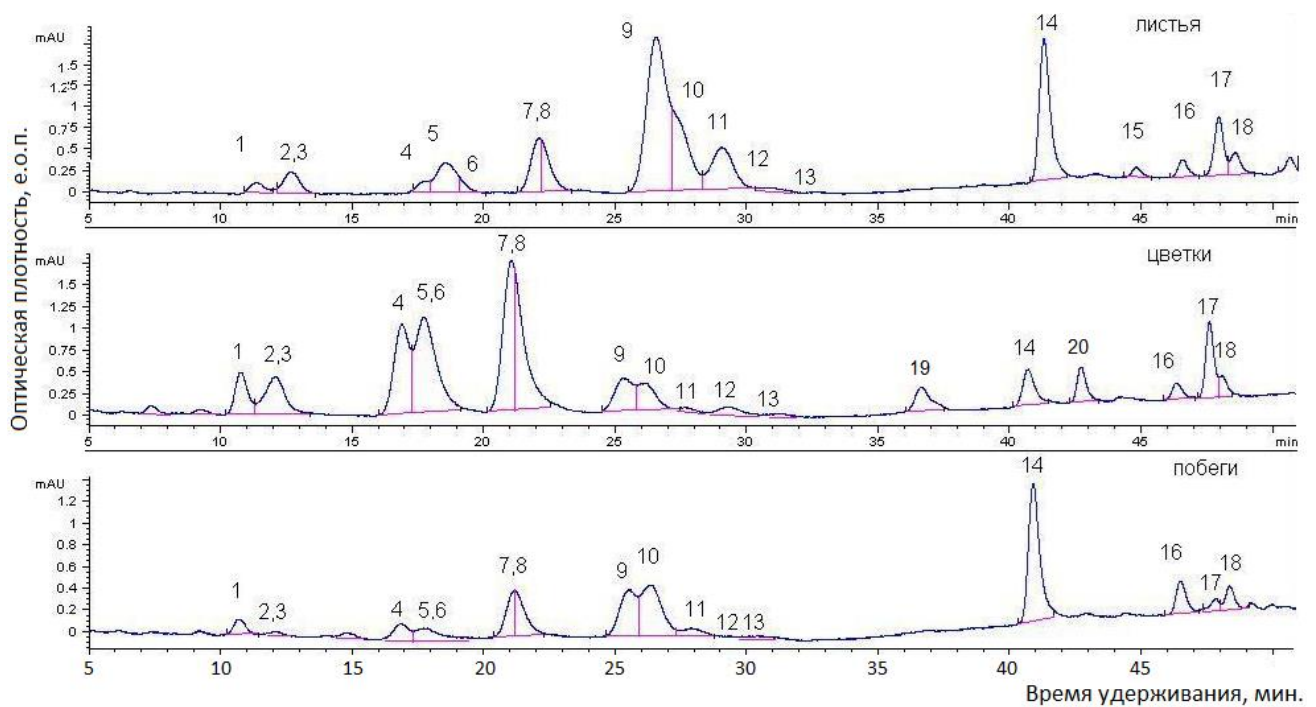


Рис. 4.36. Хроматограмма водно-этанольных экстрактов надземных органов *Pentaphylloides fruticosa* в 9-00 утра.

4 – гиперозид ($t_R=17.25$ мин.), 5, 6 – изокверцитрин+рутин ($t_R=18.50$ мин.), 7 – эллаговая кислота ($t_R=20.93$ мин.), 8 – гликозид эллаговой кислоты ($t_R=22.13$ мин.), 9 – авикулярин ($t_R=26.74$ мин.), 11 – кверцитрин ($t_R=29.40$ мин.), 12 – астрагалин ($t_R=31.42$ мин.), 14 – кверцетин ($t_R=41.85$ мин.), 18 – кемпферол ($t_R=49.60$ мин.), 1–3, 10, 13, 16, 17, 19, 20 – флавоноидные компоненты.

В листьях отмечалось снижение суммарного содержания ФС с 0 до 12 часов при небольшом повышении в 9 часов, затем содержание ФС увеличивалось и достигало максимума в 21 час, после чего следовал спад (рис. 4.37, приложение 13).

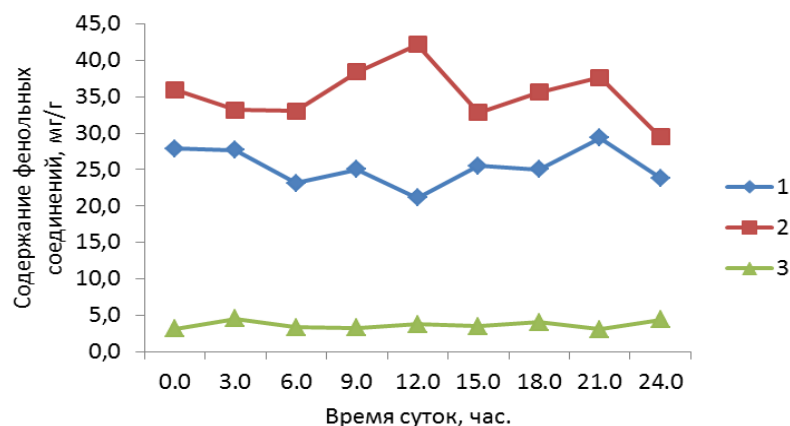


Рис. 4.37. Суточная динамика суммарного содержания фенольных соединений в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa*. 1 – листья, 2 – цветки, 3 – стебли.

В цветках динамика накопления ФС в периоды с 0 до 9 часов и с 15 до 24 часов, в основном, аналогична таковой в листьях. Однако в интервале с 9 до 15 часов кривые накопления для цветков имели прямо противоположный характер по сравнению с листьями: максимальное содержание ФС в цветках наблюдалось в 12 часов при минимальном значении в листьях в это же время.

В стеблях суммарное содержание ФС изменялось следующим образом: отмечено 3 максимума в 3, 18 и 24 часа и 2 минимума – в 6 и 21 час.

В целом, колебания в содержании фенольных соединений *P. fruticosa* выражены незначительно. Уровень вариабельности содержания фенольных соединений в течение суток оценивается как низкий для листьев и цветков ($C_V = 10-11\%$) и средний для стеблей ($C_V = 15\%$).

Максимум свободных агликонов (кверцетина и кемпферола) в листьях отмечен в 6 утра (3.1 мг/г и 0.4 мг/г соответственно), минимум – в 12 часов (1.0 и 0.3 мг/г). Затем следует небольшое повышение в 15 часов с последующим спадом в 18 часов и небольшим подъемом до конца суток (Рис. 4.38).

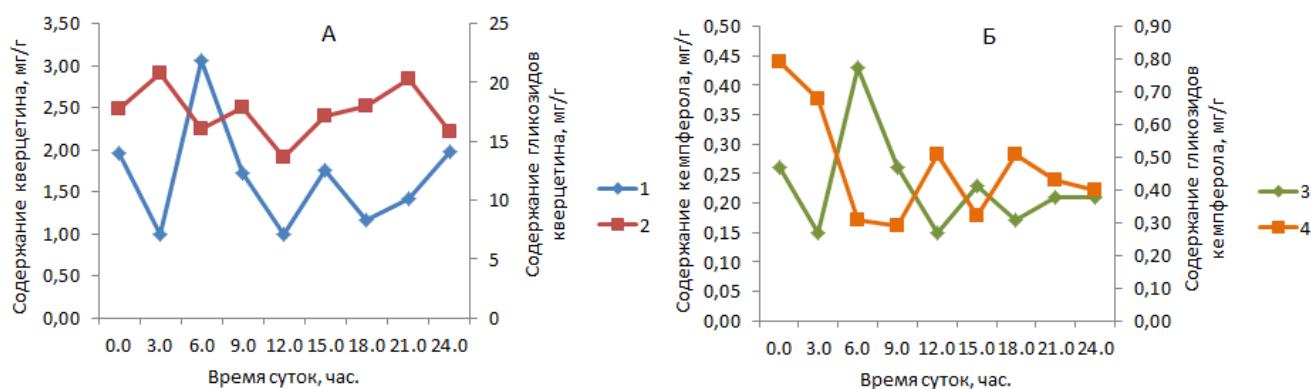


Рис. 4.38. Суточная динамика накопления агликонов и их гликозидов в листьях *Pentaphylloides fruticosa*. А – кверцетин (1) и гликозиды кверцетина (2); Б – кемпферол (3), гликозиды кемпферола (4).

Установлен факт несовпадения динамики накопления агликонов и их гликозидов. Максимум гликозидов кверцетина (20.8 мг/г) отмечен в 3 часа ночи на фоне минимума свободного кверцетина (1.0 мг/г). Затем в 6 часов утра наблюдался подъем в накоплении кверцетина до максимального значения (3.1 мг/г) при этом содержание его гликозидов снижается. Затем концентрация гликозидов кверцетина несколько возрастает, после чего следует спад до

минимального значения в 12 часов дня (13.6 мг/г), как и в содержании кверцетина до 1.0 мг/г. К концу суток содержание свободного кверцетина и его гликозидов возрастает. В накоплении кемпферола и его гликозидов отмечается сходная тенденция. Кривая накопления гликозидов кемпферола имеет противоположный характер с таковой для свободного кемпферола: минимум установлен с 6 до 9 утра при максимуме кемпферола в 6 часов. Затем в накоплении кемпферола следовал спад к 12 часам на фоне подъема его гликозидов.

При общем взгляде на суточную динамику гликозилированных и негликозилированных форм в листьях *P. fruticosa* отчетливо просматривается 3 стадии накопления. В интервале с 3.00 до 9.00 наблюдалось снижение содержания флавонолгликозидов на фоне значительного повышения свободных агликонов. Это указывает на то, что образование флавоноидов тесно связано с фотосинтезом, как известно, синтез флавоноидов в темноте резко замедляется. В условиях полной этиоляции подавляется синтез флавонолгликозидов в хлоропластах (Сарапуу, Кефели, 1968). Снабжение начального пункта синтеза флавоноидов происходит за счет первичных продуктов фотосинтеза – сахаров. По мере истощения легкодоступных сахаров и ассимиляционного крахмала, в обмен вовлекаются более трудно мобилизуемые фенольные соединения (Запрометов, 1974). В данном случае ими могут являться флавонолгликозиды, при расщеплении которых образуются агликоны и сахара. В этом случае фенольные соединения способны выступать в роли специфического запасного энергетического материала (Запрометов, 1974).

В интервале с 12 до 15 часов установлено повышение уровня агликонов и их гликозидов в листьях растений. Полученные результаты поддерживают точку зрения об экофизиологической роли флавоноидов в экссудате для защиты растений от вредного воздействия УФ-облучения, поскольку известно, что основным индуктором повышения секреции флавоноидов является УФ-облучение, синергически дополненное высокими температурами на фоне пониженной влажности (Chaves et al., 1997).

В третьем периоде отмечено снижение свободных агликонов и гликозидов кверцетина в интервале 15-18 часов, затем возрастание гликозидированных флавонолов к 21 часу и падение к концу суток на фоне плавного повышения агликонов к 24 часам.

В цветках максимальное накопление кверцетина (0.7 мг/г) наблюдалось в 3 часа, после чего следовал резкий спад до минимума (0.1 мг/г) в 6 утра, затем концентрация кверцетина вновь возрастала к 9 часам утра до 0.6 мг/г, снижаясь к 12 часам и незначительно повышаясь к концу суток (Рис. 4.39). В отличие от накопления кверцетина максимумы содержания его гликозидов отмечены в 12 часов, а минимумы – в 6 и 21 час. Кривые накопления кемпферола и его гликозидов в цветках имели сходный вид с таковыми у листьев. В цветках также отмечен факт несовпадения динамики накопления кемпферола и его гликозидов. Так, если содержание кемпферола в цветках возрастало в 9 и 24 часов, то в это же время накопление его гликозидов снижалось.

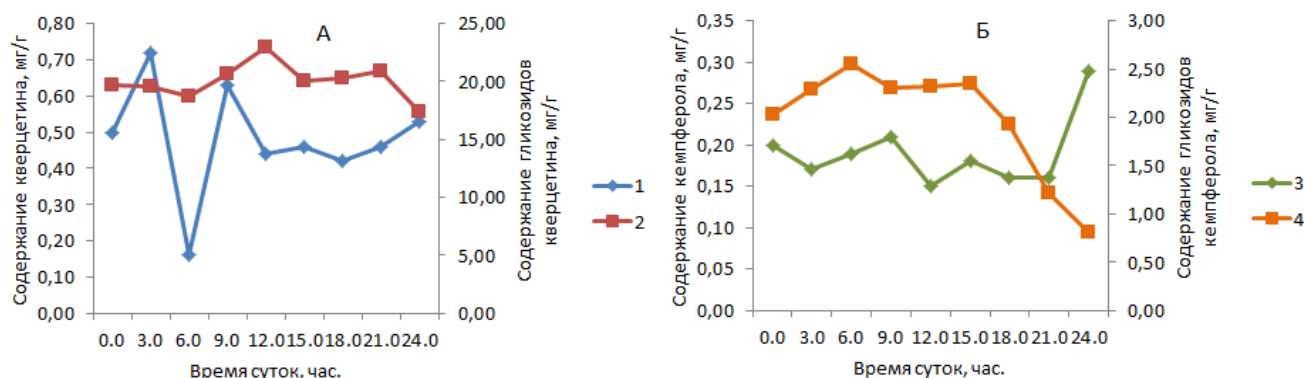


Рис. 4.39. Суточная динамика накопления агликонов и их гликозидов в цветках *Pentaphylloides fruticosa*. А – кверцетин (1) и гликозиды кверцетина (2); Б – кемпферол (3), гликозиды кемпферола (4).

Обращает на себя внимание сдвиг во времени в накоплении кверцетина и его гликозидов в цветках: в начале суток резкое снижение кверцетина на фоне повышения его гликозидов отмечено на 3 часа позже, чем в листьях и стеблях. Динамика накопления агликонов и их гликозидов в стеблях имеет сходный характер с таковой в листьях.

Уровень вариабельности содержания кверцетина, кемпферола и их гликозидов во всех исследованных органах *P. fruticosa* в течение суток

оценивается как высокий ($C_V=24-40\%$) и очень высокий ($C_V >40\%$), за исключением, гликозидов кверцетина в цветках, изменчивость которых квалифицируется как средняя ($C_V=14\%$).

При общем взгляде на суточную динамику накопления отдельных компонентов фенольной природы в листьях отмечено, что в ранние утренние часы (6 час.) наблюдалось снижение содержания компонентов 3, 10, кемпферола, суммы изокверцитрина и рутина, авикулярина, кверцитрина, гиперозида, астрагалина, эллаговой кислоты и ее гликозида (рис. 4.40).

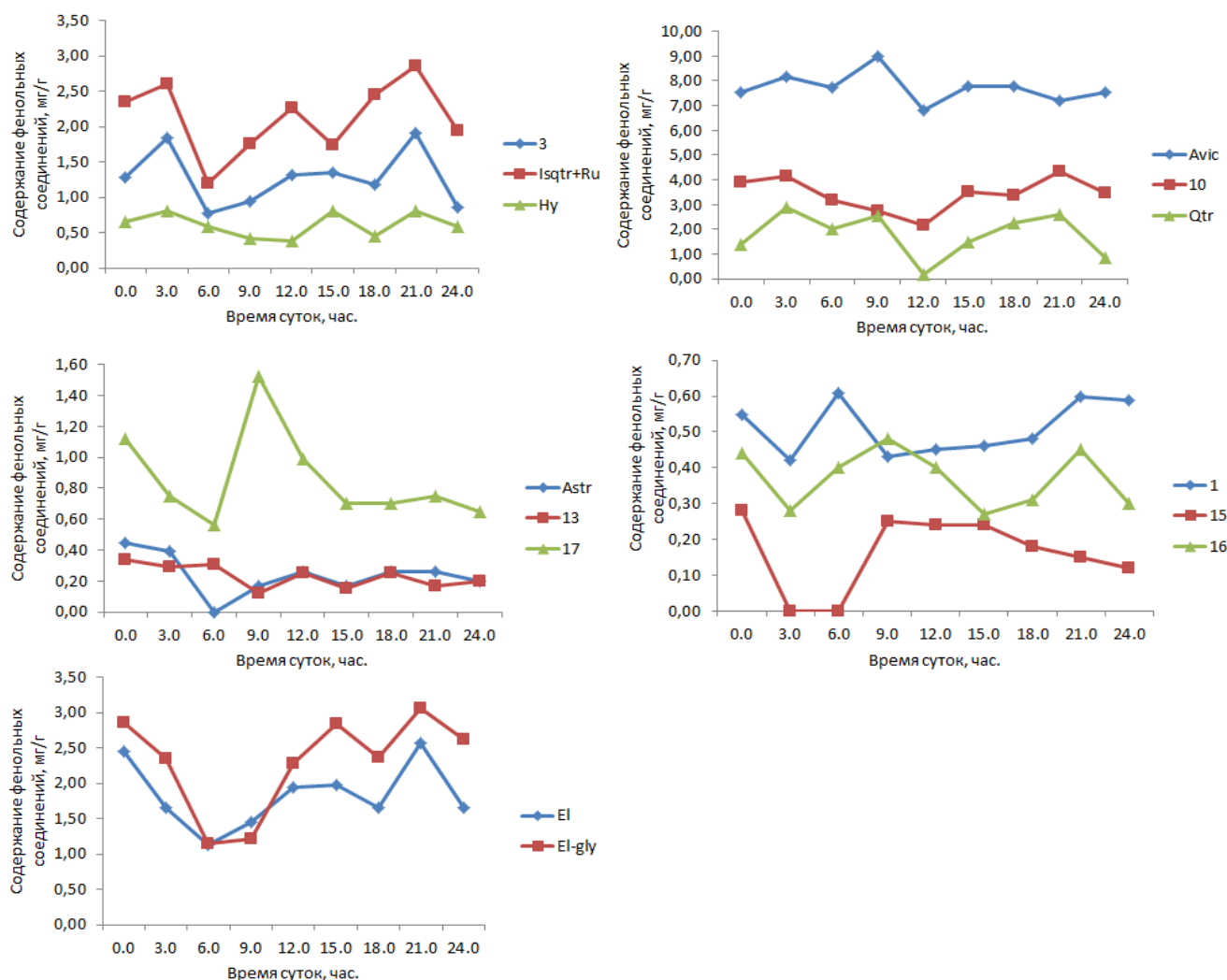


Рис. 4.40. Суточная динамика фенольных компонентов в листьях *Pentaphylloides fruticosa*. Isqtr+Ru – сумма изокверцитрина и рутина, Hy – гиперозид, Qtr-кверцитрин, Avic – авикулярин, Qtr-кверцитрин, Astr – астрагалин, El – эллаговая кислота, El-gly – гликозид эллаговой кислоты; 1, 3, 10, 13, 16, 17 - компоненты флавоноидной природы.

Затем в зависимости от структуры компонента содержание либо постепенно возрастало к 9 - 12 утра, как в случае с авикулярином, кверцитрином,

астрагалином, компонентом 3, кемпферолом, изокверцитрином и рутином, либо уменьшалось, достигая минимума к 12 часам, как для гиперозида и компонента 10. Во второй половине дня наблюдался подъем в накоплении компонентов к 18-21 часу и спад к концу суток, за исключением авикулярина, содержание которого изменялось незначительно с 15 до 24 часов. Максимум изокверцитрина и рутина, гиперозида, компонента 3, эллаговой кислоты и ее гликозида приходится на 21 час, авикулярина, астрагалина – на 9 часов утра, компонента 10 – на 15 часов.

Содержание компонентов 1, 13 и 16 в листьях снизилось к 3 часам в отличие от остальных соединений, после чего у первых двух следовал подъем к 6 часам утра, у компонента 17 – к 9 часам. Затем концентрация компонента 1 и 13 постепенно возрастала к концу суток, незначительно повышаясь у компонента 13 в 12 и 18 часов. Максимумы компонента 16 наблюдались в 9 и 21 час, минимум – в 15 часов.

В цветках *P. fruticosa* колебания в накоплении отдельных компонентов менее заметны, чем в листьях (рис. 4.41).

В отличие от листьев для большинства компонентов характерно снижение концентрации отдельных компонентов в начале суток к 3 часам, при этом колебания наиболее заметны у компонентов 1, 13, эллаговой кислоты, авикулярина, кверцитрина, астрагалина и незначительны у изокверцитрина и рутина в сумме, гликозида эллаговой кислоты, компонентов 10, 19 и 16. Далее в течение суток кривые накопления отдельных компонентов отличались. Так, эллаговой кислоте, изокверцитрину и рутину в сумме, компоненту 19 свойственны максимумы накопления к 12 часам и резкий спад в 15 часов. Напротив, астрагалин и компонент 10 максимально накапливались в 15 часов. Содержание авикулярина и компонента 13 повышалось в 0, 6, 15 и 21 час, а кверцитрина – в 0 и 9 часов. Иная тенденция отмечена в накоплении компонента 3 и гиперозида. В отличие от остальных компонентов динамика накопления компонента 3 в цветках аналогична таковой в листьях: максимумы наблюдались в 3, 12 и 21 час, минимумы – в 6 и 15 час. Гиперозид в цветках в наибольших количествах накапливался в 3, 9 и 21 час, в наименьших в 6, 15 и 24 час.

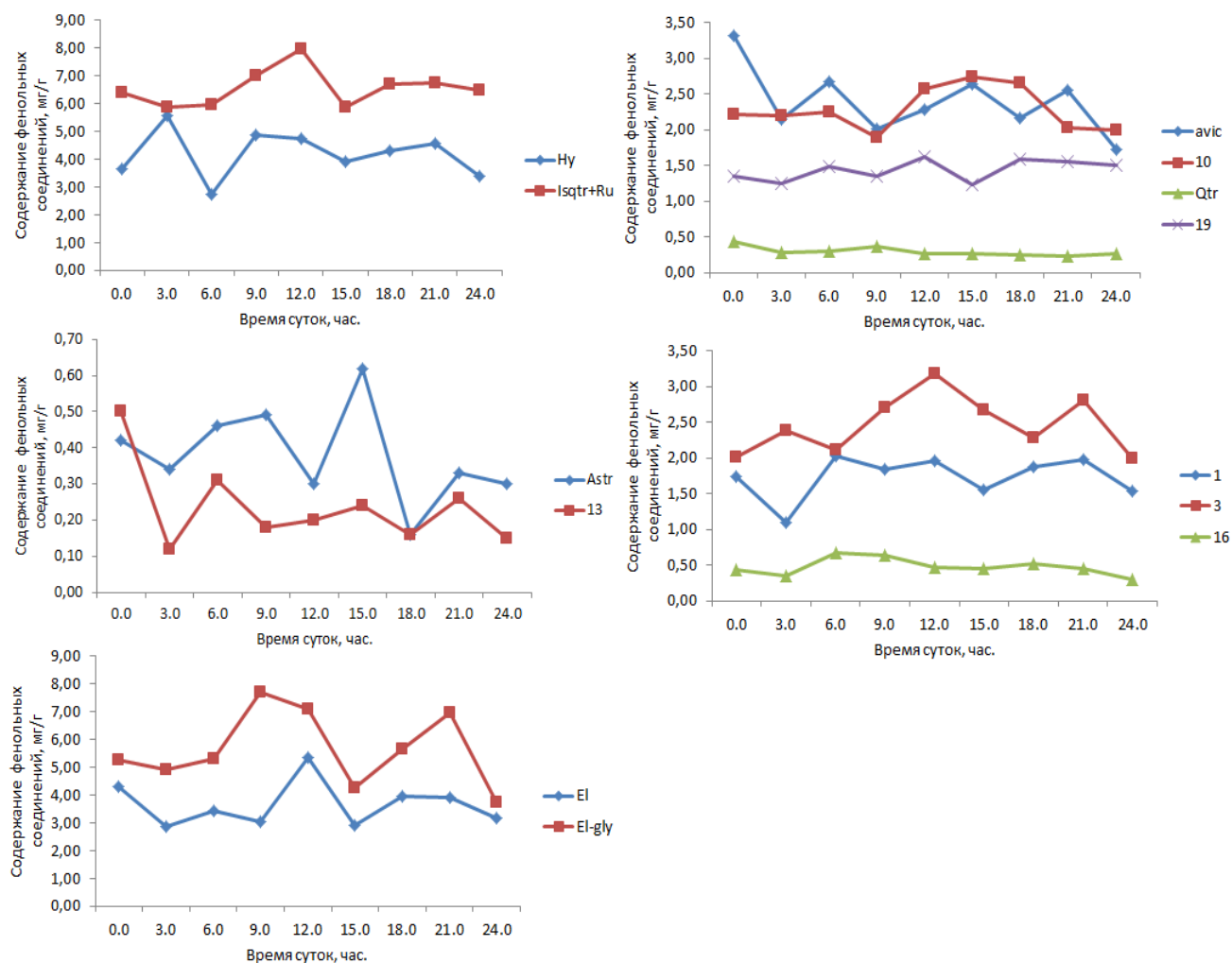


Рис. 4.41. Суточная динамика фенольных компонентов в цветках *Pentaphylloides fruticosa* Ну – гиперозид, Isqtr+Ru – изокверцитрина + рутина, Avic – авикулярин; Qtr – кверцитрин, Astr – астрагалин, El – эллаговая кислота, El-gly – гликозид эллаговой кислоты. 1, 3, 10, 13, 19 и 16 – компоненты флавоноидной природы.

В стеблях *P. fruticosa* более заметны колебания в накоплении компонентов 3, 10, 13, изокверцитрина и рутина в сумме, эллаговой кислоты и ее гликозида, уровень изменчивости которых в течение суток оценивается как очень высокий ($C_V > 40\%$).

В целом, накопление компонентов в стеблях зачастую подобно таковому в листьях. Так, содержание большинства компонентов повышалось к 3 часам, за исключением компонента 13, авикулярина и эллаговой кислоты.

Минимум авикулярина отмечен в 6 часов утра, затем следует подъем в 9 утра и снова снижение с незначительным возрастанием в 18 часов. В динамике накопления гиперозида наблюдалось повышение к 6 утра, после чего следовал

спад к 9 часам и подъем в 18 часов. Кривые накопления эллаговой кислоты и ее гликозида в стеблях носят противоположный характер.

Таким образом, колебания в накоплении фенольных соединений в течение суток, возможно, связано с выполнением ими различных функций в растении – запасного энергетического материала в темное время суток и защиты от вредного воздействия УФ-облучения в дневное время.

4.5. Изменчивость содержания фенольных соединений в онтогенезе

Перспективность использования *P. fruticosa* в качестве лекарственного и пищевого сырья делает актуальным исследование биохимических особенностей этого растения для целей интродукции. На этапе отбора исходного материала необходимо изучение особенностей накопления фенольных соединений особями разных возрастных состояний в естественных местах обитания. Кроме того, данные по накоплению фенольных соединений в онтогенезе *P. fruticosa* будут способствовать пониманию их биологической роли в жизни растения.

Развитие *P. fruticosa* в условиях высокогорья (на верхней границе леса) Горного Алтая исследовано В.Н. Годиным и Е.К. Комаревцевой (2015). Ими подтвержден ход морфогенеза *P. fruticosa*, установленный Л.М. Шафрановой (1964), и выделено девять возрастных состояний: проростки (*p*), ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое генеративное (*g₁*), средневозрастное генеративное (*g₂*), старое генеративное (*g₃*), субсенильное (*ss*) и сенильное (*s*) (рис. 4.42). Общая продолжительность большого жизненного цикла *P. fruticosa* по данным Л.М. Шафрановой (1964) составляет 100 и более лет.

Исследованы образцы растений *P. fruticosa*, собранных в Юго-Восточном Алтае (июль 1999 г.) различного возрастного состояния: проростки, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное, старое генеративное. Растения произрастали в Кош-Агачском районе на каменистом склоне водотока бассейна р. Курайка (левый приток), на опушке лиственничника (ЦП 53). Почвы плохо выражены, галечник. Описание дано в приложении 5. Для

определения содержания фенольных соединений в образцах брали среднюю пробу с 3 – 5 особей каждого онтогенетического состояния.

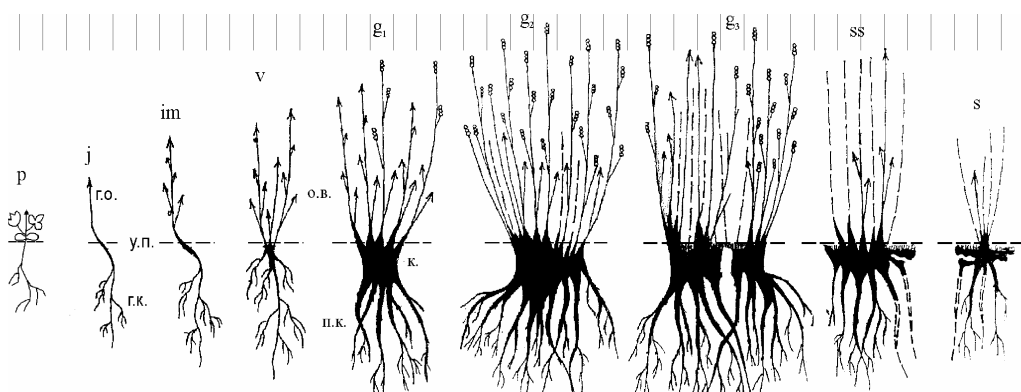


Рис. 4.42. Схема онтогенеза *Pentaphylloides fruticosa* (Комаревцева, 2005):

p - проростки, *j* - ювенильные растения, *im* - имматурные растения, *v* - виргинильные растения, *g₁* - молодые генеративные растения, *g₂* - взрослые генеративные растения, *g₃* - старые генеративные растения, *ss* - субсенильные растения, *s* - сенильные растения.

Исследование ФС показало, что в экстрактах листьев *P. fruticosa* разных онтогенетических состояний, соответствующих двум периодам развития — прегенеративному и генеративному, содержится не менее 15 соединений фенольной природы.

Установлены шесть флавонолгликозидов (гиперозид, изокверцитрин+рутин, авикулярин, кверцитрин и астрагалин), два агликона (кверцетин и кемпферол), эллаговая кислота и ее гликозид. Содержание изокверцитрина и рутина рассчитано суммарно.

Результаты определения содержания фенольных соединений (в сумме, по группам и отдельным компонентам) в листьях *P. fruticosa* разного онтогенетического состояния показали, что при одинаковом качественном составе есть существенные различия в количественном содержании (табл. 4.15).

Максимальное содержание фенольных соединений наблюдается в листьях виргинильных растений (38.9 мг/г), затем с началом цветения содержание этих веществ уменьшается до 21.1 мг/г в *g₂* состоянии, после чего отмечается небольшое повышение их в листьях *g₃* особей (26.1 мг/г). Минимальная концентрация фенольных соединений была отмечена в проростках *P. fruticosa* (8.6 мг/г). Снижение содержания фенольных соединений в генеративный период объясняется, по-видимому, приуроченностью наиболее активного биосинтеза

фенольных соединений к молодым тканям с интенсивным обменом веществ, что косвенным образом свидетельствует о важной роли фенольных соединений в жизнедеятельности растений (Запрометов, 1974).

Таблица 4.15.

Содержание фенольных соединений в листьях растений *Pentaphylloides fruticosa* разного
возрастного состояния (мг/г от сух. массы)

Соединение	Онтогенетическое состояние					
	<i>p</i>	<i>im</i>	<i>V</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>
Компонент 1	0.23	0.3	0.58	0.91	0.47	0.5
Компонент 2	0.61	1.35	1.6	0.5	0.24	0.81
Компонент 3	0.13	1.44	2.32	1.5	1.29	1
Гиперозид	0.46	2.25	2.03	0.53	0.87	2.58
Изокверцитрин+рутин	1.71	2.8	4.72	3.26	1.08	4.01
Эллаговая кислота	0.62	0.16	0.3	0.2	0.13	0.09
Гликозид эллаговой кислоты	2.65	8.17	11.13	3.61	3.00	4.51
Авикулярин	1.00	3.80	6.50	3.28	4.56	4.43
Компонент 10	0.66	2.54	4.34	2.18	3.04	2.95
Кверцитрин	0.18	0.82	0.97	0.66	0.31	0.99
Астрагалин	0.15	0.33	0.43	0.09	0.17	0
Кверцетин	0.11	3.45	3.65	4.65	5.25	3.93
Кемпферол	0.06	0.15	0.28	0.29	0.65	0.29
Суммарное содержание ФС	8.6	27.6	38.9	21.7	21.1	26.1
<i>В том числе:</i>						
Гликозиды кверцетина	4.9	15.3	23.1	12.8	11.7	17.3
Гликозиды кемпферола	0.8	3.3	1.5	0.3	0.1	0.7

Фенольные соединения *P. fruticosa* представлены в основном группой флавонолов, основной вклад в которую вносят гликозиды кверцетина. В проростках доля флавонолов составляет 70 % от суммарного содержания фенольных соединений, в образцах *im* растений она возрастает до 80%, затем в молодом генеративном состоянии она снижается до 73 %, далее увеличивается до 85 % у *g₂* и *g₃* особей.

В динамике накопления флавонолов у *P. fruticosa* наблюдается та же тенденция. В прегенеративный период отмечается резкое увеличение флавонолов

от стадии проростков (6.0 мг/г) до имматурного состояния, достигая максимума в виргинильном (28.5 мг/г), после чего следует спад в молодом генеративном состоянии (18.0 мг/г) с незначительным подъемом в g_3 -состоянии до 22.2 мг/г.

Анализ флавонолгликозидов в листьях *P. fruticosa* на протяжении онтогенеза показал количественное преобладание гликозидов кверцетина по сравнению с гликозидами кемпферола (рис. 4.43). В ходе онтогенеза суммарное содержание гликозидов кверцетина возрастает от проростков (5.0 мг/г) до виргинильного состояния (23.1 мг/г), затем у g_1 особей концентрация этих веществ снижается в 1.8 раза (12.8 мг/г), после чего наблюдается их увеличение в старом генеративном состоянии до 17.3 мг/г. В отличие от гликозидов кверцетина содержание гликозидов кемпферола у растений изменяется незначительно. Наибольшее количество гликозидов кемпферола установлено в имматурном состоянии (3.5 мг/г), наименьшее - в среднегенеративном (0.1 мг/г).

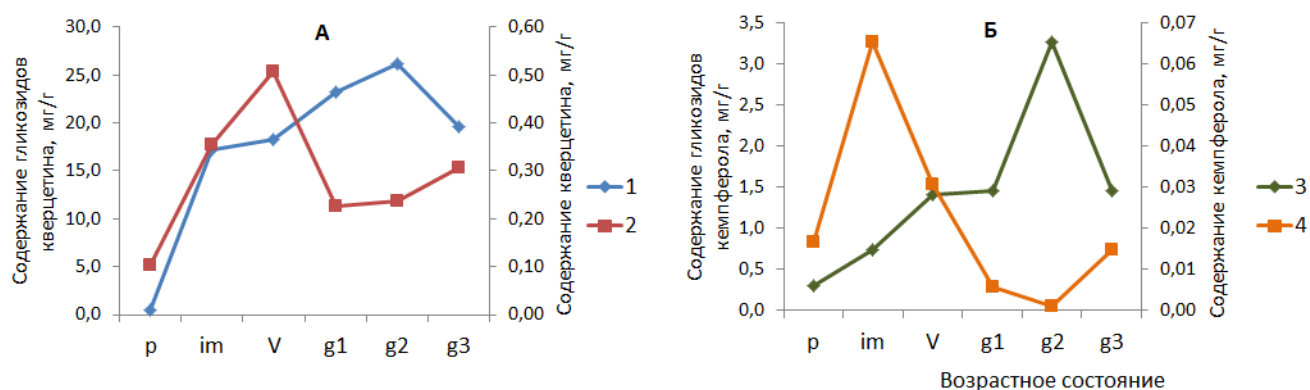


Рис. 4.43. Содержание флавонолгликозидов и свободных агликонов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* в онтогенезе. А – кверцетин (1) и гликозиды кверцетина (2); Б – кемпферол (3) и гликозиды кемпферола (4).

В проростках обнаружены агликоны – кверцетин и кемпферол, свойственные взрослым растениям, но в очень незначительных количествах (кверцетина и кемпферола по 0.1 мг/г). В листьях имматурных растений количество кверцетина резко возрастает до 3.45 мг/г, а кемпферола остается на прежнем уровне. С возрастом наблюдается повышение количества агликонов в большей степени за счет кверцетина. Максимальное накопление кверцетина и кемпферола отмечено в листьях средневозрастных особей (5.25 и 0.65 мг/г, соответственно). В старых генеративных растениях наблюдается небольшое

снижение содержания суммы агликонов (до 4.23 мг/г). Следует отметить несовпадение динамики накопления кверцетина и его гликозидов, а также кемпферола и его гликозидов, т.е. повышение уровня агликонов на фоне снижения гликозидов. Максимум гликозидов кверцетина отмечен в виргинильном состоянии (23.1 мг/г), гликозидов кемпферола в имматурном (1.5 мг/г), тогда как свободные агликоны в наибольшем содержании установлены у средневозрастных особей (кверцетин 5.25 и кемпферол 0.65 мг/г). Подобные случаи объясняются в литературе более высокой реакционной способностью агликонов по сравнению с гликозидами (Минаева, 1978).

Сравнительный анализ отдельных компонентов показал, что накопление авикулярина, гиперозида, изокверцитрина, кверцитрина и астрагалина преимущественно наблюдается в растениях *P. fruticosa* в прегенеративный период по сравнению с генеративным (табл. 4.15). При этом наибольшее содержание этих соединений обнаружено в прегенеративный период в листьях виргинильных особей, а гиперозида - в имматурных, после чего к началу генеративного периода следует спад в накоплении ФС. При переходе растений к старому генеративному состоянию наблюдается подъем в содержании гликозидов, за исключением астрагалина, у которого максимум приходится на среднегенеративное состояние. В накоплении гликозида эллаговой кислоты прослеживается та же тенденция: максимум установлен в листьях виргинильных растений (11.13 мг/г), минимум – в средневозрастных особях (3.00 мг/г), после чего ее содержание незначительно возрастает к старому генеративному состоянию до 4.51 мг/г. Эллаговая кислота, в отличие от остальных компонентов, в наибольшем количестве накапливается в проростках (0.62 мг/г), затем его концентрация снижается в листьях имматурных растений до 0.16 мг/г и возрастает в виргинильных до 0,30 мг/г, после чего следует падение до минимума в старых генеративных растениях (0.09 мг/г).

Таким образом, выявлено, что у растений *P. fruticosa* в ходе онтогенеза содержание ФС (в сумме, по группам и отдельным компонентам) подвержено возрастным колебаниям при неизменном качественном составе. Молодые растения (*im*, *v*, за исключением *p*) отличаются большим суммарным накоплением

ФС, в том числе гликозидов кверцетина, тогда как в листьях средневозрастных генеративных растений их содержание снижается, возрастая в старых генеративных растениях. Содержание свободных агликонов увеличивается в онтогенезе, достигая максимума у средневозрастных генеративных особей. Содержание производных кверцетина и кемпферола, а также эллаговой кислоты и ее гликозида выше в прегенеративном периоде, в основном в виргинильных растениях, по сравнению с генеративным периодом, за исключением гиперозида и компонента 1.

4.6. Сравнительный анализ состава и содержания фенольных соединений *Pentaphylloides fruticosa* в природе и культуре

Перенос растения из условий естественного обитания в условия культуры неизбежно связан с изменением привычной для него среды. Часто успех интродукции зависит от того, насколько условия культуры близки к условиям формирования данного вида (Соболевская, 1973). Располагая сведениями об особенностях накопления фенольных соединений у *P. fruticosa* в природной обстановке и в условиях культуры предприняли попытку провести сравнительный анализ состава и содержания фенольных соединений в надземных органах *P. fruticosa*, отобранных из природных популяций и выращенных в культуре, с целью обоснования возможностей расширения сырьевой базы в Республике Алтай и Новосибирской области.

Для исследования использованы образцы *P. fruticosa*, произрастающие в природной ценопопуляции в окрестностях с. Бичикту-Бом в Онгудайском районе Республики Алтай (исходный материал) и выращенные из этого исходного материала образцы двух- и шестилетних экземпляров (питомник АФ ЦСБС СО РАН, с. Камлак) и образцы шестилетних растений (ЦСБС в г. Новосибирск). Все образцы *P. fruticosa* отобраны одновременно в фазе массового цветения.

Разница в основных климатических показателях Центрального Алтая и Новосибирской области достаточно велика (табл. 1.1). Район естественного

произрастания *P. fruticosa* имеет высоту 900 м над ур.м., что в 1.4–5.3 раза выше по сравнению с интродукционными участками в с. Камлак (650 м) и в Новосибирске (169 м). В Центральном Алтае в отличие от Новосибирской области отмечается обилие солнечного сияния. В районе естественного произрастания среднемесячная инсоляция на горизонтальной поверхности за год по средним многолетним данным равна 3.65 кВт/м²/день, в районе алтайского интродукционного питомника 3.46 кВт/м²/день, в Новосибирской обл. — 3.18 кВт/м²/день (Метеостатистика. URL: <http://altai-meteo.ru/> Республика Алтай. Обращение 14.11.2010г.). Таким образом, район естественного произрастания отличается от районов интродукции более суровым климатом и обилием солнечного сияния, интродукционный участок АФ ЦСБС отличается от двух других по тепло- и влагообеспеченности.

Исследование фенольного состава методом ВЭЖХ показало идентичность водно-этанольных экстрактов надземных органов *P. fruticosa*, произрастающего в естественных местообитаниях и в условиях культуры (рис. 2.6). Установлены 6 флавонолгликозидов – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин и астрагалин, 2 агликона – кверцетин и кемпферол, а также эллаговая кислота, ее гликозид и 4 компонента флавоноидной структуры.

Суммарное содержание фенольных соединений в листьях дикорастущих растений и выращенных в питомнике АФ ЦСБС практически одинаково (29.7–32.6 мг/г). Отличия составили не более 7–10% , что не превышает уровня их индивидуальной изменчивости внутри каждой выборки (табл. 4.16). Однако в листьях растений, выращенных на участке ЦСБС СО РАН в Новосибирске, отмечалось снижение суммарного содержания фенольных соединений до 21.4 мг/г, что на 40–50% меньше по сравнению с дикорастущими особями и культивируемыми в алтайском интродукционном питомнике.

Анализ флавонолгликозидов показал преимущественное накопление гликозидов кверцетина по сравнению с гликозидами кемпферола во всех образцах вне зависимости от условий произрастания. Наибольшее содержание гликозидов кверцетина (26.4 мг/г) обнаружено в листьях двухлетних растений, выращенных

на участке в АФ ЦСБС (с. Камлак), гликозидов кемпферола — в природных образцах (2.7 мг/г). В листьях шестилетних растений накапливалось на 17 и 39% меньше гликозидов кверцетина и кемпферола соответственно по сравнению с двухлетними особями, что, по-видимому, объясняется возрастными отличиями, которые выражаются в значительном накоплении флавонолов у более молодых растений. Наиболее заметная разница наблюдалась в содержании агликонов у дикорастущих и интродуцированных растений. В листьях растений, собранных на участке ЦСБС (г. Новосибирск), содержание агликонов ниже в 8 раз по сравнению с природными образцами и в 4–4.5 раза по сравнению с культивируемыми на Алтае.

Таблица 4.16.

Содержание фенольных компонентов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из природной популяции (окр. с. Бичикту-Бом) и интродукционных популяций

Соединение	Природная популяция (окр. с. Бичикту-Бом)	Интродукционная популяция (АФ ЦСБС, с. Камлак)		Интродукционная популяция (ЦСБС, г. Новосибирск)
		2- летние	6- летние	6- летние
1	1.67	1.71	0.33	0.86
2	1.86	0.98	1.04	0.58
3	1.08	1.52	0.79	0.96
Гиперозид	1.52	2.75	1.88	1.12
Изокверцитрин	4.64	2.96	2.02	1.18
Рутин	9.56	2.11	1.09	
Эллаговая кислота	3.05	0.79	1.61	1.01
Гликозид эллаговой к-ты	2.74	1.11	2.44	0.20
Авикулярин	0.45	2.34	3.90	3.97
10	0.98	10.78	11.23	9.84
Кверцитрин	0.13	4.28	2.17	1.15
Астрагалин	0.11	0.20	0.94	0.27
Кверцетин	1.74	0.94	0.87	0.16
Кемпферол	0.14	0.14	0.13	0.08
Суммарное содержание ФС в том числе:	29.7	32.6	30.4	21.4
Гликозиды кверцетина	23.5	26.4	22.5	13.0
Гликозиды кемпферола	2.7	2.0	1.5	1.4

Анализ накопления индивидуальных компонентов показал, что в листьях растений из природы содержится максимальное количество рутина (9.56 мг/г),

изокверцитрина (4.64 мг/г), эллаговой кислоты (3.05 мг/г), ее гликозида (2.74 мг/г), компонента 2 (1.86 мг/г) и кверцетина (1.74 мг/г). При этом накопление авикулярина и компонента 10 в листьях дикорастущих особей минимально. В молодых двухлетних растениях содержание компонентов 1 и 3, гиперозида, изокверцитрина, рутина и кверцитрина в 1.3–5 раз выше по сравнению с шестилетними особями. Содержание гиперозида, изокверцитрина, рутина, гликозида эллаговой кислоты, кверцетина и кемпферола у новосибирских экземпляров меньше по сравнению с природными растениями и выращенными из семян на экспериментальном участке в Горном Алтае. По-видимому, это объясняется условиями культуры в Новосибирске, в которых не реализуются потенциальные возможности вида к более высокому накоплению ФС.

Из полученных результатов следует, что уровень содержания фенольных соединений в листьях *P. fruticosa*, произрастающих в природе и выращенных в культуре в Горном Алтае, выше на 40 - 50 % по сравнению с растениями, выращенными в Новосибирске, что хорошо согласуется с условиями произрастания растений – повышенным уровнем притока солнечной радиации на Алтае и высотой произрастания над уровнем моря. Как отмечает С.П. Хромов (1983), высота также является географическим фактором климата, поскольку атмосферное давление с повышением высоты падает, солнечная радиация и эффективное излучение возрастает, температура, как правило, убывает, влажность снижается, а ветер достаточно часто меняется по скорости и направлению.

Суммарное содержание ФС в цветках *P. fruticosa* из природной ценопопуляции на 60 % выше по сравнению с таковыми в листьях (табл. 4.17). В культуре цветки и листья накапливают практически одинаковое количество ФС – 31.0 и 30.4 мг/г соответственно. Содержание компонента 3, гиперозида, изокверцитрина, рутина и авикулярина превалировало в цветках по сравнению с листьями вне зависимости от условий произрастания. Напротив, компонент 10, кверцетин и кемпферол преобладал в листьях по сравнению с цветками. В стеблях *P. fruticosa* содержание фенольных соединений значительно ниже, чем в листьях и цветках. Тем не менее, прослеживается та же тенденция, что и для цветков.

Таблица 4.17.

Содержание фенольных соединений в цветках и стеблях *Pentaphylloides fruticosa* из природной (окр. с. Бичикту-Бом) и интродукционной популяций (АФ ЦСБС, с. Камлак)

Соединение	Природная популяция (окр. с.Бичикту-Бом)	Интродукционная популяция (АФ ЦСБС, с.Камлак) 6- летние растения
цветки		
1	0.52	1.25
2	5.91	2.16
3	4.49	0.99
Гиперозид	7.06	5.18
Изокверцитрин	6.39	7.89
Рутин	13.47	4.14
Эллаговая кислота	2.51	0.52
Гликозид эллаговой к-ты	4.88	1.60
Авикулярин	1.00	4.76
10	0.39	1.40
Кверцитрин	0.72	0.28
Астрагалин	0.13	0.17
Кверцетин	0.96	0.61
Кемпферол	0.17	0.03
Суммарное содержание ФС	48.6	31.0
В том числе:		
Гликозиды кверцетина	29.0	23.7
Гликозиды кемпферола	0.2	1.8
стебли		
1	0.28	0.15
2	0.30	0.22
3	0.09	0.08
Гиперозид	0.12	0.17
Изокверцитрин	1.64	0.63
Рутин	4.05	0.93
Эллаговая кислота	0.30	0.08
Гликозид эллаговой к-ты	0.44	0.15
Авикулярин	0.21	1.10
10	0.07	0.46
Кверцитрин	0.05	0.03
Астрагалин	0.05	0.04
Кверцетин	0.15	0.10
Кемпферол	0.01	0.01
Суммарное содержание ФС	7.8	4.2
В том числе:		
Гликозиды кверцетина	6.1	3.3
Гликозиды кемпферола	0.2	0.3

Стебли растений интродукционной популяции накапливали почти в 2 раза меньше фенольных соединений, содержание гликозидов кверцетина также ниже по сравнению с природной выборкой. Агликоны превалировали в стеблях дикорастущих особей по сравнению с интродуцированными растениями. В стеблях природных образцов наблюдалось повышенное накопление изокверцитрина, рутина, эллаговой кислоты и ее гликозида, кверцетина по сравнению с растениями, выращенными в интродукционном питомнике АФ ЦСБС (с.Камлак).

В результате установлено, что состав фенольных соединений *P. fruticosa*, произрастающих в природе и выращенных в культуре (АФ ЦСБС, Республика Алтай и ЦСБС, г. Новосибирск) идентичен. Суммарное содержание фенольных соединений в листьях дикорастущих растений и выращенных в питомнике АФ ЦСБС практически одинаково, и на 40-50 % выше по сравнению с растениями из ЦСБС (г. Новосибирск), что необходимо учитывать при их плантационном выращивании с целью получения фармацевтических препаратов и пищевых продуктов.

Изменения в накоплении фенольных соединений в растениях *P. fruticosa* в культуре более заметны в условиях г. Новосибирска по сравнению с Центральным Алтаем (п. Камлак, Шебалинский р-н, Республика Алтай).

Таким образом, исследование состава и содержания фенольных соединений в надземных органах *P. fruticosa* в природных и интродукционных популяциях показало значительные сезонные, возрастные, суточные изменения, их зависимость от экологических факторов, что позволяет сделать следующие выводы:

1. Качественный состав основного фенольного комплекса *P. fruticosa* в процессе онтогенетического развития и в зависимости от экологических факторов остается постоянным, его варьирование происходит, в основном, за счет минорных компонентов.
2. Содержание фенольных соединений (в сумме, по группам и отдельным компонентам) у *P. fruticosa* возрастало с высотой, продвижением вида с юга на

север, усилением инсоляции на фоне низкотемпературного стресса, засухи, за исключением авикулярина, содержание которого, напротив, снижалось.

3. В ходе онтогенеза *P. fruticosa* суммарное содержание фенольных соединений и соотношение отдельных компонентов подвержено колебаниям. Высокое содержание фенольных соединений наблюдается в периоды наибольшей напряженности жизненных функций растений: в возрастном аспекте это относится к молодым особям; в суточном ритме – в вечернее время в листьях и к середине дня в цветках; в процессе вегетации – в фазе начала вегетации и к периоду генеративного развития.
4. В процессе вегетации изменяется характер распределения основных фенольных компонентов: на ранних стадиях развития листа преобладали гиперозид, изокверцитрин, рутин и гликозид эллаговой кислоты, на поздних – авикулярин, кверцитрин, астрагалин, кверцетин и кемпферол.
5. В одинаковых условиях культуры растения *P. fruticosa* разной экологической природы сохраняют различия по комплексу фенольных соединений, что подтверждается достаточно высоким коэффициентом наследуемости по содержанию флавонолов в листьях ($H^2 > 0.6$), свидетельствующим о более весомом вкладе генотипической компоненты по сравнению со средовой.
6. Уровень вариабельности в листьях и цветках *P. fruticosa* по суммарному содержанию фенольных соединений оценивается как средний, по отдельным компонентам – как высокий и аномально высокий, что свидетельствует о пластичности вида, сбалансированности обменных процессов. Хотя фенольный признак, как показатель вторичного обмена, не может иметь решающего значения в сложном процессе приспособления, но он может рассматриваться как отражение адаптации и сбалансированности процессов обмена в конкретной экологической обстановке.

ГЛАВА 5. ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ *Pentaphylloides fruticosa*

Микроэлементы могут быть активаторами или ингибиторами процессов роста, развития растений и регуляции их продуктивности, выступать как компоненты ферментных систем или их кофакторов. Растения являются наилучшим источником макро- и микроэлементов и оказывают несомненный терапевтический эффект в лечении человека в усвояемой форме и в наборе, свойственном живой природе в целом (Ловкова и др., 1989). Недостаток или избыток микроэлементов приводит к ряду эндемий. Следует отметить, что для живых организмов нет вредных (токсичных) и полезных элементов, можно говорить только об их вредных и полезных концентрациях (Микроэлементы..., 1976; Алексеенко, 1999).

Сведения по содержанию минеральных веществ *P. fruticosa* в литературных источниках, на наш взгляд, носят разрозненный характер и не дают объективного представления о виде. Имеются данные по содержанию семи элементов (Mn, Cu, Zn, Pb, Cd, Sb, As) у *P. fruticosa*, произрастающего в Центральном Алтае (Мальгин и др., 1995), о следовых количествах молибдена в растениях из Центральной Якутии (Андрианова и др., 1976), о наличии двух форм мышьяка - As (III) и As (V) в растениях из Канады (Koch et al., 2000). Исследовано содержание микроэлементов-биофилов (Mn, Zn, Cu), тяжелых металлов (Pb, Cd, Sb, Be, Hg, Cr, Ni) и As в дикорастущих лекарственных растениях Северного и Юго-Восточного Алтая и *P. fruticosa*, в частности (Ельчининова и др., 2008, Рождественская и др., 2008).

Появление нового поколения измерительной аппаратуры позволяет определять в биологических объектах химические элементы почти всей периодической системы Д.И. Менделеева, роль и значение большинства из которых в жизни растений еще предстоит раскрыть.

Для определения элементного состава в растительном материале наиболее часто используются атомно-абсорбционный анализ (ААА), масс-спектрометрия с индуктивно-связанной плазмой (МС-ИСП) и атомно-эмиссионная спектрометрия

с индуктивно-связанной плазмой (АЭС-ИСП), реже нейтронно-активационный анализ (НАА), рентгенофлуоресцентный анализ (РФА) методом «внешнего стандарта» и конфокальная рентгеновская микроскопия (КРН). При этом следует отметить несомненные преимущества метода РФА: неdestructивность, панорамность, возможность использования малых навесок, относительно несложная пробоподготовка, которые особенно важны при исследовании новых видов. Панорамность, возможность одновременного определения многих элементов с достаточно высокой чувствительностью, хорошей точностью и воспроизводимостью (Мазалов, 2003; Baryshev et al., 1991) вкупе с относительной простотой обработки экспериментальных спектров позволяют достаточно оперативно получать данные о составе образцов.

Сравнительно редкое использование метода РФА для анализа растительного материала связано, главным образом, с недостаточным количеством паспортизированных образцов, которые могут служить образцами сравнения при анализе методом «внешнего стандарта». Поэтому поиск оптимальных образцов сравнения (стандартов) может послужить развитию метода РФА. Использование синхротронного излучения (СИ) существенно улучшает возможности метода. Во-первых, высокая яркость источников СИ позволяет значительно сократить время набора экспериментального спектра, повысив экспрессность метода, а поляризация излучения увеличивает чувствительность, что важно при поиске оптимальных стандартов. Во-вторых, возможность перестройки энергии возбуждения в диапазоне рабочих энергий станции (Дарьин, Ракшун, 2013; Экспериментальная станция <http://ssrc.inp.nsk.su/СКР/stations/passport/3/> обращение 10.06.2014) открывает дополнительные перспективы при анализе концентраций тех химических элементов, которые могут служить маркерами видов рода *Pentaphylloides*.

5.1. Состав и содержание макро- и микроэлементов в растениях *Pentaphylloides fruticosa* из природных ценопопуляций Горного Алтая

Для анализа элементного состава образцы растений *P. fruticosa* собирали в фазе массового цветения в июле 1999 года в местах естественного произрастания в Центральном и Юго-Восточном Алтае. Растения отбирали из различных экологических условий, проявляющихся при продвижении в горы в высотном поясе градиенте. Описания ценопопуляций №№ 10, 11, 52 – 56 представлены в приложении 5.

Существует ряд методов оценки уровня накопления элементов растением. Мы определяли его путем сравнения содержания элемента у *P. fruticosa* со средним содержанием в растениях сходных зон произрастания по методике, предложенной С.М. Соколовой и М.Я. Ловковой (1999). При содержании элемента в количестве, превышающем в 2 – 9 раз среднее содержание, растение относили к умеренно накапливающему, а при повышении количества на один-два математических порядка и более — к «сверхконцентратору».

Установлено, что *P. fruticosa* аккумулирует кальций, калий, марганец, цинк, титан, кобальт, никель, не накапливает мышьяк и хром (табл. 5.1). Следует отметить, что содержание элементов, потенциально токсичных, при сравнении с данными пороговых значений, представленными в работе А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас (1989), в отдельных случаях превышало оптимальные значения, но не достигало показателя избыточного содержания. Уровень этих элементов находился в пределах фоновых значений.

В целом полученные результаты согласуются с литературными данными для среднего состава растений (Вернадский, 1965; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Второва, Маркет, 1995).

Содержание макроэлементов (калий и кальций) у *P. fruticosa* достигало 31 – 32 мг/г от воздушно-сухой массы. Для всех мест обитания накопление кальция и калия происходило преимущественно в листьях растений. Наивысшая

концентрация этих элементов отмечена у растений из Кош-Агачского р-на Юго-Восточного Алтая (ЦП 53, 55 и 56).

Таблица 5.1.

Содержание химических элементов в различных органах растений *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающих в Горном Алтае (Са и К в мг/г от воздушно-сухой массы, остальные элементы – в мг/кг)

Элемент	Орган растения	Ценопопуляции (Приложение 7)						
		ЦП 52	ЦП 53	ЦП 54	ЦП 55	ЦП 56	ЦП 10	ЦП 11
1	2	3	4	5	6	7	8	9
К	листья	13	32	18	28	25	21	19
	цветки	17	22	20	21	25	22	18
	стебли	- ¹	17	-	26	-	-	20
Ca	листья	29	31	19	28	29	17	24
	цветки	18	12	13	18	15	12	13
	стебли	-	17	-	21	-	-	13
As	листья	н.о. ²	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
	цветки	н.о.	1.47	н.о.	1.2	0.76	1.41	н.о.
	стебли	-	н.о.	-	н.о.	-	-	0.36
Bi	листья	н.о.	н.о.	0.22	0.21	0.34	0.46	0.13
	цветки	0.37	0.13	0.15	н.о.	0.26	0.44	0.45
	стебли	-	0.86	-	0.67	-	-	0.6
Br	листья	1.2	4.6	1.7	5.1	4.5	1.3	1.9
	цветки	1.6	3.1	1.2	2.4	1.2	1.6	1.2
	стебли	-	5.3	-	9.5	-	-	3.3
Co	листья	0.7	н.о.	0.5	1.1	1.2	1.4	3.2
	цветки	0.9	1.9	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	1.4
	стебли	-	н.о.	-	0.6	-	-	2.1
Cr	листья	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	6.1	н.о.	н.о.
	цветки	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	-	н.о.	-	н.о.	-	-	н.о.
Cu	листья	12.3	15.7	6.8	10.4	9.1	8.7	4.7
	цветки	15.2	10.8	10.1	12.3	18.1	7.8	8.6
	стебли	-	8.7	-	13.6	-	-	7.9
Fe	листья	136	212	175	124	109	100	140
	цветки	141	146	76	102	122	68	70
	стебли	-	183	-	131	-	-	56
Ga	листья	н.о.	0.63	0.33	0.26	0.33	0.52	0.48
	цветки	н.о.	0.29	0.44	0.38	0.48	0.5	0.3
	стебли	-	н.о.	-	0.17	-	-	0.85
Hg	листья	0.45	н.о.	н.о.	0.21	0.35	0.59	0.41
	цветки	н.о.	н.о.	0.11	н.о.	0.18	0.39	0.17
	стебли	-	н.о.	-	0.27	-	-	0.65
Mn	листья	306	305	130	286	440	896	367
	цветки	210	311	125	182	240	521	287
	стебли	-	238	-	187	-	-	157

Продолжение табл. 5.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Mo	листья	0.05	1.07	н.о.	н.о.	0.65	н.о.	0.22
	цветки	0.16	0.76	н.о.	0.24	н.о.	н.о.	0.24
	стебли	-	0.48	-	н.о.	-	-	н.о.
Nb	листья	н.о.	н.о.	0.06	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
	цветки	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	-	н.о.	-	н.о.	-	-	н.о.
Ni	листья	2.4	6.1	3.5	2.0	1.3	7.8	1.0
	цветки	3.3	0.8	4.9	1.5	1.5	10.6	0.8
	стебли	-	4.4	-	1.6	-	-	1.8
Pb	листья	2.2	1.1	1.5	1.1	1.4	1.4	1.7
	цветки	1.1	н.о.	1.3	н.о.	н.о.	н.о.	1.4
	стебли	-	3.5	-	1.5	-	-	0.2
Rb	листья	4.5	11.9	4.5	12.0	6.0	6.0	8.7
	цветки	8.0	9.3	6.9	14.7	10.4	12.8	14.0
	стебли	-	5.4	-	15.5	-	-	13.7
Se	листья	н.о.	н.о.	0.06	н.о.	0.26	0.10	0.12
	цветки	0.25	н.о.	0.23	н.о.	0.11	0.23	0.19
	стебли	-	0.2	-	0.38	-	-	0.35
Sr	листья	27	40	22	31	21	37	46
	цветки	15	15	12	18	9	29	23
	стебли	-	38	-	39	-	-	50
Ti	листья	8	н.о.	50	15	н.о.	н.о.	20
	цветки	25	33	н.о.	13	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	-	74	-	120	-	-	31
Y	листья	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	0.14	0.13	н.о.
	цветки	н.о.	н.о.	0.19	1.49	н.о.	0.26	0.32
	стебли	-	н.о.	-	н.о.	-	-	н.о.
Zn	листья	34.0	26.4	22.0	28.6	26.6	32.4	32.5
	цветки	51.8	32.0	28.3	34.3	45.6	31.9	26.8
	стебли	-	46.7	-	47.8	-	-	43.1
Zr	листья	0.2	0.48	0.25	н.о.	н.о.	0.49	0.35
	цветки	0.21	1.42	н.о.	0.39	0.23	0.31	0.24
	стебли	-	0.51	-	0.35	-	-	н.о.

Прочерк означает, что содержание элемента не определялось.

² Н.о. – концентрация элемента ниже предела обнаружения (0,1 мг/кг).

Суммарное содержание микроэлементов у *P. fruticosa* варьировало от 266 мг/кг до 1094 мг/кг. Максимум установлен в листьях растений, произрастающих в Онгудайском р-не на Семинском перевале (ЦП 10), минимум в цветках и листьях растений (266.5 мг/кг и 417.8 мг/кг соответственно) из Улаганского района (ЦП 54). Практически для всех местообитаний в наибольших количествах сумма микроэлементов накапливалась в листьях, за исключением растений, произрастающих на субальпийском лугу (ЦП 55), в стеблях которых содержание

микроэлементов выше (568.9 мг/кг) по сравнению с листьями и цветками (516.7 мг/кг и 383.5 мг/кг соответственно).

Сравнительный анализ накопления отдельных элементов *P. fruticosa* показал, что в наибольшей мере растение накапливает марганец. Содержание марганца связано с режимом увлажнения. Максимум этого элемента (896 мг/кг) обнаружен в растениях, произрастающих на Семинском перевале (ЦП 10), минимум (130 мг/кг) – в Улаганском районе (ЦП 54). Район Семинского перевала отличается обилием осадков, среднемноголетнее годовое количество осадков составило 620 мм, тогда как в Улаганском районе – не более 200 мм (Модина, 1997).

При произрастании *P. fruticosa* на субальпийском лугу по водотоку (ЦП 56) в его листьях и цветках накапливалось соответственно 440 и 240 мг/кг марганца. В местообитании с переменным увлажнением, а именно на субальпийском лугу в русле сухого водотока (ЦП 55), его содержание резко снизилось – до 285 мг/кг в листьях и 182 мг/кг в цветках. В листьях растений, произрастающих на кустарниково-разнотравном лугу в пойме р. Семы (ЦП 11), т.е. в условиях переувлажнения, этого элемента содержалось больше, чем в листьях растений, произрастающих на злаково-разнотравном лугу (ЦП 54), имеющем недостаточное увлажнение почвы. По уровню накопления марганца *P. fruticosa* относится к концентратору этого элемента.

Растения *P. fruticosa* содержат в различных органах большое количество железа. При этом у растений из Юго-Восточного Алтая, произрастающих в чрезвычайно суровых условиях высокогорья и обладающих чертами ксерофитов (ЦП 53), отмечено более высокое содержание железа (146–212 мг/кг) по сравнению с растениями, обитающими в менее суровых условиях Центрального Алтая (55–140 мг/кг).

P. fruticosa относится к растениям, накапливающим цинк в значительных количествах независимо от условий местообитания. Более высокое содержание цинка отмечено в стеблях (43.1 – 47.8 мг/кг) и цветках (26.8 – 51.8 мг/кг) по сравнению с листьями (22.0 – 34.0 мг/кг).

Растения из Центрального Алтая (ЦП 10 и 11) содержат максимальное количество стронция. Наиболее высокое содержание этого элемента обнаружено в стеблях растений (38.4 – 50.5. мг/кг), меньше в листьях (21.1 – 45.9 мг/кг) и минимально – в цветках (8.6 – 29.4 мг/кг).

Содержание меди в растениях находилось в прямой зависимости от высоты их местообитания. *P. fruticosa*, произрастающий в Юго-Восточном Алтае выше 1800 м над ур.м., накапливал меди больше по сравнению с растениями из более низкогорных местообитаний. Наименьшее содержание меди (4.7 мг/кг) отмечено в листьях растений, собранных в окрестности с. Топучая (ЦП 11), наибольшее (15.8 мг/кг) у растений, произрастающих на высоте 1800–2000 м над ур.м. в Кош-Агачском районе (ЦП 53).

В различных органах *P. fruticosa* содержалось титана от 8 до 120 мг/кг. В наиболее значительных количествах этот элемент накапливался в стеблях пятилистника кустарникового (31 – 120 мг/кг) преимущественно в растениях из Юго-Восточного Алтая (ЦП 53 и 55).

Уровень содержания циркония, который относится к группе редкоземельных элементов, у *P. fruticosa* достигал 1.42 мг/кг. Наибольшее количество этого элемента отмечено в растениях, произрастающих на галечнике в Юго-Восточном Алтае.

Хром обнаружен только в листьях *P. fruticosa* (6.1 мг/кг), произрастающего на субальпийском лугу (ЦП 56). Молибден в основном накапливался в листьях и цветках. Его содержание выше в растениях, произрастающих возле водотоков. В листьях *P. fruticosa*, произрастающего на каменистом склоне водотока на галечнике (ЦП 53), обнаружено 1.1 мг/кг молибдена, на субальпийском лугу возле водотока (ЦП 56) – 0.7, на кустарниково-разнотравном лугу в пойме р. Семы (ЦП 11) – 0.2 мг/кг.

Селен накапливался в значительных количествах в стеблях *P. fruticosa* (0.2 – 0.4 мг/кг), меньше в цветках и листьях (0.1 – 0.3 мг/кг). Этот элемент не обнаружен в листьях и цветках *P. fruticosa* в ЦП 53 и 55 из Кош-Агачского района Юго-Восточного Алтая.

Наибольшее содержание брома обнаружено у растений, произрастающих в Юго-Восточном Алтае на субальпийском лугу и галечнике (ЦП 55 и 53). При этом максимальное количество этого элемента содержалось в стеблях растений (до 9.5 мг/кг).

Содержание мышьяка, хрома, ртути и свинца у *P. fruticosa* незначительно.

Следует отметить, что содержание потенциально токсичных элементов, таких как мышьяк, хром, ртуть, никель и свинец, у *P. fruticosa* в отдельных случаях превышало оптимальные значения в сравнении с данными пороговых значений, представленными в работе А. Кабата-Пендиас и Х. Пендиас (1989), но не достигало показателя избыточного содержания. Уровень этих элементов находился в пределах фоновых значений.

Таким образом, установлено, что *P. fruticosa* аккумулирует в больших количествах кальций, калий, марганец, цинк, титан, никель, медь, железо и не накапливает мышьяк, ртуть, ниобий и хром. Различия в содержании отдельных элементов в растениях связаны с условиями их местообитания. Так, содержание марганца – с режимом увлажнения, меди – с высотой над уровнем моря. Накопление кальция, калия, марганца и молибдена происходит преимущественно в листьях; титана, цинка, стронция и брома – в стеблях; меди – в цветках.

P. fruticosa является перспективным источником лекарственного и пищевого сырья, обогащенного марганцем, кальцием, цинком и другими элементами. Уровень концентрации потенциально токсичных элементов в растениях, произрастающих в Горном Алтае, находится в пределах фоновых значений, что позволяет отнести данное растительное сырье к экологически чистому.

5.2. Элементный состав в листьях *Pentaphylloides fruticosa* разных возрастных состояний

Изучены растения *P. fruticosa* различного возрастного состояния: имматурное (*im*), виргинильное (*V*), молодое генеративное (*g_I*), средневозрастное

(g_2), старое генеративное (g_3) (рис. 4.55), собранные в Юго-Восточном Алтае на каменистом склоне водотока бассейна р. Курайка на опушке лиственничника (ЦП 53) в июле 1999 г.

Для определения минерального состава в образцах брали среднюю пробу с 3 – 5 особей каждого онтогенетического состояния.

В листьях *P. fruticosa* обнаружено не менее 20 элементов. Следует отметить, что растения этого вида вне зависимости от этапа онтогенеза содержали практически одинаковый набор элементов, но в разных количествах и соотношениях (табл. 5.2).

Отмечено, что в процессе онтогенеза содержание макроэлементов (Са и К) постепенно возрастало от имматурных до старых генеративных растений. В накоплении микроэлементов (As – Zr) такой зависимости не наблюдалось. Растения в прегенеративном периоде онтогенеза (имматурные и виргинильные) отличались наиболее интенсивным накоплением микроэлементов по сравнению с растениями в генеративном периоде онтогенеза (молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные). Наибольшее количество микроэлементов (1311 мг/кг) выявлено в виргинильных растениях. При переходе в ранневозрастное генеративное состояние отмечен резкий спад в содержании микроэлементов в листьях молодых генеративных растений (560 мг/кг). Затем содержание микроэлементов повышалось в средневозрастных и старых генеративных растениях.

Таким образом, можно заключить, что каждое возрастное состояние *P. fruticosa* характеризовалось определенным содержанием минеральных элементов.

Изменения в содержании отдельных элементов на протяжении онтогенеза в основном укладывались в двухвершинную кривую, максимумы которой для большинства элементов приходились на виргинильное и старое генеративное состояние. Для некоторых элементов этот показатель смещался в сторону молодых и средневозрастных состояний.

Наибольшее содержание Ti, Fe, Co, As, Zr и Pb обнаружено в листьях виргинильных растений; Ca, V, Mn и Zn – в листьях старых генеративных особей.

Максимум Cr, Ga, Se и Mo отмечен в молодом генеративном состоянии, а K, Ni, Cu, Br и Rb – в средневозрастном генеративном. Содержание Sr в процессе развития растения постепенно уменьшалось в диапазоне от im до g_3 на 40%.

Таблица 5.2.

Содержание химических элементов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* разных возрастных состояний (K и Ca даны в мг/г, остальные элементы – мг/кг воздушно-сухой массы)

Элемент	Возрастное состояние				
	im	V	g_1	g_2	g_3
K	16±4 ¹	18±4	22±5	32±7	29±7
Ca	33±3	34±3	32±3	31±3	39±4
As	1.2±0.8	1.2±0.8	н.о. ²	н.о.	0.35±0.2
Br	2.4±0.3	1.5±0.2	2.3±0.3	4.6±0.6	2.2±0.3
Co	4.4±3.1	5.8±4.1	н.о.	н.о.	н.о.
Cr	3.3±2.3	н.о.	4.8±3.4	н.о.	н.о.
Cu	6.2±1.2	8.3±1.6	7±1.3	15.7±3	12.5±2.4
Fe	420±25	762±46	198±12	212±13	154±9
Ga	0.5±0.3	0.4±0.3	0.9±0.6	0.6±0.4	н.о.
Mn	154±7	259±13	249±12	305±15	470±23
Mo	0.5±0.25	0.7±0.35	1.2±0.6	1.1±0.5	1±0.5
Ni	2.2±0.7	4.5±1.3	4±1.2	6±1.8	5.5±1.6
Pb	2.4±1.2	3.6±1.8	1.5±0.7	1.1±0.5	0.4±0.2
Rb	2.1±0.4	2.8±0.05	4.2±0.8	11.9±2.3	4.2±0.8
Se	0.1±0.04	0.13±0.05	0.4±0.15	н.о.	н.о.
Sr	56±2.8	53±2.6	46±2.3	40±2	40±2
Ti	94±56	167±100	н.о.	н.о.	н.о.
V	20±8	10±4	12±5	н.о.	22±9
Zn	18±0.9	27±1.3	28±1.4	26±1.3	35±1.7
Zr	1.6±0.9	2.3±1.2	0.4±0.2	0.5±0.3	0.5±0.3

¹ - Среднее значение ± стандартное отклонение.

² - Н.о. – концентрация элемента ниже предела обнаружения (0.1 мг/кг).

Содержание элементов в листьях *P. fruticosa* на протяжении онтогенеза значительно варьировало, их содержание изменялось в 2 – 9 раз.

Так, количество Fe в листьях виргинильных особей достигало 762 мг/кг, а в старых генеративных растениях снизилось в пять раз и составило 154 мг/кг. У

растений в диапазоне от виргинильного до старого генеративного состояния содержание Pb и Zr уменьшилось в 9 и 6 раз соответственно, в отличие от Rb, количество которого возросло в 6 раз.

В меньшей степени в листьях *P. fruticosa* изменились концентрации Mn, Ni, Cu, Br, Zn и K.

Содержание Mn и Zn в листьях растений равномерно возрастало в три и два раза соответственно от имматурного к старому генеративному состоянию.

Ti, Cr, Co и Se обнаружены преимущественно в молодых энергично развивающихся растениях – имматурных, виргинильных или молодых генеративных особях.

Сравнивая накопление химических элементов в листьях растений разных возрастов, можно видеть, что и соотношения между отдельными элементами значительно изменились.

Особенно большие изменения претерпело соотношение между Fe и Mn. Поскольку содержание Mn в листьях *P. fruticosa* в ходе онтогенеза возрастало, а Fe снижалось, то величина отношения Fe/Mn, естественно, уменьшилась и составила для имматурных особей 2.7; виргинильных – 2.9; молодых генеративных – 0.8; средневозрастных генеративных – 0.7; старых генеративных – 0.5. Полученные данные свидетельствуют, о том, что в прегенеративном периоде преобладает Fe над Mn, а при переходе растений к генеративному развитию содержание Mn увеличивается, соответственно содержание Fe падает.

Взаимодействие между Sr и Ca осложняется тем, что эти элементы могут конкурировать между собой, но Sr обычно не может замещать Ca в его биохимических функциях (Кабата-Пендиас А., Пендиас Х, 1989). Однако по данным других авторов, Sr имеет тенденцию к замещению Ca (Blum et al., 2000). Величина отношения Sr/Ca (в мг/г) в течение жизненного цикла растений *P. fruticosa* равномерно снижалась и составила для имматурных особей 17, виргинильных – 16, молодых генеративных – 14, средневозрастных – 13 и старых генеративных – 10, т.е. по мере старения растения содержание Ca возрастало, а Sr падало.

Отчетливо наблюдались антагонистические взаимодействия для Cu и Pb. Поскольку в процессе развития *P. fruticosa* содержание Cu увеличивалось, а Pb снижалось, то величина соотношения Cu/Pb возрастала и составила для имматурных особей 2.6, виргинильных – 2.3, молодых генеративных – 5, средневозрастных генеративных – 14, старых генеративных – 30.

Таким образом, выделенные ранее Е.К. Комаревцевой (2005) онтогенетические состояния *P. fruticosa* по морфологическим признакам различаются и по элементному составу. Факт наличия связи между возрастными состояниями и соотношениями содержания элементов Fe/Mn, Sr/Ca, Cu/Pb может быть использован при описании онтогенеза растений.

5.3. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* при интродукции

Объектами изучения были растения семи популяций *P. fruticosa*, выращиваемых на экспериментальном интродукционном участке ЦСБС СО РАН г. Новосибирска. Описание мест естественного произрастания растений дано в приложении 9.

Для определения содержания элементов брали среднюю пробу с 20-ти особей каждой выборки. Годичные облиственные побеги длиной 15-20 см срезали равномерно по поверхности кроны, разделяли на листья и цветки, высушивали в тени до воздушно-сухого состояния. Методом РФА СИ установлено наличие в листьях и цветках *P. fruticosa* 31 элемента (табл. 5.3).

P. fruticosa аккумулирует Ca, K, Mn, Ti, V, Sr, Ni и не накапливает As, Nb, Cr. Следует отметить, что содержание потенциально токсичных элементов при сравнении с данными пороговых значений, представленными в работе А.Кабата-Пендиас и Х. Пендиас (1989), в отдельных случаях превышают оптимальные значения, но не достигают показателя избыточного содержания. В целом уровень этих элементов в листьях и цветках *P. fruticosa* находится в пределах фоновых значений.

Химические элементы распределены по органам растений неравномерно.

Так, количество Ca, Ti, V, Mn, Fe, Co, Br, Sr, Y, Zr, Nb, Ce в листьях растений превышало таковое в цветках.

Таблица 5.3.

Содержание химических элементов в листьях (над чертой) и цветках (под чертой)

Pentaphylloides fruticosa различных популяций, выращиваемых в

г. Новосибирск (К и Са даны в мг/г, остальные элементы – в мг/кг воздушно-сухой массы)

Элемент	Популяции						
	остепненно- луговая	субаль- пийская луговая	лугово- степная курайская	заболоченно- луговая семинская	лугово- степная усть- канская	луговая теректинская	лесная иркутская
	№ 4	№ 5	№ 6	№ 1	№ 2	№ 3	№ 7
1	2	3	4	5	6	7	8
K	<u>16</u> 12	<u>18</u> 14	<u>24</u> 14	<u>22</u> 24	<u>15</u> 13	<u>14</u> 11	<u>15</u> 14
Ca	<u>24</u> 12	<u>26</u> 14	<u>27</u> 11	<u>26</u> 17	<u>22</u> 12	<u>22</u> 13	<u>29</u> 12
As	<u>н.о.</u> ¹ н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>1.61</u> 1.08	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> 1.76	<u>н.о.</u> н.о.
Bi	<u>0.56</u> 0.33	<u>0.30</u> 0.54	<u>0.31</u> 0.68	<u>0.58</u> н.о.	<u>0.42</u> н.о.	<u>0.34</u> 0.16	<u>0.2</u> 0.2
Br	<u>12.74</u> 5.83	<u>7.46</u> 4.4	<u>7.37</u> 4.99	<u>14.06</u> 9.05	<u>10.16</u> 4.66	<u>8.87</u> 4.05	<u>18.62</u> 5.53
Ce	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>28.14</u> 6.91	<u>14.71</u> 10.85	<u>н.о.</u> н.о.	<u>10.51</u> 3.08	<u>13.56</u> 4.52
Co	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>1.47</u> 0.45	<u>н.о.</u> 0.95	<u>0.83</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>0.76</u> н.о.
Cr	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> 7.34	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> 5.08	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.
Cu	<u>6.29</u> 8.91	<u>7.71</u> 7.49	<u>9.61</u> 18.7	<u>9.17</u> 14.3	<u>9.21</u> 10.18	<u>8.05</u> 6.03	<u>15.22</u> 19.61
Fe	<u>292</u> 89	<u>224</u> 99	<u>134</u> 103	<u>154</u> 102	<u>250</u> 104	<u>171</u> 86	<u>218</u> 79
Ga	<u>0.46</u> н.о.	<u>0.21</u> н.о.	<u>0.49</u> 2.27	<u>0.5</u> 0.87	<u>0.63</u> н.о.	<u>0.36</u> 0.19	<u>0.79</u> н.о.
Gd	<u>0.88</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>1.16</u> 3.57	<u>2.18</u> н.о.	<u>1.53</u> 1.78	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.
Ge	<u>0.13</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>0.12</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.25	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.48	<u>н.о.</u> 0.32
Hg	<u>н.о.</u> н.о.	<u>0.39</u> 0.31	<u>0.53</u> 1.22	<u>0.76</u> 0.19	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.
La	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>4.12</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.
Mn	<u>415</u> 204	<u>434</u> 239	<u>305</u> 196	<u>246</u> 160	<u>454</u> 216	<u>463</u> 231	<u>403</u> 202

Продолжение табл. 5.3.

1	2	3	4	5	6	7	8
Mo	<u>0.34</u> н.о.	<u>0.22</u> 0.15	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>0.08</u> 0.27	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.08
Nb	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.	<u>0.18</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.05	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> н.о.
Ni	<u>4.6</u> 7.0	<u>8.0</u> 3.5	<u>13.2</u> 14	<u>7.4</u> 10.5	<u>12.0</u> 12.5	<u>9.1</u> 6.8	<u>7.7</u> 10.0
Pb	<u>1.4</u> 2.07	<u>0.86</u> 1.14	<u>н.о.</u> н.о.	<u>0.82</u> 2.08	<u>1.5</u> 1.6	<u>1.54</u> н.о.	<u>1.41</u> 0.77
Rb	<u>4.1</u> 6.5	<u>6.6</u> 8.5	<u>9.3</u> 20.2	<u>9.5</u> 23.4	<u>6.5</u> 6.3	<u>6.6</u> 7.1	<u>10.6</u> 17.0
Se	<u>0.08</u> н.о.	<u>0.22</u> н.о.	<u>0.45</u> 0.5	<u>0.33</u> 0.44	<u>0.33</u> 0.2	<u>0.39</u> 0.2	<u>0.19</u> 0.12
Sr	<u>73</u> 40	<u>87</u> 39	<u>54</u> 43	<u>58</u> 34	<u>75</u> 39	<u>78</u> 40	<u>104</u> 37
Th	<u>н.о.</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.1	<u>0.35</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.45	<u>0.05</u> н.о.	<u>0.13</u> н.о.	<u>0.16</u> 0.17
Ti	<u>46</u> н.о.	<u>27</u> н.о.	<u>10</u> н.о.	<u>38</u> 13	<u>51</u> 26	<u>88</u> н.о.	<u>35</u> н.о.
U	<u>0.24</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.15	<u>н.о.</u> н.о.	<u>0.18</u> н.о.	<u>0.42</u> н.о.	<u>0.33</u> 0.31	<u>0.1</u> 0.31
V	<u>н.о.</u> н.о.	<u>45.32</u> 18.24	<u>6.41</u> н.о.	<u>21.76</u> 15.76	<u>38.03</u> 18.46	<u>35.88</u> н.о.	<u>45.95</u> н.о.
W	<u>0.54</u> 0.79	<u>н.о.</u> 0.64	<u>н.о.</u> 1.86	<u>0.31</u> 1.08	<u>0.81</u> н.о.	<u>1.41</u> н.о.	<u>0.77</u> 0.42
Y	<u>0.23</u> н.о.	<u>0.72</u> 0.12	<u>0.37</u> н.о.	<u>н.о.</u> 0.27	<u>0.3</u> н.о.	<u>0.19</u> н.о.	<u>0.14</u> 0.25
Zn	<u>21.4</u> 31.1	<u>25.3</u> 26.4	<u>22.1</u> 40.4	<u>29.2</u> 39.6	<u>27.9</u> 30.4	<u>22.6</u> 32.2	<u>33.2</u> 35.6
Zr	<u>1.2</u> н.о.	<u>0.24</u> 0.49	<u>0.55</u> 0.75	<u>1.6</u> н.о.	<u>7.67</u> 0.13	<u>0.71</u> 0.77	<u>2.1</u> 0.1

¹ н.о. – концентрация элемента ниже предела обнаружения (0.1 мг/кг)

Содержание Cu, Ni, Ga, Se, Mo, Gd, W, Hg, Pb, Th, Bi, U в листьях *P. fruticosa* практически соответствовало таковому в цветках. Элементы Zn, Cr, As, Rb накапливаются преимущественно в цветках.

Выявлены значительные различия в содержании некоторых элементов в растениях *P. fruticosa* различных экотипов, выращенных в одинаковых условиях интродукционного эксперимента. Наибольшие различия (коэффициент вариации

$C_V > 26\%$) наблюдали между экотипами *P. fruticosa* в содержании Ti, V, Ni, Fe, Cu, Se, Br, Rb, Y, Zr, Mo, Pb, Bi.

Содержание K, Mn, Sr, Zn в листьях и цветках *P. fruticosa* различных экотипов имело среднюю степень изменчивости ($C_V = 16 - 25 \%$). Для Ca характерна низкая степень варьирования ($C_V = 10 \%$).

Содержание Ca в листьях *P. fruticosa* различных популяций варьировало от 22 (лугово-степная усть-канская выборка) до 29 мг/г (лесная иркутская выборка). В цветках количество Ca ниже в среднем в 2 раза по сравнению с листьями и составляло в среднем 11 – 17 мг/г. Наибольшее содержание Ca наблюдали в листьях растений лесной иркутской популяции.

Калий также накапливался преимущественно в листьях *P. fruticosa*, где его содержание варьировало от 14 до 24 мг/г. Наибольшее количество K обнаружено в растениях лугово-степной курайской и заболоченно-луговой (семинской) выборки.

Содержание Mn в листьях и цветках *P. fruticosa* выше, чем других микроэлементов, что характерно для кустарников в целом (Парибок и др., 1967). Известно, что накопление Mn в растениях тесно связано с режимом увлажнения, его доступность для растений увеличивается на влажных местообитаниях, болотах и переувлажненных почвах (Парибок и др., 1967; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). При анализе данных наблюдалась обратная зависимость между накоплением марганца интродуцированными растениями *P. fruticosa* и режимом увлажнения в естественных местообитаниях этих растений. Минимальное содержание Mn (246-305 мг/кг) обнаружено в листьях заболоченно-лугового (семинской) и лугово-степной (курайской) популяций, места естественного произрастания которых отличались повышенной влажностью. Максимальное количество марганца (454 – 463 мг/кг) обнаружено в листьях луговой (теректинской) и лугово-степной (усть-канской) популяций, естественные места произрастания которых отличались недостаточным увлажнением.

Повышенное содержание Fe отмечено у растений остепненно-луговой и субальпийской луговой ценопопуляций (до 290 мг/кг), семена которых собраны в

чрезвычайно суровых условиях высокогорья, по сравнению с растениями из других местообитаний.

Zn преимущественно накапливался в цветках. Существенных различий в содержании Zn в листьях и цветках у растений из разных выборок не выявлено.

Ранее было установлено, что содержание Cu в растениях *P. fruticosa*, произрастающих в Горном Алтае, находится в прямой зависимости от высоты его местообитания, а именно накопление Cu увеличивается по мере продвижения в горы (Храмова и др., 2000). У растений, интродуцированных в Новосибирск, наблюдалась обратная зависимость между содержанием Cu и высотой над уровнем моря мест естественного обитания. Наименьшее содержание Cu (6.3 – 7.7 мг/кг) отмечено в листьях растений остепненно-луговой и субальпийской луговой популяций, интродуцированных из высокогорных (2100 – 2200 м над ур. м.) районов Юго-Восточного Алтая, наибольшее (15.2 мг/кг) – в листьях растений лесной (иркутской) популяции, семена которых собраны в Восточной Сибири (высота – 600 – 800 м над ур. м.).

Отмечено высокое содержание Sr в растениях *P. fruticosa* по сравнению с дикорастущими. Максимальное содержание Sr (104 мг/кг) обнаружено в листьях лесного (иркутского) образца.

В листьях *P. fruticosa*, интродуцированного из Центрального Алтая (теректинская популяция), обнаружено максимальное содержание Ti (88.4 мг/кг), наименьшее (10.7 мг/кг) – в листьях растений из лугово-степной курайской популяции Юго-Восточного Алтая. В цветках большинства исследованных образцов *P. fruticosa* накопления Ti не выявлено. Этот элемент обнаружен только у растений заболоченно-луговой (семинской) и лугово-степной (усть-канской) популяций.

V по химическим свойствам близок к Ti, но содержание его в растениях обычно меньше (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Как показали результаты, в листьях и цветках *P. fruticosa* содержится V в среднем в 2 раза меньше, чем Ti. Максимальное содержание V (свыше 45 мг/кг) установлено в листьях *P. fruticosa*

из лесной (иркутской) и субальпийской луговой популяций. В растениях остепненно-лугового образца этот элемент не обнаружен.

Rb является химическим аналогом K, что, по-видимому, обуславливает сходство в накоплении этих металлов растениями. Однако, в отличие от калия, рубидий накапливается преимущественно в цветках *P. fruticosa*. При этом наибольшее содержание Rb отмечено в цветках растений заболоченно-луговой (семинской), лугово-степной (курайской) и лесной (иркутской) популяций. Для этих растений характерно максимальное накопление калия. K и Rb, обладая свойствами сильных щелочных металлов, имеют абсолютную растворимость в воде всех соединений с этими элементами. В связи с этим содержание этих металлов в наибольшей степени зависит от режима увлажнения. Полученные данные свидетельствуют о том, что высокое содержание K и Rb характерно для растений, естественные местообитания которых отличались повышенной влажностью почв или обилием осадков.

Растения *P. fruticosa* из различных популяций в условиях интродукции накапливали значительное количество Br. Максимум содержания Br (до 18 мг/кг) отмечен в листьях растений лесного (иркутского) образца, минимум - в растениях лугово-степного (курайского) и субальпийского лугового.

В связи с тем, что методика количественного определения Sc до конца еще не отработана, можно говорить только об его относительном содержании. В листьях *P. fruticosa* содержание Sc выше, чем в цветках. Больше Sc обнаружено в листьях растений лесной (иркутской), луговой (теректинской) и лугово-степной (курайской) выборки, меньше – в листьях остепненно-луговой.

В условиях культуры содержание Co в растениях *P. fruticosa* незначительно, и в большинстве исследованных выборок этот элемент не выявили (остепненно-луговая, субальпийская луговая, луговая теректинская). Максимум Co содержат растения лугово-степной курайской выборки (1.47 мг/кг).

Как показали исследования, *P. fruticosa* накапливает достаточно высокое количество селена. Содержание Se в листьях растений варьировало от 0.08 до 0.45

мг/кг. Наибольшее его количество обнаружено у растений лугово-степного (курайского) образца.

Мо в растениях накапливается в незначительных количествах. Наибольшим содержанием Мо (0.3 мг/кг) отличались листья растений остепненно-луговой и субальпийской луговой популяций.

Наибольшее содержание Ni отмечено в растениях лугово-степного (курайского) образца (13.2 – 14 мг/кг), наименьшее – у растений остепненно-луговой, субальпийской луговой и заболоченно-луговой (семинской) популяций (3.5 – 8.0 мг/кг).

В связи с увеличением антропогенного воздействия особого внимания заслуживает анализ содержания редкоземельных элементов. С появлением нового поколения измерительной аппаратуры появилась возможность их определения в биологических объектах. В растениях *P. fruticosa* было определено содержание лантана и лантаноидов (церий, самарий и гадолиний) и элементы из группы актиноидов - тория и урана. Обнаружено, что церий находится в растениях в наибольшем количестве по сравнению с другими редкоземельными элементами. Его содержание варьировало от 3.1 до 28.1 мг/кг. Церий не обнаружен в растениях остепненно-луговой, субальпийской луговой и лугово-степной (устьканской) выборки. Лантан отмечен только в листьях лугово-степной (курайской) популяции (4.1 мг/кг). Самарий в интродуцированных растениях *P. fruticosa* не выявили. Торий и уран находились в количествах, не превышающих фоновые значения.

Поскольку растения *P. fruticosa* различных популяций, выращиваемые в одинаковых условиях культуры, отличаются по качественному и количественному содержанию химических элементов, то есть основания говорить о степени их различия по совокупности полученных данных. Для определения близости элементного состава у растений различных экотипов проведен кластерный анализ по методу Уорда. В качестве меры различия использовали Евклидово расстояние. В результате анализа всего массива данных по содержанию химических элементов в листьях и цветках растений было

обнаружено, что наибольшее различие наблюдается в листьях растений. На дендрограмме различия для разных популяций *P. fruticosa* (рис. 5.1) выделено 2 основных кластера.

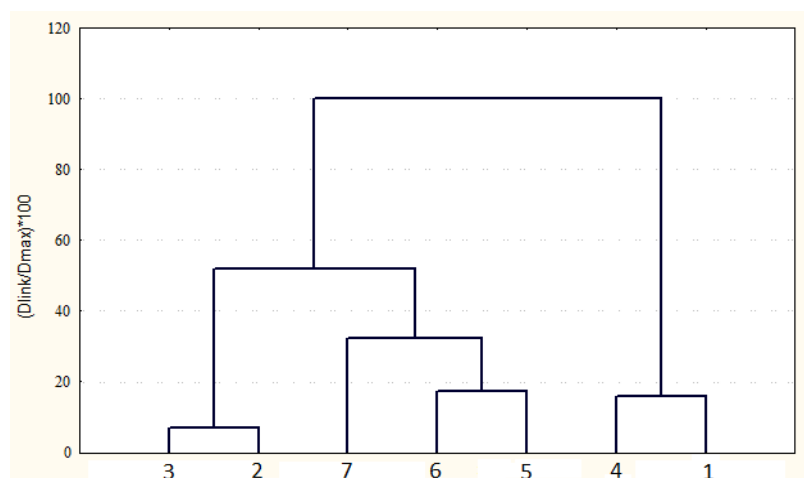


Рис. 5.1. Дендрограмма различия *Pentaphylloides fruticosa* из разных популяций, выращенных в ЦСБС г. Новосибирск (метод Уорда). 1 – заболоченно-луговая семирская, 2 – лугово-степная усть-канская, 3 – луговая теректинская, 4 – лугово-степная курайская, 5 – остепненно-луговая, 6 – субальпийская луговая, 7 – лесная иркутская популяции

В первый кластер вошли луговая (теректинская), лугово-степная (усть-канская), лесная (иркутская), субальпийская луговая и остепненно-луговая популяции. Наименьшая степень различия обнаружена у растений из луговой (теректинской) и лугово-степной (усть-канской) популяций. Семена растений из этих популяций были собраны в районах среднегорья (1200-1400 м над ур. моря) Центрального Алтая, климатические условия которых не имеют значительных отличий между собой и наиболее близки к условиям интродукции. Кроме того, данные растения – диплоиды ($2n = 14$) в отличие от остальных, являющихся гексаплоидами ($2n = 42$) (Триль и др., 1990). Близки между собой по содержанию элементов растения остепненно-луговой и субальпийской луговой популяций. Эти растения интродуцированы из высокогорных районов Юго-Восточного Алтая, климатические условия которых резко отличаются от остальных. К ним примыкают растения лесной (иркутской) популяции, интродуцированные из Восточной Сибири.

Во второй кластер вошли растения лугово-степной курайской и заболоченно-луговой (семирской) популяций. Возможно, одной из причин

сходства содержания элементов в этих растениях является фактор повышенной влажности почв в местах естественного произрастания.

Полученные данные позволяют предположить, что различия по элементному составу у растений *P. fruticosa* различных популяций, интродуцированных в Новосибирск, связаны с эколого-географическими условиями их местообитания в природе.

Таким образом, установлено наличие в листьях и цветках *P. fruticosa* 31 химического элемента, из них содержание 26 элементов определено впервые. Растения *P. fruticosa* при интродукции аккумулируют Ca, K, Mn, Ti, V, Sr, Ni, но не накапливает As, Nb, Cr. Содержание потенциально токсичных элементов (Ni, Hg, Pb) находится в пределах фоновых значений.

Накопление элементов растениями различных популяций в одинаковых условиях интродукции связано с эколого-географическими условиями их естественного произрастания.

Для создания высокопродуктивных сортопопуляций с высоким содержанием макро- и микроэлементов для лесостепной зоны Западной Сибири наиболее перспективны растения лугово-степной (усть-канской), лесной (иркутской) и лугово-степной (курайской) популяций.

5.4. Обобщенная модель распространенности ряда химических элементов *Pentaphylloides fruticosa*

Перспективность *P. fruticosa* в качестве лекарственного и пищевого сырья делает актуальным исследование химического состава этого растения с целью стандартизации растительного сырья, в частности, по содержанию минеральных веществ.

Известно, что химический состав растений зависит от многих разнородных факторов, но в целом отражает элементный состав среды роста (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Обычные концентрации микроэлементов в растениях, произрастающих на различных, но не загрязненных почвах, обнаруживают

широкие вариации, в связи с чем часто возникают трудности при определении среднего содержания элементов в растительном объекте, используемом в сравнительном анализе с другими растениями либо для стандартизации растительного сырья. Вместе с тем в процессе эволюции у каждого вида растений оказались генетически закрепленными определенные концентрации химических элементов, что позволяет считать элементный химический состав растений важным систематическим признаком (Перельман, 1975; Ильин, Сысо, 2001).

Предпринята попытка установления общих связей распределения некоторых химических элементов по концентрациям в зависимости от органа, фазы развития и места произрастания *P. fruticosa*.

Для решения этой задачи рассмотрены следующие вопросы:

- в какой мере распределение ряда химических элементов по концентрациям носит сходный характер в различных органах *P. fruticosa* на примере растений разных ценопопуляций, выращиваемых в культуре на интродукционном участке в ЦСБС;
- каков характер связи концентраций элементов в образцах *P. fruticosa*, собранных в разные фазы развития;
- какова степень корреляции между концентрациями элементов в растениях *P. fruticosa* из разных мест произрастания;
- как выглядит обобщенная модель распределения элементов по концентрациям для всех исследованных образцов по вышеперечисленным критериям?

Для исследования использованы собственные результаты элементного анализа *P. fruticosa*, опубликованные в работах Е.П. Храмовой с соавторами (Храмова и др., 2000; 2002, 2007; Стальная, Храмова, 2002; Khramova et al., 2003a, 2003b; Chankina et al., 2007) и представленные в табл. 5.1, 5.2, приложении 14.

В качестве объектов исследования рассмотрены следующие образцы *P. fruticosa*: растения, выращенные на интродукционном участке ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) (Храмова и др., 2002, 2007; Khramova et al., 2003a); растения, высаженные саженцами из ЦСБС на экспериментальных участках в Челябинской области (Южный Урал,.) (Khramova et al., 2003b; Chankina et al., 2007); растения,

выращенные из семян репродукции ЦСБС на опытном участке Краснооктябрьского опытного лесхоза (Северный Кавказ, Республика Адыгея, г. Майкоп) (Стальная, Храмова, 2002); растения, естественно произрастающие в Горном Алтае (Центральный и Юго-Восточный Алтай) и в Кузнецком Алатау (Храмова и др., 2000).

Было определено содержание следующих элементов: К, Са, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Ga, Ge, As, Se, Br, Rb, Sr, Y, Zr, Nb, Mo и Pb.

В итоге составлены таблицы массовых концентраций элементов в образцах C_i (ppm). Полученные результаты определения концентрации химических элементов были обработаны статистическими методами с помощью пакетов прикладных статистических программ «Excel 7.0», «Origin 6.0» и «Statistica 5.0».

Содержание каждого элемента в образцах *P. fruticosa* является сильно варьирующей величиной, разброс концентраций от пробы к пробе часто превышает порядок. Необходимо заметить, что суммарная доля всех определявшихся вышеперечисленных элементов в общей массе составляет 1 – 7% в растительных пробах и 10 – 15 % – в почвенных.

В процессе обработки экспериментальных данных предполагалось, что измеренные концентрации представляют собой случайные величины. Сначала был исследован характер функций распределения концентраций и их логарифмов для 80 образцов растений семи популяций, выращенных в ЦСБС. В качестве примера приведены соответствующие гистограммы повторяемости концентраций (а) и их логарифмов (б) для Zn (рис. 5.2). Для остальных элементов они носят сходный характер.

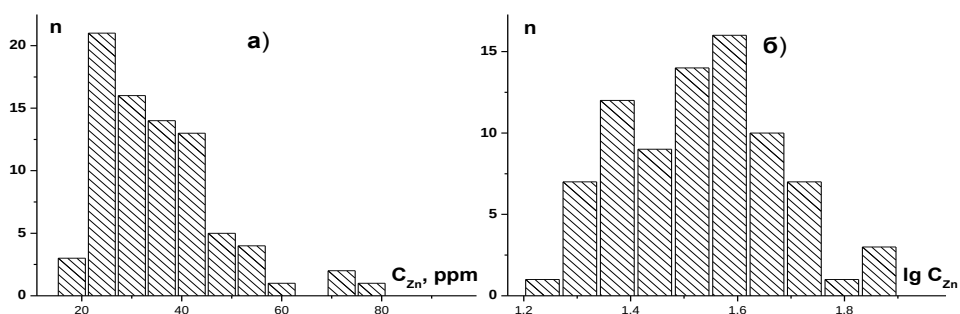


Рис. 5.2. Гистограммы повторяемости концентраций C (а) и логарифмов концентраций $\lg C$ (б) для цинка; n - число измерений

Зависимости подобного типа обычно хорошо описываются функциями плотности вероятности $p(C)$ нормального логарифмического закона распределения случайной величины C_i (ГОСТ П.009-79, 1980). В связи с чем, при проведении дальнейшего статистического анализа данных есть основания оперировать с логарифмами концентраций и в итоге определять не среднеарифметические значения последних, а среднегеометрические. Это накладывает определенные ограничения на число анализируемых элементов в пробах. Из рассмотрения исключены элементы, содержание которых в большинстве анализируемых проб не может быть определено используемым методом с необходимой точностью. Аналитики обычно им приписывают нулевые значения концентраций, что, естественно, исключает вычисление логарифмов и, соответственно, среднегеометрических величин. В дальнейшем рассматривались только те элементы, концентрации которых вне погрешностей измерений определялись не менее чем в 90% от общего числа проб: в противном случае при подведении итогов корреляционного анализа может быть потеряна общность выводов (Павлов и др., 2001, 2006). Таковых оказалось десять: K, Ca, Mn, Fe, Ni, Cu, Br, Rb, Zn и Sr.

Сопоставление средних логарифмов концентраций выше перечисленных 10 элементов в образцах листьев $\lg C_{\text{л}}$ и стеблей $\lg C_{\text{с}}$, собранных в разные фазы развития *P. fruticosa* на экспериментальном участке ЦСБС, представлено на рисунке 5.3.

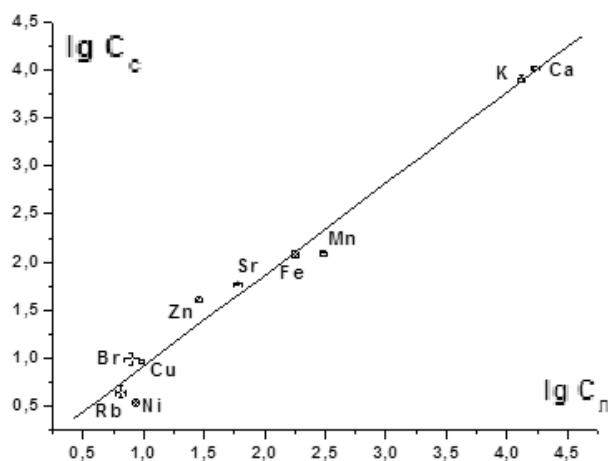


Рис. 5.3. Сравнение среднего элементного состава листьев $\lg C_{\text{л}}$ и стеблей $\lg C_{\text{с}}$ растений *P. fruticosa* из разных популяций, выращенных в ЦСБС. Концентрации $C_{\text{л}}$ и $C_{\text{с}}$ даны в ppm.

Отчетливо видна их линейная связь: коэффициент линейной корреляции (r) равен 0.99 с точностью до 0.01. В уравнении регрессии $\lg C_C = A \times \lg C_L + B$ коэффициенты A и B с соответствующими вариациями ΔA и ΔB равны 0.95 ± 0.05 и -0.04 ± 0.11 (табл. 5.4).

Таблица 5.4.

Параметры линейной связи логарифмов концентраций элементов
в разных органах *Pentaphylloides fruticosa*

Органы растений	r	A	ΔA	B	ΔB
листья-стебли	0.99	0.95	0.05	-0.04	0.11
листья-бутоны	0.99	0.93	0.06	0.11	0.13
листья-цветки	0.99	0.92	0.05	0.02	0.11
листья-плоды	1.00	1.02	0.03	-0.01	0.06
стебли-бутоны	0.97	0.95	0.08	0.19	0.18
стебли-цветки	0.98	0.95	0.07	0.09	0.15
стебли-плоды	0.99	1.05	0.05	0.07	0.10
бутоны-цветки	0.99	0.98	0.04	-0.08	0.08
бутоны-плоды	0.98	1.06	0.08	-0.06	0.17
цветки-плоды	0.99	1.09	0.06	0.01	0.13

, где r – коэффициент линейной корреляции Пирсона; $A \pm \Delta A$ и $B \pm \Delta B$ – параметры уравнения линейной регрессии $\lg C_C = A \cdot \lg C_L + B$ с соответствующими доверительными интервалами

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что только для пары «стебли-бутоны» коэффициент корреляции равен 0.97; для всех остальных пар $r \geq 0.98$. Это свидетельствует об очень сильной связи сопоставляемых величин. Среднее значение коэффициента A с учетом среднеквадратических отклонений ΔA близко к 1. Таким образом, линейно связаны не только логарифмы, но и непосредственно сами концентрации исследуемых элементов. Коэффициент B в пределах погрешностей измерений и естественных вариаций ΔB по сути не отличается от нуля. Следовательно, все прямые регрессии будут аналогичны представленной на рисунке 5.3 и пройдут вблизи начала координат.

Приведённые выше значения r (табл.5.4.) свидетельствуют о том, что исследованные органы *P. fruticosa* отличаются друг от друга по своему элементному составу очень незначительно, в среднем не более, чем различаются два образца одного и того же органа. Можно предположить, что при

рассмотрении больших рядов измерений распределения элементов K, Ca, Mn, Fe, Ni, Cu, Br, Rb, Zn и Sr по концентрациям в разных органах *P. fruticosa* окажутся практически одинаковыми.

Сходный результат получается и при группировании образцов по фазам развития растения (приложение 14). Для иллюстрации на рисунке 5.4 представлены результаты сопоставления логарифмов концентраций рассматриваемых элементов во время цветения $lg C_{цв}$ и плодоношения $lg C_{пл}$.

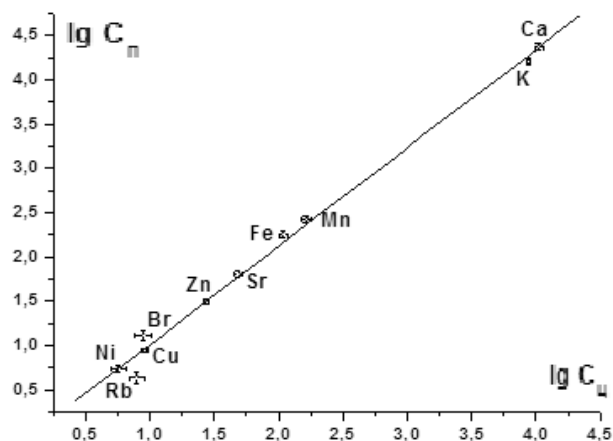


Рис. 5.4. Сопоставление среднего элементного состава надземных органов *Pentaphylloides fruticosa* в фазу цветения $lg C_{цв}$ и плодоношения $lg C_{пл}$. Концентрации $C_{цв}$ и $C_{пл}$ даны в ppm.

Обобщенные данные в остальные фазы развития растения приведены в таблице 5.5. Из нее следует, что коэффициенты корреляции во всех случаях больше 0.99. Значения величин A и B в пределах среднеквадратических разбросов соответственно близки к единице и к нулю.

Таблица 5.5.

Параметры линейной связи логарифмов концентраций элементов *Pentaphylloides fruticosa* в разные фазы развития

Фазы развития растения	r	A	ΔA	B	ΔB
начало вегетации - бутонизация	0.99	0.98	0.05	0.11	0.11
начало вегетации - цветение	0.99	0.97	0.05	0.07	0.12
начало вегетации - плодоношение	0.99	1.08	0.07	-0.03	0.15
бутонизация - цветение	1.00	0.99	0.02	-0.04	0.05
бутонизация - плодоношение	0.99	1.09	0.05	-0.14	0.11
цветение - плодоношение	1.00	1.11	0.03	-0.11	0.07

, где r – коэффициент линейной корреляции Пирсона; $A \pm \Delta A$ и $B \pm \Delta B$ – параметры уравнения линейной регрессии $lg C_c = A \cdot lg C_d + B$ с соответствующими доверительными интервалами

Таким образом, содержание элементов в образцах *P. fruticosa* в течение вегетационного периода изменяется также незначительно.

В какой мере концентрации элементов в растениях C_p связаны с содержанием элементов в почвах C_{II} можно судить по результатам, представленном на рисунке 5.5, где приведены данные для образцов *P. fruticosa* из семи местообитаний в Горном Алтае, интегрированные по органам. Коэффициент корреляции r между $\lg C_p$ и $\lg C_{II}$ составляет 0.90.

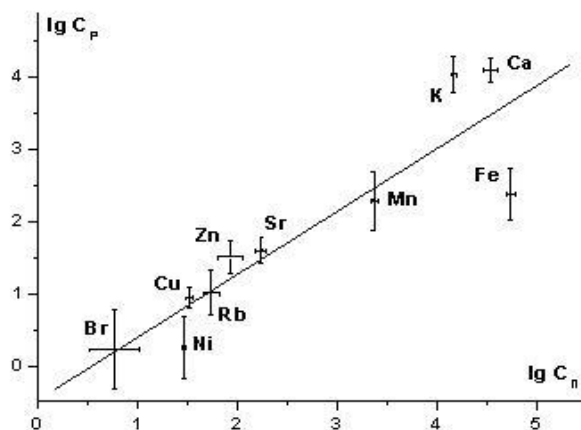


Рис. 5.5. Сопоставление среднего элементного состава почвы ($\lg C_{II}$) и растений *Pentaphylloides fruticosa* ($\lg C_p$) из Горного Алтая

Далее для выявления связи между элементным составом *P. fruticosa* и его местом произрастания были проанализированы собственные данные (Храмова и др., 2000; 2002, 2007; Стальная, Храмова, 2002; Khramova et al., 2003a, 2003b; Chankina et al., 2007) по содержанию элементов в растениях из 14 точек отбора образцов. При сопоставлении элементного состава образцов растений из Горного Алтая и Северного Кавказа величина r остается равной 0.98 (рис. 5.6).

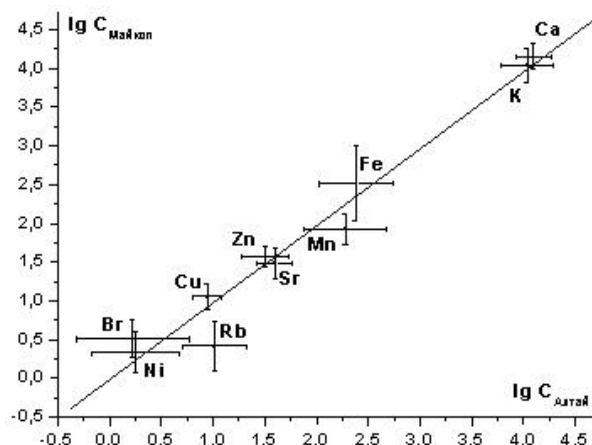


Рис. 5.6. Сопоставление среднего элементного состава *Pentaphylloides fruticosa* из Горного Алтая ($\lg C_{\text{Алтай}}$) и Северного Кавказа ($\lg C_{\text{Майкоп}}$)

О сходстве и различии распределения элементов по логарифмам концентраций в образцах *P. fruticosa* из остальных точек отбора можно судить по данным таблицы 5.6. Значения коэффициентов r , A и B получены как средние для всех органов *P. fruticosa* и во все фазы развития растения. Коэффициент корреляции r – не ниже 0.96, а в большинстве случаев достигает 0.98.

Таблица 5.6.

Параметры связи логарифмов концентраций элементов у
Pentaphylloides fruticosa из разных местообитаний

Местообитание	r	A	ΔA	B	ΔB
ЦСБС – Горный Алтай	0.98	1.08	0.08	-0.26	0.17
ЦСБС – Касли (Челябинская обл.)	0.97	1.09	0.09	-0.34	0.21
ЦСБС – Майкоп (Северный Кавказ)	0.98	1.10	0.07	-0.31	0.16
ЦСБС – Озерск (Челябинская обл.)	0.98	1.06	0.07	-0.23	0.16
Горный Алтай – Касли (Челябинская обл.)	0.96	0.98	0.10	-0.02	0.23
Горный Алтай - Майкоп (Северный Кавказ)	0.98	0.99	0.07	-0.02	0.15
Горный Алтай – Озерск (Челябинская обл.)	0.96	0.94	0.10	0.10	0.22
Касли – Майкоп (Северный Кавказ)	0.98	0.98	0.06	0.08	0.14
Касли – Озерск (Челябинская обл.)	0.98	0.95	0.07	0.15	0.14
Майкоп (Северный Кавказ) – Озерск	0.98	0.96	0.06	0.09	0.13

, где r – коэффициент линейной корреляции Пирсона; $A \pm \Delta A$ и $B \pm \Delta B$ – параметры уравнения линейной регрессии $\lg C_c = A \cdot \lg C_{cl} + B$ с соответствующими доверительными интервалами

Согласно полученным данным, по крайней мере, для трех точек на Урале, семи – в Горном Алтае, одной – в Майкопе, двух – в Новосибирске и одной – в Кузнецком Алатау, географически удаленных друг от друга, могут быть надежно выведены среднегеометрические значения концентраций элементов и дисперсии их логарифмов одновременно для всех органов растения и во всех фазах развития (табл. 5.7).

Содержание элементов в растениях *P. fruticosa*, выращенных в ЦСБС, практически соответствует таковому для образцов из всех исследованных мест в целом (табл. 5.7). Можно сказать, что среднегеометрические значения содержания элементов, а также дисперсии их логарифмов на указанных территориях

свойственны данному виду и могут применяться при сравнительном анализе *P. fruticosa* с другими растениями.

Таблица 5.7.

Среднегеометрические значения концентраций элементов $\bar{C}$ (мг/кг на возд. сух. вес), их логарифмы $\lg \bar{C}$ и дисперсии $\Delta \lg \bar{C}$ у *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающего в ЦСБС и других обследованных местах

Элементы	ЦСБС			Все исследованные места произрастания (всего 14 точек сбора образцов)		
	$\bar{C}$	$\lg \bar{C}$	$\Delta \lg \bar{C}$	$\bar{C}$	$\lg \bar{C}$	$\Delta \lg \bar{C}$
K	17700	4.25	0.17	13000	4.11	0.23
Ca	10700	4.03	0.25	12000	4.08	0.23
Mn	136	2.13	0.23	138	2.14	0.33
Fe	130	2.11	0.20	180	2.25	0.31
Ni	16	1.19	0.35	5.6	0.75	0.42
Cu	8.7	0.94	0.22	8.7	0.94	0.20
Zn	31	1.49	0.17	33	1.52	0.16
Br	7.4	0.87	0.31	4.8	0.68	0.51
Rb	7.0	0.84	0.25	4.7	0.67	0.40
Sr	49	1.69	0.18	40	1.60	0.34

В результате проведенного статистического анализа массива данных содержания химических элементов (K, Ca, Mn, Fe, Ni, Cu, Br, Rb, Zn и Sr) у *Pentaphylloides fruticosa* подтверждены общие закономерности распределения их по концентрациям в зависимости от органа растения, фазы развития и места произрастания. Выявлена весьма высокая корреляционная связь между содержанием элементов в разных органах *P. fruticosa* ($r = 0.96 - 1.00$); между содержанием элементов у *P. fruticosa* по фазам развития растения ($r = 0.99 - 1.00$); между содержанием элементов *P. fruticosa* из разных местообитаний ($r = 0.96 - 0.99$). Вычислены среднегеометрические значения содержания K, Ca, Mn, Fe, Ni, Cu, Br, Rb, Zn и Sr в растениях *P. fruticosa*, которые свойственны виду, могут применяться при сравнительном анализе с другими растениями и быть использованы в базе данных.

На основе вышеизложенного материала можно сделать следующие выводы по химическому составу *P. fruticosa*:

1. *P. fruticosa* является перспективным источником лекарственного и пищевого сырья, обогащенного Mn, Ca, Zn и другими элементами. Уровень концентрации потенциально токсичных элементов в растениях, произрастающих в Горном Алтае, находится в пределах фоновых значений, что позволяет по этому критерию отнести данное растительное сырье к экологически чистому при использовании.
2. Различия в содержании отдельных элементов в растениях *P. fruticosa* связаны с условиями их местообитания: Mn – с режимом увлажнения, Cu – с высотой над уровнем моря. Накопление Ca, K, Mn и Mo происходит преимущественно в листьях; Ti, Zn, Sr и Br – в стеблях; Cu – в цветках. *P. fruticosa* аккумулирует Ca, K, Mn, Zn, Ti, Ni, Cu, Fe и не накапливает As, Hg, Nb и Cr.
3. Каждое возрастное состояние *P. fruticosa* характеризовалось определенным содержанием минеральных элементов: растения в прегенеративном периоде онтогенеза (имматурные и виргинильные) отличались наиболее интенсивным накоплением микроэлементов по сравнению с растениями в генеративном периоде онтогенеза (молодые, средневозрастные, старые генеративные). Наибольшее количество микроэлементов выявлено в виргинильных растениях.
4. Растения *P. fruticosa* при интродукции аккумулируют Ca, K, Mn, Ti, V, Sr, Ni, но не накапливает As, Nb, Cr. Содержание потенциально токсичных элементов (Ni, Hg, Pb) находится в пределах фоновых значений.
5. Вычислены среднегеометрические значения содержания отдельных элементов в образцах *P. fruticosa*, которые свойственны виду, могут применяться при сравнительном анализе *P. fruticosa* с другими растениями, быть использованы при стандартизации растительного сырья, а также включены в базы данных.

ГЛАВА 6. ТЕХНОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*

В условиях усиления антропогенного давления на биосферу особое значение приобретают исследования популяций в техногенных зонах в целях оценки путей адаптации растений к разным типам воздействий и выявления реакции растительных организмов на стресс. Возможно, что ценопопуляции растений имеют определенный адаптивный потенциал к природным и техногенным факторам и реагируют на комплексное воздействие среды в рамках этих возможностей (Безель и др., 2001; Позолотина и др., 2006).

Для оценки стрессового воздействия на листья растений широко используются морфофизиологические, анатомические и биохимические методы. Поступающие в растительный организм вредные компоненты выбросов промышленных предприятий, автотранспорта, техногенных катастроф вызывают широкий спектр изменений, которые можно характеризовать как стресс-индуцируемые. Как отмечает В.Н. Позолотина (2003), в основе ответных реакций живых организмов на различные воздействия лежат генетически закрепленные механизмы, возникшие на ранних этапах эволюции, которые обеспечивают устойчивость живых систем и возможности их адаптации к изменяющимся условиям внешней среды. Во всех случаях отдаленные эффекты фенотипически проявляются в повышенной частоте аномалий в развитии, в изменении жизнеспособности, в расширении диапазона изменчивости разных признаков и свойств. Важнейшей физиологической особенностью растений является активация в экстремальных условиях системы защитных физиологических механизмов.

Фенольные соединения и флавоноиды, в частности, играют важную роль в развитии растения и защите их от неблагоприятных факторов окружающей среды (Кавеленова и др., 2001; Маракаев и др., 2006; Гарифзянов и др., 2009; Loponen et al., 1997, 1998, 2001; Saleem et al., 2001; Pasqualini et al., 2003).

6.1. Влияние промышленно-транспортного загрязнения на растения

Pentaphylloides fruticosa

Экологическое состояние г. Новосибирска – крупнейшего промышленного города России в последние годы остается напряженным. Более того, просматривается тенденция к его ухудшению, в основном, за счет увеличения количества автотранспорта, антропогенного загрязнения почв, повышения акустических, электромагнитных и других факторов (Пивкин, Чиндяева, 2002). На примере Новосибирска, одного из городов-миллионников со сложной экологической обстановкой по качеству жизненной среды, проведено сравнительное изучение некоторых морфологических и биохимических характеристик *P. fruticosa*, одного из красивоцветущих и привлекающих внимание своей декоративностью кустарника, широко используемого в зеленом строительстве во многих российских городах.

6.1.1. Макро- и микроэлементный состав *Pentaphylloides fruticosa* в условиях промышленно-транспортного загрязнения

Для исследования выбраны растения *P. fruticosa*, высаженные на газоне вдоль автомобильной магистрали по ул. Фабричной в Железнодорожном районе г. Новосибирска саженцами из ЦСБС СО РАН (городские условия). Железнодорожный район относится к районам с неблагоприятной экологической ситуацией (Ильин, Сысо, 2001; Пивкин, Чиндяева, 2002), где основными загрязняющими веществами, дающими превышения ПДК, являются пыль, диоксид азота, аммиак, оксид углерода, формальдегид, 3,4-бенз(а)пирен, но не обнаружено диоксида серы (табл. 6.1). Контролем служили растения, произрастающие на интродукционном участке ЦСБС СО РАН, расположенном в относительно благоприятном с экологической точки зрения районе (Советский район, Академгородок) (фоновые условия). На рисунке 6.1 представлена

экологическая характеристика районов г. Новосибирска и отмечены места отбора образцов растений *P. fruticosa* и почвы.

Таблица 6.1.

Среднемесячные концентрации основных загрязнителей воздуха Железнодорожного (I) и Советского (II*) районов г. Новосибирска в течение вегетационного периода.

Данные ЗапСибЦМС, 2001 г.

Ингредиент	Район	Месяц						Среднее значение за IV-IX	ПДК
		IV	V	VI	VII	VIII	IX		
Взвешенные вещества, мг/м ³	I	0.15	0.26	0.24	0.19	0.24	0.24	0.20	0.15
	II	0.09	0.14	0.17	0.16	0.14	0.20	0.18	
Оксид углерода, мг/м ³	I	3.0	4.0	3.0	2.0	2.0	2.0	3.0	3.0
	II	3.0	3.0	3.0	2.0	2.0	2.0	2.0	
Диоксид азота, мг/м ³	I	0.01	0.04	0.03	0.03	0.08	0.07	0.05	0.04
	II	0.02	0.03	0.04	0.03	0.05	0.02	0.04	
Аммиак, мг/м ³	I	0.04	0.18	0.06	0.03	0.03	0.03	0.06	0.04
	II	-	-	-	-	-	-	-	
Формальдегид, мг/м ³	I	0.01	0.007	0.006	0.009	0.009	0.011	0.009	0.003
	II	-	-	-	-	-	-	-	
3,4-бенз(а)пирен, нг/м ³	I	3.7	1.1	0.7	0.9	1.5	1.6	2.2	1
	II	-	-	-	-	-	-	-	

Прочерк означает, что вещество не обнаружено. * – для сравнения приведены результаты по содержанию примесей в воздухе в жилой зоне Академгородка вблизи шоссе, что дает основание считать их несколько завышенными для территории ЦСБС.

Для определения содержания элементов в растениях брали среднюю пробу надземной части 20 растений в течение вегетационного периода (с июня по сентябрь). Срезали годовичные облиственные побеги длиной 15 – 20 см и разделяли на листья, стебли и репродуктивные органы – цветки и плоды. Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния, не промывая.

Для оценки уровня загрязнения почв тяжелыми металлами были взяты образцы верхних горизонтов (0–20 см) почвы методом «конверта». Отобрано по 5 проб на газоне длиной 50 м вдоль ул. Фабричной и на интродукционном участке

ЦСБС. Величина рН водной вытяжки почвы на газоне составляла 7.86; на контрольном участке – 5.55.

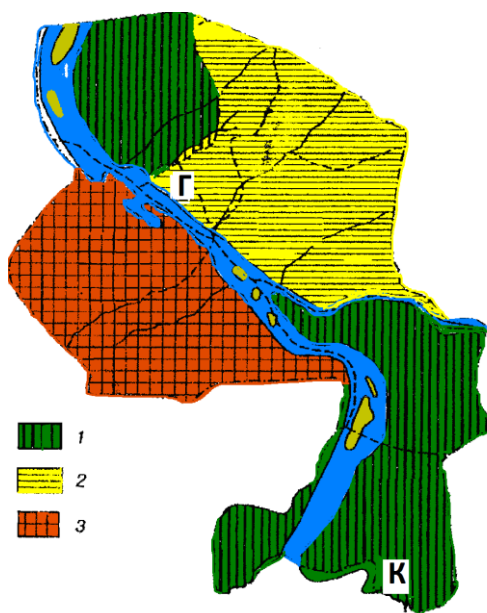


Рис. 6.1. Экологическое районирование г. Новосибирска (Пивкин, Чиндяева, 2002): 1 — районы с относительно благоприятной экологической ситуацией; 2 — неблагоприятной; 3 — критической; Г — место взятия образцов в городе (Железнодорожный район); К — в ЦСБС (Академгородок, Советский район).

Навеску воздушно-сухого растительного сырья, а также почвы (1 г) измельчали в агатовой ступке. Затем образцы прессовали в форме таблетки диаметром 1 см, весом 20-30 мг. Определение элементов проводили методом РФА СИ.

Одним из основных факторов, определяющих накопление элементов в растении, является их содержание в почве. В современных условиях загрязнение объектов окружающей среды тяжелыми металлами чаще всего происходит за счет атмосферных выбросов промышленных предприятий и автотранспорта. Таким образом, в промышленных центрах имеется два основных пути поступления избыточных химических элементов — из воздуха и почвы.

В таблице 6.2 приведены усредненные значения содержания элементов в почве из уличной посадки и контроля за вегетационный период, поскольку за столь короткий период минеральный состав почвы варьирует незначительно. В целом полученные данные согласуются с результатами определения

микроэлементов в почвах Новосибирска, полученными В.Б. Ильиным и А.И. Сысо (2001).

Таблица 6.2.

Содержание элементов в почве из мест произрастания *Pentaphylloides fruticosa* в городских и фоновых условиях (К, Са и Fe даны в мг/г от воздушно-сухой массы, остальные элементы - в мг/кг)

Элемент	Город	Контроль (ЦСБС)
K	16±0.6*	16±0.6
Ca	63±2.5	24±1
Fe	22.4±1.1	28.7±1.4
Ti	3854±424	7534±828
As	6.0±2.9	3.0±1.5
Br	6.6±0.3	4.8±0.2
Co	129±23	178±32
Cr	147±73	176±88
Cu	24.7±1.5	17.2±1.0
Ga	8.2±4.1	12.5±6.2
Ge	1.0±0.5	0.8±0.4
Mn	845±25	1259±38
Mo	0.4±0.02	0.5±0.02
Nb	5.2±1.9	9.0±3.3
Ni	25.6±10.2	26.7±10.7
Pb	24.6±2.7	7.0±0.7
Rb	50.4±2.0	60.7±2.4
Sr	218±8.7	192±7.7
Th	2.7±1.3	4.5±2.3
U	1.1±0.6	1.1±0.6
V	112±19	220±37
Y	15.8±7.9	25.6±12.8
Zn	87.7±3.5	45.3±1.8
Zr	136±81	277±166

*Примечание: среднее значение ± стандартное отклонение.

Для оценки уровня техногенного загрязнения почвы, взятой с газона в месте произрастания *P. fruticosa*, был рассчитан суммарный показатель загрязнения Z_c по известной формуле Ю.Е. Саета:

$$Z_c = \sum K_c - (n - 1), \quad (6.1)$$

где K_c — коэффициент концентрации i -го химического элемента, вычисленный как отношение концентрации данного элемента в загрязненной почве к его фоновой концентрации; n — число основных металлов (Янин, 2002).

Значение Z_c для почвы из уличной посадки составило 22 и оценивается как среднее или умеренно опасное (Ильин, Сысо, 2001; Методические..., 1987).

Основными загрязнителями в этой точке отбора можно назвать As, Pb, Zn, Ca, Cu, Br и Sr. Для почвенного покрова г. Новосибирска свойственно полиметаллическое загрязнение, что является следствием многоотраслевой структуры местной индустрии, разнообразия производственных направлений (Ильин, Сысо, 2001). В почвах фонового участка наблюдалась повышенная концентрация Ti, Mn, Zr, Cr по сравнению с загрязненным участком, что можно объяснить привносом с пылью из более загрязненных городов-спутников Новосибирска – Бердска и Искитима, либо естественно сложившейся почвенно-геохимической обстановкой.

Следует отметить, что листья растений *P. fruticosa* в уличной посадке более мелкие по сравнению с контролем, цветков значительно меньше и они мельче, т.е. растения в уличной посадке испытывают неблагоприятное техногенное воздействие города.

В надземной части *P. fruticosa* обнаружено 24 элемента. Следует отметить, что растения в зависимости от места произрастания и фазы вегетации содержат различный набор элементов, в разных количествах и соотношениях. В целом содержание практически всех элементов выше в растениях в городской посадке по сравнению с контролем (табл. 6.3).

Только в уличных посадках в растениях обнаружены Cr, As, Y, Nb, Bi и Th. Существенно возрастает в них содержание Fe, Co, Ti, Zr и Pb: количество этих элементов в листьях и цветках в 20–50 раз выше, чем в контроле. Содержание Ni, Cu и Zn в городских растениях выше в 1.2–3.6 раза. Напротив, Mo и Mn накапливаются в бóльших количествах в листьях контрольных растений.

Известно, что растительный организм стремится максимально обезопасить последующую генерацию от воздействия нежелательных элементов, что проявляется в специфическом распределении тяжелых металлов по органам растений: корни → стебель (листья) → органы запасаания ассимилятов (Ильин, Сысо, 2001).

Таблица 6.3.

Содержание химических элементов в растениях *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающих в городских и фоновых условиях

(К и Са в мг/г, остальные элементы – мг/кг возд.-сухой массы)

Элемент	Орган растения	Город			Контроль (ЦСБС)		
		бутонизация	цветение	плодоношение	бутонизация	цветение	плодоношение
	2	3	4	5	6	7	8
K	лист	13.7±0.5 ¹	11.3±0.5	8.9±0.3	13.3±0.5	14.5±0.5	11.0±0.4
	стебли	21.9±0.9	9.5±0.4	3.7±0.15	18.1±0.7	21.0±0.9	10.8±0.4
	репрод. органы	17.0±0.7	10.8±0.4	4.5±0.2	14.8±0.5	11.1±0.4	8.5±0.3
Ca	лист	19.8±0.8	27.7±1.1	24.4±1	16.6±0.7	12.7±0.5	16.2±0.6
	стебли	12.7±0.5	11.3±0.4	12.6±0.5	8.3±0.3	5.7±0.2	6.7±0.3
	репрод. органы	7.4±0.3	16.4±0.7	26.4±1	8.0±0.3	7.2±0.3	10.0±0.4
Ti	лист	100±11	299±33	283±31	33±3.6	15±1.6	36±4
	стебли	57±6.3	107±11	180±7.2	63±2.5	37±4	29±3
	репрод. органы	23±2.5	193±21	469±52	13±1.4	9±1	81±9
V	лист	н.о. ²	20±3.2	21±3.2	19.7±3	10.4±1.7	23±3.7
	стебли	20±3.2	11±1.8	20±3.2	24.8±4	25.0±4	49.7±8
	репрод. органы	9.5±1.5	9±1.5	25±4	13±2	н.о.	10±1.6
Cr	лист	н.о.	15.3±7.6	11.2±5.6	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
	репрод. органы	н.о.	6.1±3.0	20.3±10.2	н.о.	н.о.	н.о.
Mn	лист	300±9	197±6	171±5	360±11	167±5	212±6
	стебли	79±2	78±2	87±2.6	85±2.6	58±1.7	104±3
	репрод. органы	101±3	146±4	222±7	172±5	130±4	180±5
Fe	лист	960±48	2812±146	2427±121	121±6	110±5	237±12
	стебли	357±18	824±41	1134±56	144±8	47±2	73±4
	репрод. органы	175±90	1867±93	3632±181	74±4	62±3	145±8
Co	лист	7.1±1.3	18.3±3.5	15.2±2.8	2.1±0.4	1.3±0.25	1.4±0.26

¹ — среднее значение ± стандартное отклонение;² — н.о. - концентрация элемента ниже предела обнаружения (0.1 мг/кг)

продолжение таблицы 6.3

1	2	3	4	5	6	7	8
Co	стебли	3.4±0.6	5.8±1.1	7.7±14.6	1.0±0.2	0.6±0.1	н.о.
	репрод. органы	2.8±0.5	12.7±2.4	21.8±4	1.4±0.26	1.5±0.26	1.8±0.34
Ni	лист	5.2±2	7.2±2.9	6.9±2.7	8.2±3	6.1±2.4	5.3±2
	стебли	2.9±1	3.5±1.4	2.9±1.1	2.4±1	2.3±0.9	3.1±1.2
	репрод. органы	6.0±2.4	5.4±2	8.1±3	9.0±4	5.7±2.3	7.0±2.8
Cu	лист	16.2±1	16.7±1	15.2±0.9	12.8±0.7	12.6±0.7	7.8±0.5
	стебли	12.8±0.8	12.2±0.7	12.4±0.7	10.3±0.6	7.7±0.5	7.6±0.5
	репрод. органы	26.8±1.6	16.2±1	17.9±1.1	18.5±1.1	14.3±0.8	15.3±0.9
Zn	лист	45.4±2.3	60.1±3.0	63.4±3.2	37.5±1.9	28.1±1.4	19.2±1.0
	стебли	49.4±2.5	58.1±2.9	76.7±3.8	35.1±1.8	20.8±1.0	21.4±1.1
	репрод. органы	74.3±3.7	53.6±2.7	73.6±3.7	46.7±2.3	39.3±2.0	30.9±1.5
Ga	лист	0.6±0.3	1.3±0.7	1.4±0.7	0.7±0.4	0.7±0.3	0.5±0.3
	стебли	0.7±0.4	0.9±0.5	0.9±0.4	0.5±0.3	0.5±0.2	0.5±0.2
	репрод. органы	0.9±0.4	1.3±0.7	1.7±0.8	0.8±0.4	0.4±0.2	0.5±0.2
As	лист	3.5±1.8	1.3±0.7	3.4±1.7	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	1.2±0.6	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
	репрод. органы	н.о.	н.о.	2.9±1.5	н.о.	н.о.	н.о.
Br	лист	52.9±2.6	10.4±0.5	9.6±0.5	7.6±0.4	6.6±0.3	13.0±0.6
	стебли	22.0±1.1	7.7±0.4	2.5±0.1	7.8±0.4	12.8±0.6	14.2±0.7
	репрод. органы	5.9±0.3	4.3±0.2	2.4±0.1	4.6±0.2	1.6±0.08	9.1±0.5
Rb	лист	4.6±0.2	7.0±0.3	5.3±0.2	5.4±0.2	4.0±0.2	3.8±0.1
	стебли	4.7±0.2	2.9±0.1	2.4±0.1	5.4±0.2	5.1±0.2	3.3±0.1
	репрод. органы	5.9±0.3	6.2±0.3	8.3±0.3	9.6±0.5	6.0±0.3	5.8±0.2
Sr	лист	58±2	78±3	85±4	61±3	38±2	58±3
	стебли	79±3	66±3	51±2	47±2	32±1	39±2
	репрод. органы	31±1	52±2	71±3	28±1	22±1	35.5±2
Y	лист	0.7±0.3	2.1±1.0	2.5±1.3	н.о.	н.о.	0.2±0.1
	стебли	0.3±0.1	0.5±0.3	1.0±0.5	н.о.	н.о.	н.о.
	репрод. органы	н.о.	1.6±0.8	3.3±1.7	н.о.	н.о.	н.о.

продолжение таблицы 6.3

1	2	3	4	5	6	7	8
Zr	лист	4.0±0.5	12.9±1.5	12.9±1.5	0.7±0.08	0.2±0.02	1.7±0.2
	стебли	2.4±0.3	3.6±0.4	7.0±0.8	1.1±0.13	н.о.	0.1±0.01
	репрод. органы	1.7±0.1	13.5±1.8	50.7±6	0.1±0.01	н.о.	0.3±0.03
Nb	лист	0.2±0.02	0.6±0.06	0.5±0.05	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	0.1±0.01	0.1±0.01	0.2±0.02	н.о.	н.о.	н.о.
	репрод. органы	н.о.	0.5±0.05	1.3±0.13	н.о.	н.о.	н.о.
Mo	лист	0.3±0.01	0.3±0.01	0.3±0.01	0.7±0.03	0.7±0.03	0.6±0.02
	стебли	н.о.	н.о.	0.2±0.1	0.1±0.05	н.о.	0.1±0.05
	репрод. органы	0.2±0.01	0.2±0.01	0.4±0.01	0.3±0.01	0.3±0.01	0.3±0.01
Pb	лист	1.3±0.1	12.8±1.4	7.9±0.9	1.1±0.1	н.о.	1.4±0.1
	стебли	н.о.	2.7±0.3	13.2±1.4	н.о.	н.о.	0.5±0.05
	репрод. органы	1.0±0.1	4.1±0.5	10.0±1.1	0.5±0.05	4.7±0.5	0.7±0.08
Bi	лист	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	н.о.	н.о.	0.20±0.1	н.о.	н.о.	н.о.
	репрод. органы	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.
Th	лист	0.19±0.1	0.63±0.3	0.34±0.2	н.о.	н.о.	н.о.
	стебли	н.о.	0.08±0.05	0.25±0.1	н.о.	н.о.	н.о.
	репрод. органы	н.о.	0.33±0.2	0.77±0.4	н.о.	н.о.	н.о.
U	лист	н.о.	0.34±0.2	0.28±0.1	0.23±0.1	0.12±0.1	0.25±0.1
	стебли	0.32±0.2	0.25±0.1	0.17±0.1	н.о.	н.о.	0.16±0.1
	репрод. органы	н.о.	0.38±0.2	0.41±0.2	н.о.	н.о.	0.09±0.04

Сопоставляя различные органы *P. fruticosa*, произрастающего на контрольном участке, можно отметить, что максимальное накопление элементов Ca, V, Mn, Fe, Sr, Zr, Mo, Pb и U обнаружено в листьях; Cu, Zn и Rb – в репродуктивных органах; K и Br – в стеблях. Ni в листьях и репродуктивных органах находится практически в равных количествах, подобная тенденция отмечена и для Ga. В растениях из уличной посадки картина распределения элементов по органам пятилистника кустарникового изменяется по сравнению с контролем: существенно возрастает количество Ca, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Zr, Th и U в репродуктивных органах *P. fruticosa* (в основном в плодах) по сравнению с листьями. Накопление химических элементов в городских растениях связано с поступлением их как из почвы, так и из загрязненного воздуха. Изменение в характере распределения элементов по органам растений, произрастающих в городских условиях, скорее всего, связано с различной запыленностью, что обусловлено их морфологическими особенностями. Плоды *P. fruticosa*, густодлинноволосистые орешки, накапливают на своей поверхности больше элементов-загрязнителей, чем листья, состоящие из 1 – 3 пар заостренно-продолговатых, яйцевидных, голых с обеих сторон листочков (Курбатский, 1988; Коропачинский, Встовская, 2012).

Накопление отдельных элементов растениями в городских и фоновых условиях с июня по сентябрь идет по-разному. Так, содержание Ni, Cu, Zn, Rb и Ga в листьях *P. fruticosa* из контроля снижается, а Br повышается по мере старения растений, тогда как в растениях в условиях загрязнения наблюдается противоположная тенденция. Минимум содержания Fe в различных органах контрольных растений соответствует фазе цветения, а городских – фазе бутонизации. Количество Mn в листьях городских растений снижается от фазы бутонизации к фазе плодоношения, в стеблях практически не изменяется, в репродуктивных органах возрастает, а в контрольных растениях наблюдается небольшое снижение в период цветения во всех органах и повышение во время плодоношения.

Следует отметить, что соотношения между отдельными элементами претерпевают значительные изменения. Так, выявлен сдвиг в соотношении Fe/Mn в пользу Fe для городских растений. Его величина составила в фазу цветения и плодоношения для листьев, стеблей, цветков и плодов 14.3 – 14.2, 10.6 – 13.0, 12.8– 16.4 соответственно. В контрольных растениях величина Fe/Mn равнялась в листьях 0.7 – 1.1; в стеблях 0.7 и в репродуктивных органах 0.5 – 0.8. Подобные сдвиги в соотношении Fe/Mn известны и в большинстве случаев связаны с повышением содержания железа на фоне резкого падения уровня марганца (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Устойчивость..., 1991; Carreras, Pignata, 2002; Giniyatullin et al., 2003). Известно, что доступность Mn для растений, произрастающих на городских почвах, снижена из-за пониженной влажности почвы и более щелочной реакции среды (Парибок и др., 1982). Согласно полученным данным, концентрация Mn у *P. fruticosa* практически не зависит от условий произрастания. Скорее всего, растения, произрастающие в условиях города, аккумулируют Mn как из почвы, так и из воздуха. При этом содержащиеся марганец соединения, оседая на листья и другие части растения, частично остаются на них в виде поверхностных отложений.

Взаимодействие между Sr и Ca весьма сложно, эти элементы могут конкурировать между собой, но Sr обычно не может замещать Ca в его биохимических функциях (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Соотношение Sr/Ca является довольно постоянной величиной, но имеет тенденцию к понижению при переходе к более высокому уровню биогеохимической пищевой цепи, например, почва – растение (Blum et al., 2000). По нашим данным следует, что соотношение Sr/Ca (содержание Sr и Ca выражено в мг от сухой массы) в почве с газона составляет $3.5 \cdot 10^{-3}$, в листьях, репродуктивных органах и стеблях городских растений – $3.1 \cdot 10^{-3}$, $3.1 \cdot 10^{-3}$ и $5.4 \cdot 10^{-3}$ соответственно. В почве из контрольного места произрастания *P. fruticosa* величина соотношения Sr/Ca равняется $8.0 \cdot 10^{-3}$, в листьях и репродуктивных органах растений — $3.4 \cdot 10^{-3}$, стеблях – $5.7 \cdot 10^{-3}$. Соотношение Sr/Ca в исследованных органах растений в контроле и в растениях, произрастающих в городских условиях, практически одинаково. Сниженное

соотношение Sr/Ca в почве с газона вызвано более высоким содержанием Ca в ней, что подтверждается и щелочной реакцией водной вытяжки (pH 7.86). Скорее всего, нарушения в соотношении Sr/Ca при переходе к более высокому уровню биогеохимической пищевой цепи, в частности, от почвы к растению, у *P. fruticosa* в городских условиях не наблюдается.

Загрязнение растения химическими элементами характеризуется показателем накопления (K_c – коэффициент концентрации) элемента. В листьях *P. fruticosa* в уличной посадке особенно значительно возросло содержание Zr, Ti, Fe и Co, в меньшей степени – Pb, Zn, Ga, Sr и Cu. Максимальное значение K_c элементов составило: для циркония – 55, железа – 25.6, титана – 19.8, кобальта – 13.7, брома – 6.9, свинца – 5.8, цинка – 3.3, галлия – 2.7, стронция – 2.1, меди – 2, V – 1.9. Ранжирование значений K_c элементов и анализ значений суммарного показателя загрязнения Z_c в различных органах растения в течение вегетационного периода позволяет наиболее точно установить качественный состав техногенного загрязнения (табл. 6.4). Согласно полученным данным наибольшее накопление тяжелых металлов наблюдалось в листьях *P. fruticosa* в фазе цветения ($Z_c=104$), плодах и стеблях ($Z_c=242$ и 106 соответственно) в фазе плодоношения. В дополнение к элементам-загрязнителям среды, обнаруженным только в растениях в уличной посадке (Cr, As, Y, Nb, Bi и Th), можно отнести Zr, Fe, Co, Pb, Ti, Zn, Cu, Ga, Sr, Br и V с максимальным показателем загрязнения.

6.1.2. Состав и содержание фенольных соединений *Pentaphylloides fruticosa* в условиях промышленно-транспортного загрязнения в течение вегетационного сезона

Следующий этап заключался в определении состава и содержания фенольных соединений в различных органах *P. fruticosa*, выявлении особенностей их изменения в течение вегетационного периода и установлении связи с некоторыми факторами техногенного воздействия.

Таблица 6.4.

Распределение элементов в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa* из уличной посадки в зависимости от фазы вегетации и коэффициента накопления

Фаза вегетации	Орган растения	Интервал значений K_c химических элементов					Z_c
		>100	100-30	30-10	10-3	3-1.5	
Бутонизация	листья				Ti, Fe, Co, Br, Zr		27
	стебли				Co	Fe, Br, Sr, Zr	9
	бутоны.			Zr,		Ti, Fe, Co, Zn, Pb	15
Цветение	листья		Zr	Ti, Fe, Co		V, Zn, Ga, Br, Rb, Sr	104
	стебли			Fe	Co	Ti, Ni, Cu, Zn, Ga, Sr, U	35
	цветки		Fe	Ti	Co, Ga	Br, Sr	62
Плодоношение	листья			Fe, Co, Y	Ti, Zn, Zr, Pb	Cu, Ga, Sr	44
	стебли		Zr	Fe, Pb	Ti, Zn	Cu, Ga, Mo	106
	плоды	Zr		Fe, Co, Pb	Ti, Ga, U	V, Zn, Sr	242

Анализировали те же растения *P. fruticosa*, высаженные саженцами на газоне вдоль автомобильной магистрали по ул. Фабричной (Железнодорожный район г. Новосибирска, городские условия), и растения, выращенные на интродукционном участке ЦСБС СО РАН (фоновые условия).

Для определения содержания фенольных соединений (суммарного содержания, по группам и отдельным компонентам) брали среднюю пробу с 20 особей из уличной посадки и интродукционного участка ЦСБС в течение вегетационного периода (с июня по сентябрь). Срезали годовичные облиственные побеги длиной 15-20 см и разделяли на листья, стебли и репродуктивные органы – цветки и плоды.

Исследование фенольного состава показало, что в экстрактах из надземных органов *P. fruticosa*, произрастающего в городских и фоновых условиях, содержится не менее 16 соединений фенольной природы (рис. 6.2).

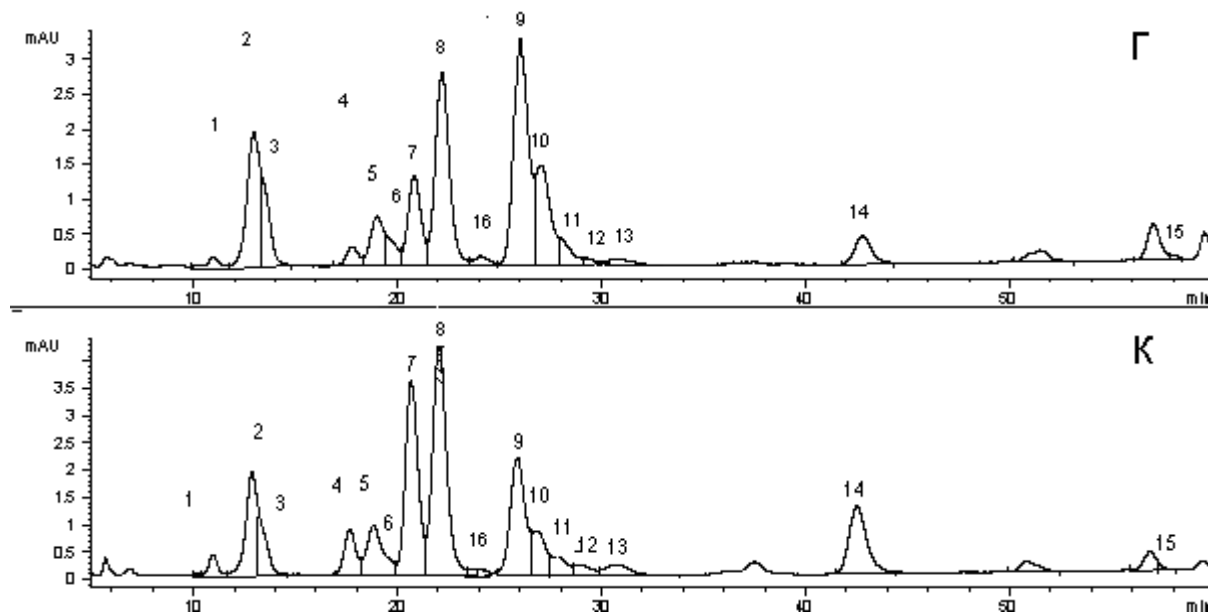


Рис. 6.2. Хроматограммы водно-этанольного экстракта из листьев *P. fruticosa* из уличной посадки (Г) и фоновых условий (Б) в фазе бутонизации; 4 – гиперозид ($t_R=17.48$ мин.), 5 – изокверцитрин ($t_R=18.67$ мин.), 6 – рутин ($t_R=18.69$ мин.), 7 – эллаговая кислота ($t_R=21.65$ мин.), 8 – эфир эллаговой кислоты ($t_R=22.32$ мин.), 9 – авикулярин ($t_R=26.46$ мин.), 11 –кверцитрин ($t_R=27.84$ мин.), 12 – астрагалин ($t_R=30.59$ мин.), 14 – кверцетин ($t_R=42.77$ мин.), 15 – кемпферол ($t_R=57.98$ мин.). 1-3, 10, 13 и 16 - неидентифицированные компоненты. По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность.

Установлены шесть флавонолгликозидов – гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин и астрагалин; два агликона – кверцетин и

кемпферол, а также эллаговая кислота и ее гликозид. Остальные компоненты (1-3, 10, 13, 16) отнесены к флавоноидным структурам.

При сравнении хроматограмм экстрактов исследуемых образцов было выявлено, что качественный состав фенольного комплекса листьев, стеблей и репродуктивных органов *P. fruticosa* из городских и фоновых условий не изменяется.

Результаты определения содержания фенольных соединений (суммарное содержание, по группам и отдельным компонентам) в различных надземных органах *P. fruticosa* из городской посадки и фоновых условий показали, что при сходном качественном составе фенольных соединений есть существенные различия в их количественном содержании (приложение 15).

Суммарное содержание фенольных соединений в листьях городских растений значительно ниже по сравнению с фоновыми условиями в течение всего вегетационного периода. При этом изменяется характер динамики накопления фенольных соединений в листьях растений из уличной посадки (рис. 6.3).

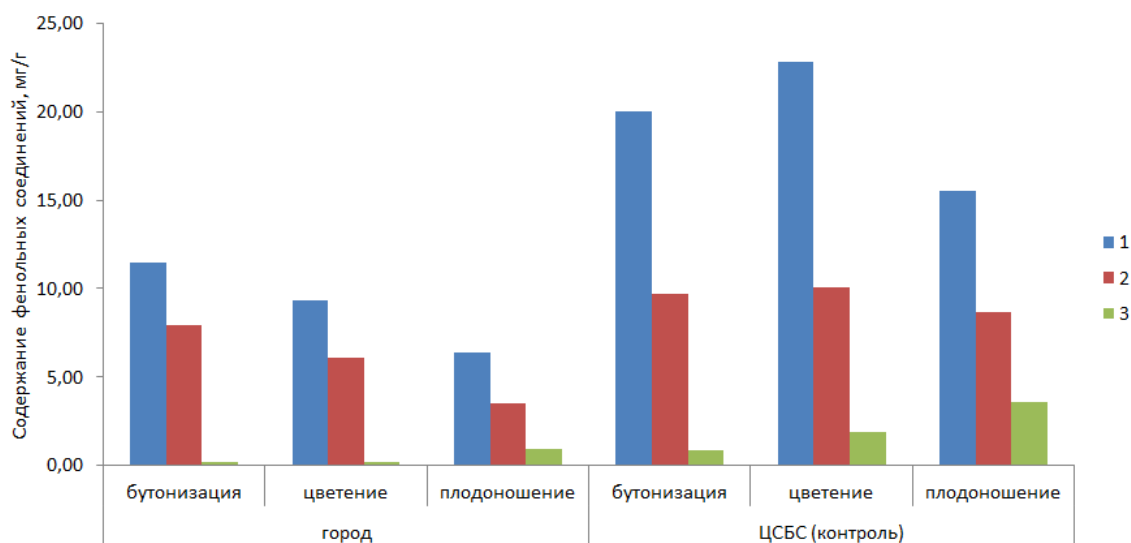


Рис. 6.3. Содержание фенольных соединений в листьях растений *P. fruticosa* из городских (город) и фоновых (ЦСБС) условий произрастания.

1 – суммарное содержание фенольных соединений; 2 – сумма флавоногликозидов; 3 – сумма агликонов

В отличие от контрольных растений, у которых максимум фенольных соединений обнаружен в фазе цветения (22.8 мг/г), наибольшее количество ФС в листьях растений в городских условиях установлено в фазу бутонизации (11.5

мг/г), затем наблюдается постепенное их снижение к фазе плодоношения (до 6.4 мг/г). Следует отметить, что в листьях городских растений при относительно меньшем содержании фенольных соединений амплитуда их сезонных изменений шире, чем в фоновых условиях. Так, суммарное содержание ФС в листьях городских растений снижается в 1.8 раза, тогда как в посадках ЦСБС — в 1.5 раза.

В репродуктивных органах и стеблях *P. fruticosa* в отличие от листьев наблюдается иная тенденция накопления ФС (рис. 6.4). Так, на фоне схожей динамики накопления ФС в репродуктивных органах растений из уличной посадки и в фоновых условиях обнаружена существенная разница в их количественных изменениях. Например, в цветках городских растений биосинтез фенольных соединений снижен в 1.3 раза по сравнению с контролем, а в плодах, напротив, повышен в 2.1 раза. Кроме того, в отличие от листьев, в репродуктивных органах растений из уличной посадки сужается диапазон количественных изменений в содержании ФС по сравнению с контролем.

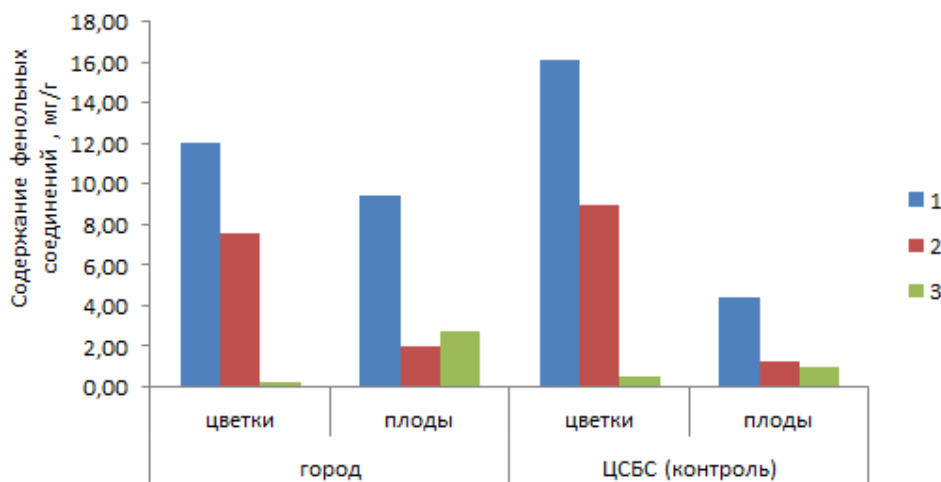


Рис. 6.4. Содержание фенольных соединений в репродуктивных органах из городских (Город) и фоновых (ЦСБС) условий произрастания.

1 – суммарное содержание фенольных соединений; 2 – сумма флавонолгликозидов; 3 – сумма агликонов

Менее всего сезонные изменения выражены в стеблях *P. fruticosa*. В стеблях растений из уличной посадки максимальное содержание фенольных соединений (2.3 мг/г) обнаружено в фазу бутонизации, затем в фазу цветения следует снижение до 1.3 мг/г и незначительный подъем до 1.6 мг/г к фазе плодоношения

(рис. 6.5). В стеблях растений в фоновых условиях, напротив, максимум фенольных соединений отмечается в фазу цветения (2.9 мг/г), после чего наблюдается снижение до 1.3 мг/г в период плодоношения. Следует отметить, что к концу вегетационного сезона содержание фенольных соединений в стеблях городских растений несколько превышает таковое в фоновых условиях.

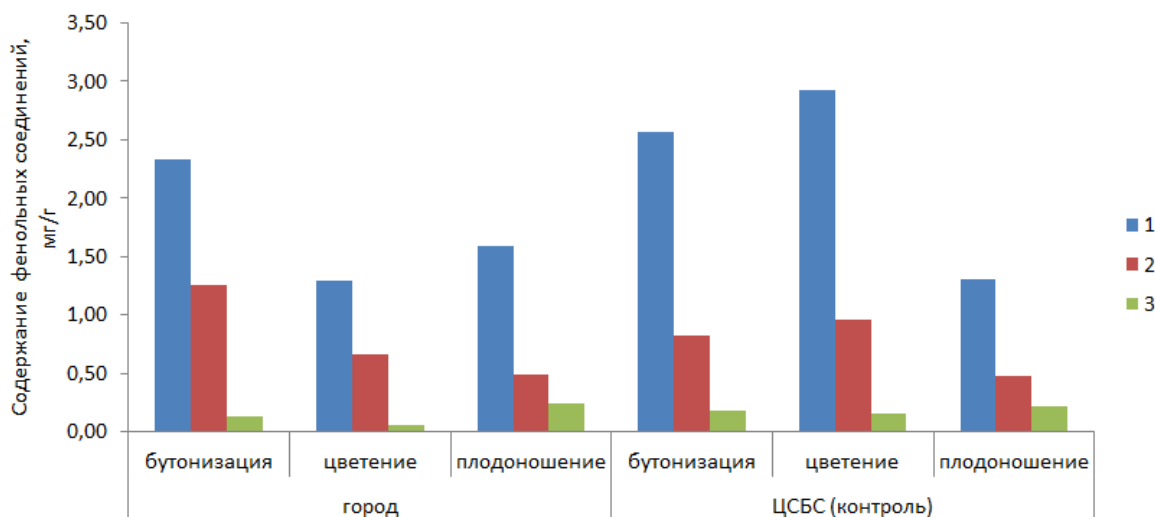


Рис. 6.5. Содержание фенольных соединений в стеблях растений *P. fruticosa* из городских (Город) и фоновых (ЦСБС) условий произрастания. 1 – суммарное содержание ФС; 2 – сумма флавонолгликозидов; 3 – сумма агликонов

Анализ содержания гликозидов кверцетина и кемпферола по отдельности показал количественное преобладание гликозидов кверцетина по сравнению с гликозидами кемпферола в течение всего периода вегетации вне зависимости от органа растения и условий их произрастания. В динамике накопления гликозидов кверцетина в листьях, репродуктивных органах и стеблях пятилистника кустарникового в целом отмечается та же зависимость от условий произрастания, что и для суммарного содержания фенольных соединений. Сезонные изменения в накоплении гликозидов кемпферола в отличие от гликозидов кверцетина в листьях городских растений аналогичны контрольным растениям, т.е. наибольшее содержание гликозидов кемпферола отмечается в фазу цветения, затем снижается. При этом количество гликозидов кемпферола превалирует в листьях контрольных растений. В цветках и плодах городских и контрольных растений содержание гликозидов кемпферола практически равнозначно. В стеблях городских и

контрольных растений существенных различий в характере накопления гликозидов кемпферола не выявлено.

Количество свободных агликонов во всех органах *P. fruticosa* возрастало по мере развития растения, достигнув максимума в фазу плодоношения, вне зависимости от условий произрастания. Однако на фоне типичной динамики накопления агликонов выявлены существенные количественные изменения. Содержание агликонов в листьях растений в городских посадках в 3.8 – 10.4 раза ниже по сравнению с растениями в фоновых условиях, при этом наибольшая разница между ними отмечена в фазу цветения. У репродуктивных органов исследованных образцов выявлены изменения в характере накопления агликонов. Например, содержание свободных агликонов в цветках городских растений в 1.8 раза снизилось по сравнению с контролем, а в плодах, напротив, повысилось в 2.9 раза. Также следует отметить, что амплитуда сезонных изменений в содержании агликонов в репродуктивных органах растений в городских условиях шире, чем в контроле: в уличной посадке сумма агликонов в плодах возрастает в 11 раз по сравнению с цветками, тогда как в фоновых условиях только в 2 раза. В стеблях сезонные изменения в накоплении агликонов менее выражены, чем в листьях и репродуктивных органах.

Сравнительный анализ содержания индивидуальных компонентов в разных органах *P. fruticosa* выявил три разные тенденции в отношении к техногенному стрессу: снижение, повышение их количества либо индифферентность относительно контроля. Содержание компонента 2, 13, эллаговой кислоты и ее гликозида, гиперозида, изокверцитрина, кверцетина и кемпферола в листьях растений из уличной посадки ниже по сравнению с контролем на протяжении всего периода вегетации. При этом наиболее существенная разница в содержании отдельных компонентов в листьях городских и контрольных растений наблюдалась в фазах цветения и бутонизации (рис. 6.6).

Так, в фазу цветения концентрация кверцетина в 10.5 раз меньше в листьях городских растений по сравнению с контролем, гиперозида, эллаговой кислоты и ее гликозида, компонентов 1 и 10 – в 3 – 7 раз. Содержание компонента 16,

напротив, выше в листьях городских растений относительно контроля в течение всего вегетационного сезона. Отмечено повышение концентрации отдельных компонентов в листьях растений из уличной посадки относительно контроля в некоторые фазы вегетации. Например, в фазе бутонизации содержание рутина, авикулярина, компонентов 3 и 10 превалировало в листьях растений из уличной посадки по сравнению с контролем; в фазе цветения – содержание авикулярина и кверцитрина, а в фазе плодоношения – компонента 3 и гликозида эллаговой кислоты. При общем взгляде на динамику накопления индивидуальных компонентов в листьях городских и контрольных растений видно, что зависимость накопления этих веществ от условий произрастания проявляется не одинаково.

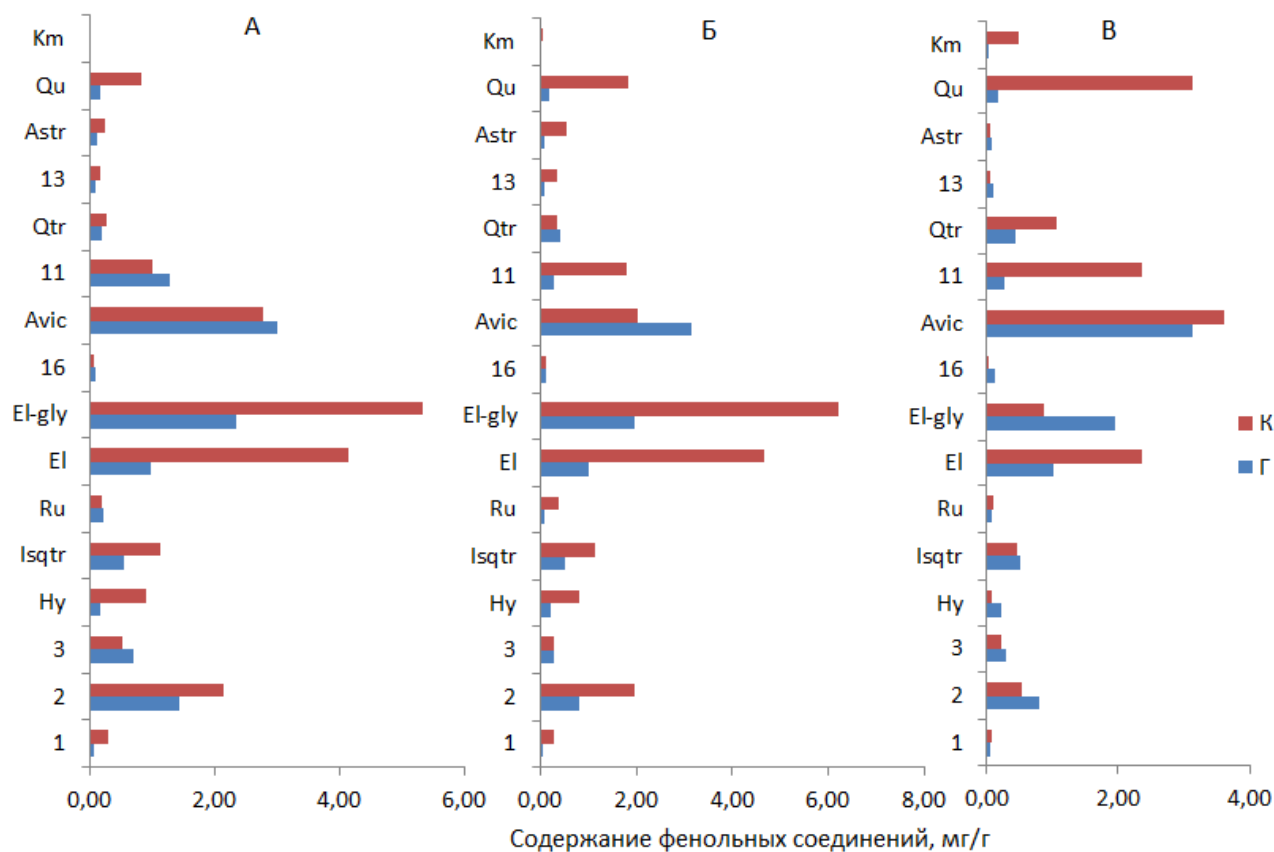


Рис. 6.6. Содержание индивидуальных фенольных компонентов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* в фазу бутонизации (А), цветения (Б) и плодоношения (В) в городских (Г) и фоновых (К) условиях.

Если кривые накопления компонентов 2, 16, 13, кверцетина и кемпферола имели в основном тождественный характер в листьях городских и контрольных растений, то остальные компоненты (1, 3, рутин, эллаговая кислота, ее гликозид,

авикулярин, 10, астрагалина, гиперозид, изокверцитрин и кверцитрин) показали своеобразную динамику накопления.

У репродуктивных органов *P. fruticosa* в содержании индивидуальных компонентов выявлены другие закономерности (рис. 6.7). Содержание рутина, гликозида эллаговой кислоты, гиперозида и изокверцитрина в цветках и плодах городских растений ниже по сравнению с контролем; количество компонентов 3, 13 и эллаговой кислоты, напротив, выше; концентрация компонентов 1, 10, 16, авикулярина, астрагалина превалировала в цветках городских растений.

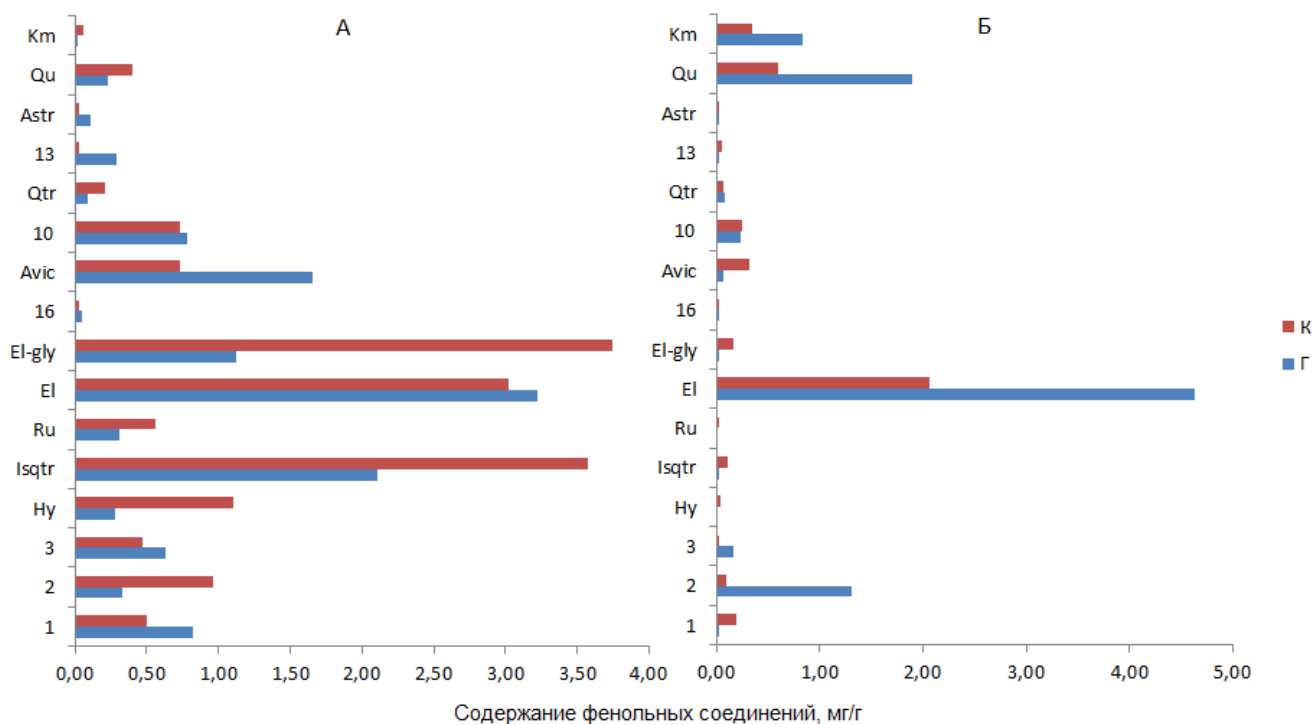


Рис. 6.7. Содержание отдельных фенольных компонентов в цветках (А) и плодах (Б) *Pentaphylloides fruticosa* в городских (Г) и фоновых (К) условиях.

Сравнение содержания индивидуальных компонентов в стеблях городских и контрольных растений показало, что на протяжении всего сезона количество гиперозида, компонента 13 и кверцетина было ниже, а авикулярина и астрагалина выше в стеблях растений, подвергнутых антропогенной нагрузке. В накоплении остальных компонентов в стеблях городских и контрольных растений в целом существенных различий не отмечено.

Из полученных данных следует, что отдельные фенольные компоненты *P. fruticosa* в зависимости от органа растения формируют разные типы ответной реакции организма на техногенное загрязнение, выражающиеся в снижении,

повышении биосинтеза либо индифферентности относительно контроля, в связи с чем, результирующий отклик предсказать затруднительно, что подтверждается литературными данными (Евсеева, Гераськин, 2001). Достаточно часто отмечается факт, что роль отдельных компонентов в осуществлении приспособительных функций флавоноидов неравноценна. Например, у разных видов растений при воздействии на них техногенных и природных стрессов содержание тех или иных флавоноидных структур – кверцетина, кемпферола, мирицетина и их производных увеличивается либо уменьшается (Минаева, 1978; Olsson et al., 1998; Saleem et al., 2001).

Экспериментально показано, что результирующий отклик на воздействие транспортно-промышленного загрязнения выражается в снижении содержания фенольных соединений (суммарное содержание, по группам и практически по всем отдельным компонентам) в листьях *P. fruticosa* из уличной посадки по сравнению с контролем в течение всего периода вегетации. Наиболее отзывчивыми на этот фактор являются кверцетин, кемпферол, гиперозид, авикулярин, кверцитрин, астрагалин, гликозид эллаговой кислоты и компонент 10. Именно для этих фенольных соединений, содержащихся в листьях, выявлен наиболее широкий диапазон количественных изменений, что подтверждает определенную роль листьев в приспособлении растений к изменяющимся условиям внешней среды. Для репродуктивных органов *P. fruticosa* наблюдается иная картина: в цветках городских растений наблюдается снижение содержания фенольных соединений (суммарное содержание и по группам), а в плодах, напротив, повышение. В стеблях результирующий отклик на техногенный стресс менее выражен по сравнению с другими органами. В стеблях и репродуктивных органах на техногенное загрязнение в наибольшей степени реагируют практически те же фенольные структуры – кверцетин, кемпферол, гиперозид, кверцитрин, астрагалин, эллаговая кислота и ее гликозид, однако диапазон их количественных колебаний менее выражен по сравнению с изменениями, происходящими в листьях. Это вполне соответствует функциональным особенностям органов растения (Минаева, 1978).

Связь между содержанием фенольных соединений в разных органах *P. fruticosa* и воздействием загрязнителей оценивалась методом корреляционного анализа. Проведенный анализ выявил, что в листьях между суммарным содержанием токсических элементов и суммарным содержанием фенольных соединений существует значимая отрицательная связь ($r = -0.88$), в репродуктивных органах – значимая положительная связь ($r = 0.89$), в стеблях связь отсутствует (табл. 6.5).

В то же время изменение содержания фенольных соединений в листьях и репродуктивных органах *P. fruticosa* нельзя рассматривать однозначно как адаптивную реакцию к негативному воздействию одного из условий среды обитания, без учета целого комплекса факторов. Учитывая неполноту сведений о накоплении фенольных соединений в растениях в условиях промышленно-транспортного влияния в городской среде, была предпринята попытка выявить связь между содержанием фенольных соединений в растениях и некоторыми примесями-загрязнителями в атмосфере города, среднесуточные концентрации которых в 2 – 2.5 раза превышают предельно допустимые значения (табл. 6.1 и приложение 16).

Сравнение значений коэффициентов корреляции (r) между содержанием фенольных соединений (суммарное и по группам) и примесями загрязняющих веществ в воздухе показало, что они практически равнозначны в листьях и репродуктивных органах *P. fruticosa*, но существенно различаются в стеблях. При этом в листьях и репродуктивных органах отмечается связь заметной, высокой и весьма высокой силы, а в стеблях – слабой и умеренной.

Также следует заметить, что в листьях наблюдается отрицательная корреляция между содержанием фенольных соединений (суммарное содержание и по группам) и концентрацией взвешенных веществ, а в репродуктивных органах – положительная, за исключением агликонов.

Таблица 6.5.

Значения коэффициента корреляции (r) между содержанием фенольных соединений в листьях (Л), стеблях (С) и репродуктивных органах (Р) *Pentaphylloides fruticosa* и примесями загрязняющих веществ в городских условиях

Соединение	Орган	Сумма элементов	Примеси загрязняющих веществ					
			Взвешенные вещества	СО	NO ₂	NH ₃	HCHO	3,4-бенз(а)пирен
Суммарное содержание агликонов	Л	-0.56	-0.56	-0.48	-0.42	-0.71	-0.49	-0.12
	С	-0.02	-0.05	-0.24	0.38	-0.36	0.15	0.64
	Р	-0.67	-0.54	-	-0.32	-0.76	-0.60	-0.27
Суммарное содержание гликозидов	Л	-0.81	-0.78	0.03	-0.60	-0.84	-0.84	-0.57
	С	-0.54	-0.21	0.41	-0.10	-0.42	-0.37	-0.16
	Р	0.97	0.99	-	0.93	0.87	0.97	0.79
Суммарное содержание гликозидов кверцетина	Л	-0.83*	-0.77	0.08	-0.61	-0.84	-0.85	-0.58
	С	-0.02	-0.56	-0.73	-0.03	-0.47	-0.25	-0.01
	Р	0.98	1.00	-	0.92	0.89	0.98	0.78
Суммарное содержание гликозидов кемпферола	Л	-0.43	-0.72	-0.50	-0.35	-0.71	-0.60	-0.33
	С	0.59	0.26	-0.46	0.64	0.28	0.49	0.51
	Р	-0.59	-0.46	-	-0.26	-0.64	-0.53	-0.27
Суммарное содержание флавонолов	Л	-0.87	-0.84	-0.07	-0.65	-0.93	-0.88	-0.55
	С	0.09	-0.44	-0.72	0.09	-0.36	-0.14	0.08
	Р	0.91	0.96	-	0.95	0.78	0.93	0.80
Суммарное содержание ФС	Л	-0.88	-0.79	0.01	-0.64	-0.90	-0.87	-0.56
	С	0.08	-0.43	-0.73	0.17	-0.42	-0.09	0.22
	Р	0.89	0.94	-	0.88	0.84	0.89	0,69

* - коэффициенты, значимые на уровне 1%, отмечены жирным шрифтом

Оценка других примесей-загрязнителей атмосферы показала, что наиболее сильное воздействие на расход либо накопление фенольных соединений в листьях и репродуктивных органах *P. fruticosa* в городских условиях оказывают избыточные концентрации аммиака, формальдегида и диоксида азота (табл. 6.5). Полученные результаты хорошо согласуются с литературными данными. Так, в исследованиях V. Pasqualini (2003) установлена значительная отрицательная корреляция между общим содержанием фенольных соединений *Pinus halepensis* Mill. и концентрациями оксидов азота (NO, NO₂). В работе Л.М. Кавеленовой с соавторами (2001) обнаружена отрицательная корреляция содержания водорастворимых фенолов в листьях березы повислой с высоким уровнем загрязнения воздуха г. Самары формальдегидом, диоксидом азота и аммиаком.

Таким образом, в условиях крупного промышленного центра – г. Новосибирска наибольшие изменения в содержании фенольных соединений (суммарное содержание, по группам и индивидуальным компонентам) отмечены в листьях *P. fruticosa* по сравнению с репродуктивными органами и стеблями. В уличных посадках в листьях *P. fruticosa* прослеживаются изменения в динамике накопления фенольных соединений в течение вегетационного сезона, выявлены существенные количественные различия в содержании фенольных соединений и обнаружена тенденция к их снижению в ответ на избыток в атмосфере примесей-загрязнителей и тяжелых металлов. В репродуктивных органах, напротив, на фоне сходной динамики прослеживаются количественные изменения в содержании фенольных соединений и наблюдается тенденция к их накоплению в ответ на воздействие техногенных факторов.

6.1.3. Интегральная оценка влияния промышленно-транспортного загрязнения на морфологические и биохимические показатели

В 2008 г. исследовали растения *P. fruticosa*, высаженные на газоне вдоль автомобильной магистрали по ул. Шамшурина в Железнодорожном районе г. Новосибирска, и растения, выращенные саженцами на интродукционном участке

ЦСБС СО РАН (Советский район, Академгородок), принятом за контроль. Трехлетние саженцы *P. fruticosa* принадлежали к одной партии, поступили из Горно-Алтайского филиала ЦСБС в 2004 г., где выращены из семян, собранных в природной популяции в окрестности с. Бичикту-Бом Онгудайского р-на Республики Алтай.

В течение вегетационного периода 2008 г. основными загрязняющими веществами, дающими превышения ПДК, в Железнодорожном районе г. Новосибирска зафиксированы пыль, диоксид азота, аммиак, оксид углерода, формальдегид, 3,4-бенз(а)пирен, не обнаружено диоксида серы (приложение 16). Для сравнения приведены результаты по содержанию примесей в воздухе Советского района, полученные непосредственно в жилой зоне Академгородка вблизи шоссе, что дает основание считать их несколько завышенными для территории ЦСБС.

С каждого растения равномерно по всей кроне отбирали по 5-10 годичных побегов в фазе массового цветения (30.07.2008 г.). Объем выборки на каждом участке составлял 30-35 особей.

А.Ю. Луговской с соавторами (2014) установлено, что в условиях города площадь листовой пластинки и конечной доли сократилась в 2 раза, периметр – на 70 и 25 % соответственно, длина и ширина листа – на 50 % и 40 %, длина и ширина конечной доли – в 1.5 и 2 раза, длина черешка снизилась на 50 %, длина годичного побега – на 60 %, количество листьев на побеге – на 22 % по сравнению с контрольными образцами (табл. 6.6).

Один из подходов к анализу стабильности системы морфологических признаков занимает метод определения флуктуирующей асимметрии (ФА). Для оценки величины ФА конечной доли листовой пластинки *P. fruticosa* использовали набор из 4 - х морфологических признаков, характеризующих стабильность формообразования листа в онтогенезе (рис. 1.7).

Сравнительный анализ ФА выявил достоверные различия в оценке стабильного развития листа *P. fruticosa* в условиях промышленно-транспортного загрязнения. Показатель ФА в городе составляет 0.182, что по балльной шкале

(Кузнецов, Голышкин, 2008) соответствует критическому загрязнению, а в контрольных условиях $\Phi A=0.047$, что оценивается как норма.

Таблица 6.6.

Морфологические показатели растений *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающих в уличной посадке и фоновых условиях (по данным Луговской и др., 2014)

Морфологические параметры	Уличная посадка	Контроль (ЦСБС)
Площадь листа, мм ²	190 ± 83 ¹	414 ± 173
Периметр листа, мм	130 ± 31	221 ± 66
Длина листа, мм	22.6 ± 4.1	33.3 ± 5.1
Ширина листа, мм	24.7 ± 6.7	34.4 ± 5.2
Площадь конечной доли, мм ²	38 ± 19	76 ± 32
Периметр конечной доли, мм	26.4 ± 7.7	33 ± 9
Длина конечной доли, мм	12.2 ± 2.7	18 ± 5
Ширина конечной доли, мм	4.2 ± 1.6	9 ± 2
Длина черешка, мм	6.8 ± 1.9	9.9 ± 5.2
Длина побега, мм	90 ± 27	144 ± 35
Количество листьев, шт.	9.2 ± 2.9*	11.2 ± 5.2*

¹ – среднее значение ± стандартное отклонение.

* – различия статистически незначимы между выборками $p > 0.05$ (t – критерий Стьюдента)

Поскольку комплексный подход к оценке качества среды по состоянию живых организмов является одним из наиболее прогрессивных и удобных в применении методов, был проведен сравнительный анализ изменений содержания фенольных соединений надземных органов *P. fruticosa*, произрастающих в уличной посадке и контроле,

Фенольные соединения играют значимую роль в адаптации растений к неблагоприятным факторам. Изменение их содержания представляется механизмом защиты от обширного окислительного повреждения фотосинтетического аппарата в ответ на воздействие на растение тех или иных факторов (Запрометов, 1993; Harborne, William, 2000).

Выявлено, что в экстрактах из надземных органов растений *P. fruticosa*, произрастающих в условиях крупного промышленного центра и контроля, содержится не менее 16 соединений фенольной природы – 6 флавонолгликозидов

(гиперозид, изокверцитрин, рутин, авикулярин, кверцитрин и астрагалин), 2 агликона флавонолов (кверцетин и кемпферол) а также эллаговая кислота и ее гликозид. Остальные компоненты отнесены к флавоноидным структурам.

При сравнении хроматограмм экстрактов исследованных образцов выявлено, что качественный состав фенольного комплекса листьев, стеблей и репродуктивных органов *P. fruticosa* из городских условий и контроля не изменяется.

В ответ на промышленно-транспортное воздействие в городских растениях изменяется биосинтез фенольных соединений относительно контроля (приложение 17).

На уровне суммарного содержания ФС наиболее существенные изменения отмечены в листьях. В уличной посадке в ответ на техногенное воздействие суммарное содержание ФС снижается в 2 раза относительно контроля, что может свидетельствовать об угнетении физиологических механизмов, снижающих токсическое воздействие компонентов промышленно-транспортных выбросов (рис. 6.8).

Анализ содержания флавонолгликозидов (гликозидов кверцетина и гликозидов кемпферола по отдельности) показал количественное преобладание гликозидов кверцетина по сравнению с гликозидами кемпферола, как и их агликонов, вне зависимости от органа растения и условий произрастания.

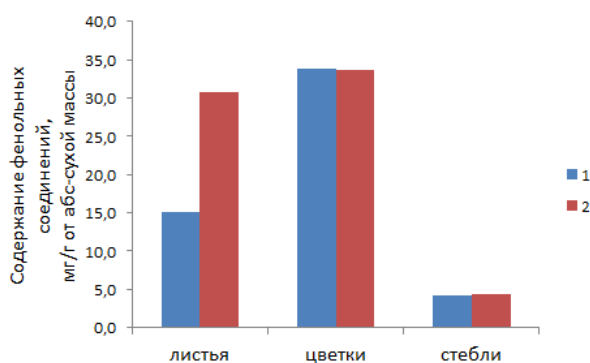


Рис. 6.8. Суммарное содержание фенольных соединений в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из уличной посадки (1) и фоновых условий (2).

В листьях городских растений содержание гликозидов кверцетина и кемпферола и свободного кверцетина снизилось в 1.6 - 2.1 раза по сравнению с

контролем. В цветках городских контрольных растений содержание гликозидов кверцетина оставалось практически на одном уровне, но накопление гликозидов кемпферола в 1.6 раза выше в особях уличной посадки. В стеблях растений изменения в содержании флавонолгликозидов малозаметны, но в городе содержание свободного кверцетина в 2 раза выше, чем в контроле (рис. 6.9).

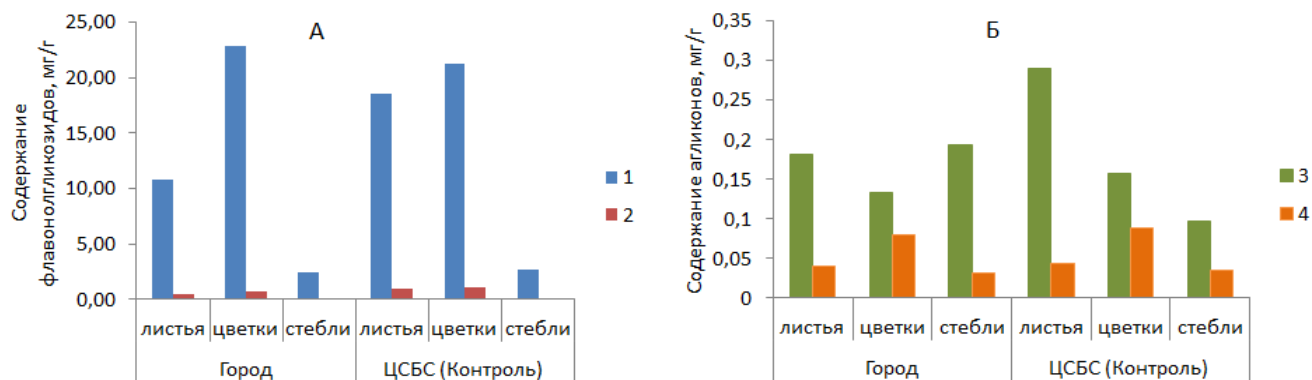


Рис. 6.9. Содержание флавонолгликозидов (А) и агликонов (Б) в разных органах *Pentaphylloides fruticosa* из уличной посадки (город) и ЦСБС (контроль).

1 – гликозиды кверцетина, 2 – гликозиды кемпферола, 3 – кверцетин, 4 – кемпферол.

Содержание индивидуальных компонентов в листьях городских растений снизилось в 1.1 – 4.9 раза по сравнению с контролем, за исключением гиперозида, концентрация которого, напротив, возросла на 30% (рис. 6.10).

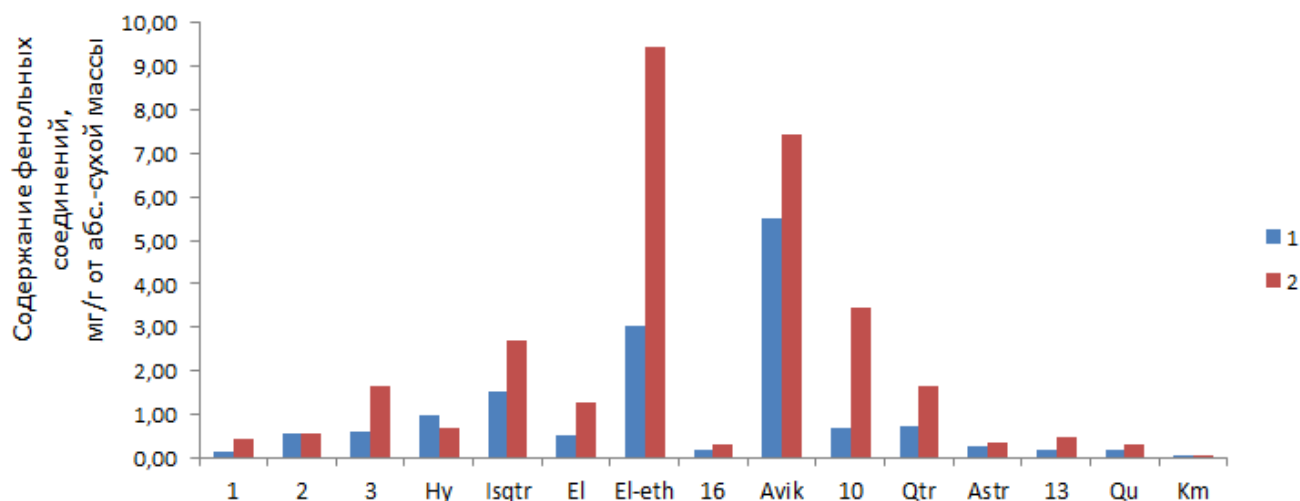


Рис. 6.10. Содержание фенольных компонентов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из уличной посадки (1) и фоновых условий (2): Hy – гиперозид, Isqtr – изокверцитрин+рутин, El – эллаговая кислота, El-eth – гликозид эллаговой кислоты, Avik – авикулярин, Qtr – кверцитрин, Astr – астрагалин, Qu – кверцетин, Km – кемпферол, 1-3, 10, 13 и 16 – компоненты флавоноидной структуры

Наиболее отзывчивыми на повышение уровня техногенного фактора в листьях являются авикулярин, эллаговая кислота и ее гликозид, компоненты 1, 3, 10, кверцитрин, гиперозид, кверцетин.

В цветках *P. fruticosa* в уличной посадке возросло содержание изокверцитрина, авикулярина и астрагалина в 1.4 – 1.7 раза, но снизилось содержание гиперозида на 30 %.

В ответ на промышленно-транспортное загрязнение в городских условиях у растений *P. fruticosa*, произрастающих на газоне вдоль автомагистрали по ул. Шамшурина, отмечено сокращение размеров ассимиляционных органов, длины годовых побегов, черешка листа и снижение содержания фенольных соединений. В точке отбора образцов *P. fruticosa* в уличной посадке значение ФА равняется 5 баллам, что соответствует высокому уровню загрязнения, а на территории ЦСБС (Советский район), выбранной в качестве контроля, – низкому (табл. 6.7).

Таблица 6.7.

Содержание фенольных соединений и величина флуктуирующей асимметрии конечной доли *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающего в уличной посадке и фоновых условиях (ЦСБС)

Место произрастания	показатель ФА	Балл	Суммарное содержание ФС в листьях, мг/г
Контроль (ЦСБС)	0.047 ± 0.012^1	1	30.8 ± 6.2
Уличная посадка	0.182 ± 0.032	5	15.2 ± 3.0

¹ – среднее значение $\pm$ стандартное отклонение

Таким образом, загрязнение среды г. Новосибирска промышленно-транспортными выбросами оказывало негативное влияние как на морфологические, так и биохимические показатели листьев *P. fruticosa*. В условиях техногенного стресса уменьшалась площадь листовой пластинки, длина годового побега и черешка. Комплекс ФС, как часть системы пигментов, приспосабливался к условиям загрязнения среды поллютантами за счет снижения суммарного содержания ФС, в том числе содержания отдельных компонентов, колебания их соотношений, и изменения сезонной динамики накопления.

6.2. Влияние радиационного воздействия на растения

Pentaphylloides fruticosa

Ионизирующим действием обладают рентгеновы, γ -, β -, α -лучи, быстрые нейтроны и др. Их воздействие на биологические объекты приводит к возникновению высокореактивных молекул: ионов, возбужденных молекул, свободных радикалов, которые являются начальными инициаторами первичных радиационно-химических процессов (Кузин, 1962, 1986). Известно, что при воздействии ионизирующих излучений на растения наряду со спецификой проявляются закономерности, ранее установленные при изучении действия видимого света и ультрафиолетовых излучений (Кузин, 1962). Флавоноиды, являясь эндогенными низкомолекулярными антиоксидантами и предшественниками хиноидных радиотоксинов, способны нейтрализовать действие активных форм кислорода и свободных радикалов путем предупреждения пероксидации липидов и образования хелатных комплексов (Vermerris, Nicholson, 2008). Кроме того известно, что разнообразные внешние воздействия, в том числе γ -облучение, могут индуцировать специфический фермент – фенилаланин-аммиак-лиазу (ФАЛ), активация которого приводит к увеличению количества флавоноидов в клетках растений, защищая их от стрессовых факторов (Lange et al., 1971; Dixon, Paiva, 1995; Hartley, Jones, 1997).

В Уральском регионе сложилась особая радиоэкологическая ситуация. Сформировавшийся в 1957 г. в результате аварии на ПО «Маяк» Восточно-Уральский радиационный след (ВУРС) уже более 50-ти лет является уникальным полигоном для проведения экспериментальных работ в природе (рис. 6.11). На отчужденной территории в головной части ВУРСа в 1966 г. был организован Восточно-Уральский государственный заповедник (ВУГЗ) общей площадью 16616 га в качестве научно-исследовательского полигона для осуществления работ по радиоэкологии и специальному природопользованию (Мартюшов и др, 1997).

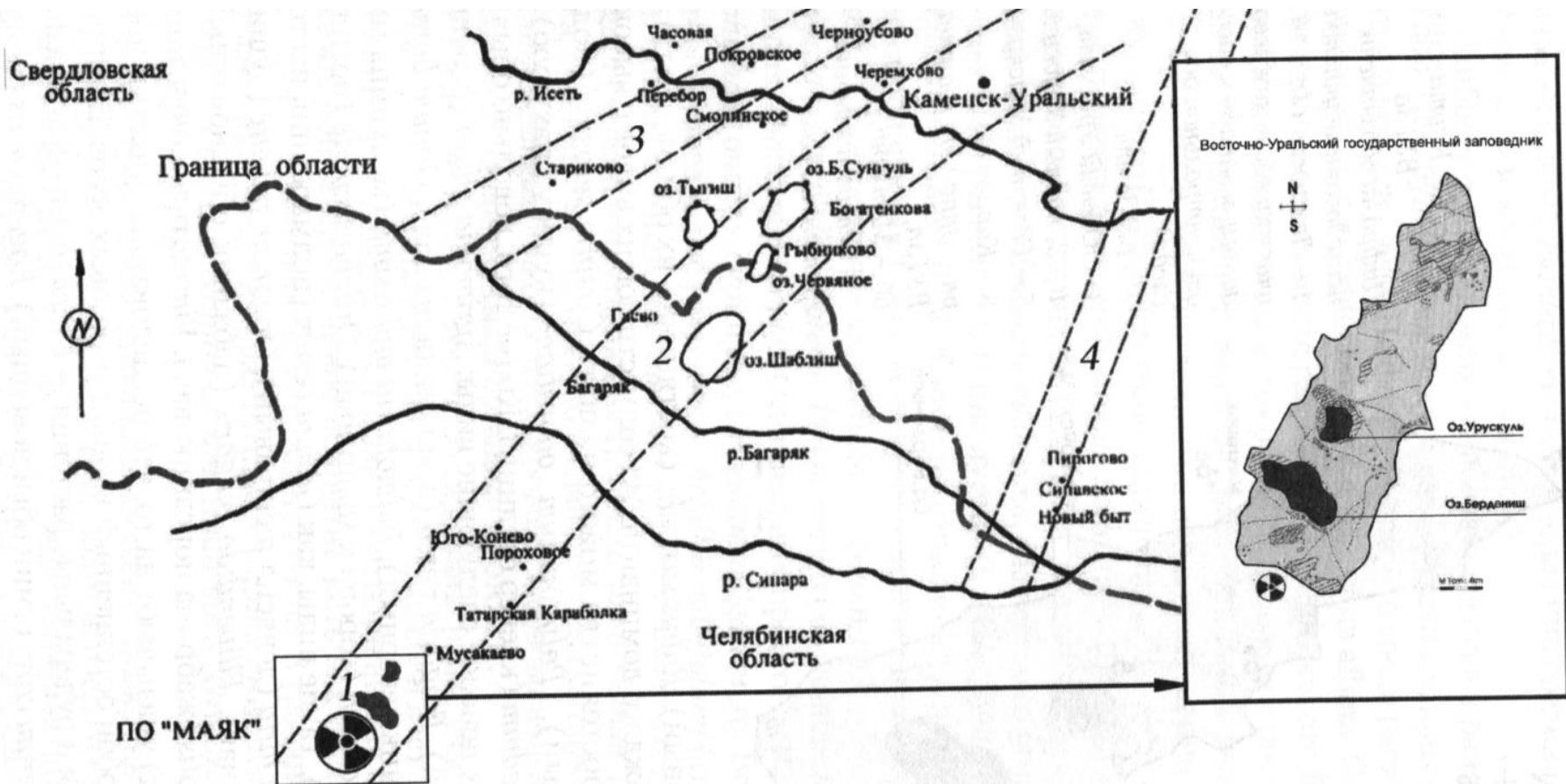


Рис. 6.11. Карта-схема территории ВУРСА: 1, 2 – Центральная трансекта, 1 – импактная зона, 2 – буферная, 3 – западная трансекта, 4 – восточная трансекта (по: Позолотина и др., 2008)

Во время формирования следа радионуклидная нагрузка на почвенно-растительный покров определялась гидрометеорологическими условиями и удаленностью территории от источника загрязнения. Максимальная плотность выпадений ^{90}Sr в ближних к эпицентру аварии частях следа приближалась к 150 МБк/м^2 и уменьшалась с расстоянием в соответствии с законами выпадения аэрозолей (Сметанина, Денисов, 2002; Тетерин, 2003). В последующем в формировании радиационной обстановки основную роль стали играть радиоактивный распад и особенности ландшафтно-геохимической миграции загрязнителей. Даже 50 лет спустя основным загрязнителем остается ^{90}Sr , его содержание в почвах заповедника (ВУГЗа) с увеличением расстояния от ФГУП ПО «Маяк» снижается с 29.3 до 0.4 МБк/м^2 , но даже минимальное содержание ^{90}Sr в почвах на северо-восточной границе заповедника на два порядка превышает контрольный уровень. Средняя плотность загрязнения почвенного покрова ^{137}Cs – 0.90 до 0.02 МБк/м^2 , что в 20-30 раз меньше, чем ^{90}Sr (Позолотина и др., 2008).

В заповеднике в направлении от его центра к периферии прослеживается резкое падение градиента радионуклидного загрязнения, так что в почвах приграничных участков содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs составляет 50-100 и 17-20 кБк/м^2 соответственно (Позолотина и др., 2008). В настоящее время фоновое содержание радионуклидов в пределах Уральского региона составляет 2.0 ($1.8-2.5$) кБк/м^2 ^{90}Sr , 4.0 ($3.5-6.5$) кБк/м^2 ^{137}Cs и 0.1 кБк/м^2 $^{239,240}\text{Pu}$ (Позолотина и др., 2008).

Плотность радиоактивного загрязнения почвенного покрова территории зоны наблюдения ^{90}Sr , ^{137}Cs и Pu на ее периферийных участках соответствует региональным «фоновым» значениям и составляет 2.0 , 4.0 и 0.2 кБк/м^2 соответственно (Отчет по экологической..., 2013).

На наш взгляд, представлялось важным исследовать эффекты малых доз ионизирующей радиации у растений *P. fruticosa*, высаженных на территории ВУРСа в градиенте радионуклидного загрязнения и вне территории заповедника.

6.2.1. Особенности накопления фенольных соединений в условиях радионуклидного загрязнения

Исследования проводились на территории Восточно-Уральского радиационного следа с 2004 по 2013 г.г. Объектами изучения были растения *R. fruticosa*, высаженные трехлетними саженцами в 2004 г. на трех импактных участках заповедника с разным уровнем загрязнения радионуклидами ^{90}Sr и ^{137}Cs . Участки выбраны с учетом падения градиента радионуклидного загрязнения (№ 1, № 2, № 3). В качестве условно «фоновых» выбраны участки, один из которых (участок 4) расположен на окраине н.п. Метлино, другой (участок 5) – вне территории заповедника к западу от эпицентра аварии по дороге между г. Озерском и г. Кыштымом возле соснового леса (рис. 6.12). Саженцы выращены на экспериментальном участке АФ ЦСБС СО РАН (с. Камлак, Республика Алтай) из семян, собранных в природной ценопопуляции в окрестности с. Бичикту-Бом Онгудайского района в Центральном Алтае.

В таблице 6.8 приведены величины запасов радионуклидов в почвах обследованных участков ВУРСа, которые характеризуют плотность загрязнения территории. Анализ этих данных показывает, что в почвах заповедника содержание ^{90}Sr снижается со 133.5 до 0.07 МБк/м². Однако даже минимальное содержание ^{90}Sr в почвах третьего участка на порядок превышает контрольный уровень.

Таблица 6.8.

Радиационная характеристика участков зоны ВУРСа
(естественный радиационный фон на Урале составляет 0.11 мкЗв / ч)

Характеристики	Участки зоны ВУРСа			
	1	2	3	4
Средняя плотность загрязнения по ^{90}Sr , МБк/м ²	133.5±53.2 ¹	17±7	0.07±0.03	Н.д. ²
Средняя плотность загрязнения по ^{137}Cs , кБк/м ²	8400±2520	900±270	160±48	Н.д.
Мощность эквивалентной дозы на уровне почвы, мкЗв/ч	3.1±0.8	1.26±0.2 9	0.16±0,04	0,11±0,04
Плотность потока β-частиц на поверхности почвы, частиц/мин.см ²	2180±150	820±270	9±3	4± 2

Примечание: ¹ - среднее значение ± стандартное отклонение; ² - н.д. – нет данных

Средняя плотность загрязнения почвы первых двух участков ^{137}Cs в 20 раз меньше, чем ^{90}Sr , но на участке 3 содержание ^{137}Cs в 2 раза выше, чем ^{90}Sr . В зависимости от расстояния от источника радиации содержание ^{137}Cs снижается с 8400 до 160 кБк/м², что в 30-150 раз выше фонового уровня.

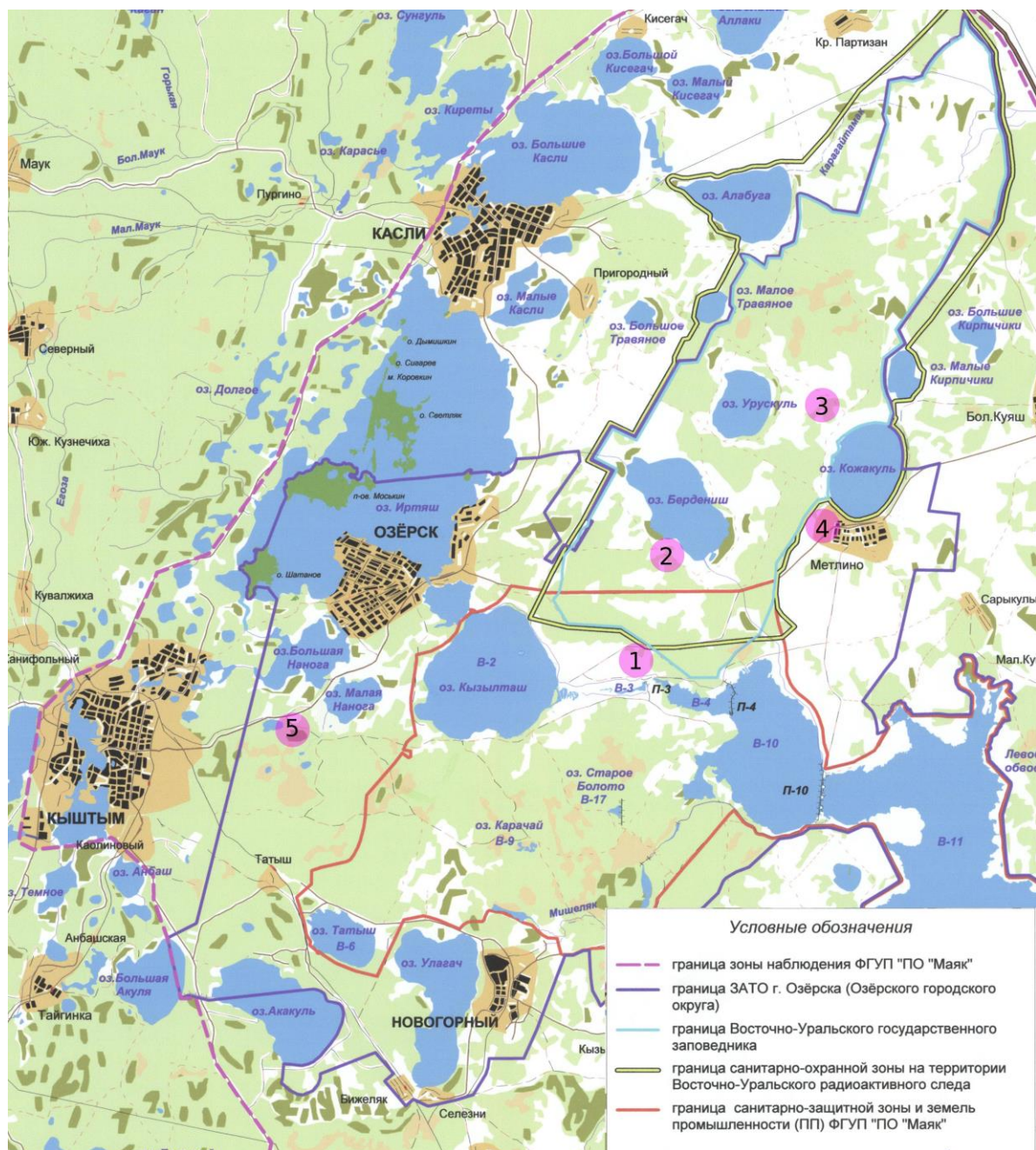


Рис. 6.12. Карта отбора образцов *P. fruticosa* на территории Восточно-Уральского радиационного следа. Участки: 1, 2, 3, 4, 5.

Для выявления изменений морфометрических показателей и содержания фенольных соединений в надземных органах *P. fruticosa* в градиенте радионуклидного загрязнения отобраны образцы растений с каждого участка в фазе плодоношения (сентябрь 2006 г.).

Для определения содержания фенольных соединений и содержания радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs образец разделяли на органы, перемешивали и формировали среднюю пробу с каждого участка по стандартной методике (Доспехов, 1985). Для измерения морфометрических параметров с каждого побега брали нижний лист, перемешивали и формировали среднюю пробу из 15-20 листьев, измеряли длину побега и подсчитывали количество листьев на нем.

Важным показателем радиационного загрязнения растений является вынос радионуклидов из почвы, которое оценивалось по коэффициенту накопления (КН), рассчитанному как отношение удельной активности радионуклида в сухой массе растений (Бк/кг) к концентрации в слое 0-20 см воздушно-сухой почвы (Бк/кг) (Позолотина, 2003). Полученные результаты свидетельствуют о том, что в листьях растений с 1-го и 3-его участков КН для ^{90}Sr оказался близким к 1, в стеблях – 0.5. У растений с участка 2 этот показатель снизился в 5 раз, что указывает на меньший вынос этого радионуклида из почвы. Аналогичные расчеты для ^{137}Cs показали, что КН у растений, произрастающих на трех участках, меньше 1, что также свидетельствует о малом выносе этого радионуклида из почвы данных участков (табл. 6.9).

Таблица 6.9.

Удельная активность радионуклидов в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa* и коэффициент накопления (КН) из разных участков зоны ВУРСа в фазу плодоношения 2006 г. (кБк/кг и Бк/кг на воздушно-сухой вес)

№ участка	Орган растения	Стронций-90		Цезий-137	
		кБк/кг	КН	Бк/кг	КН
1	листья	355 ± 64^1	0.9	1000 ± 550	0.1
	стебли	189 ± 34	0.5	529 ± 291	0.03
	плоды	240 ± 43	0.6	н.д.	н.д.
2	листья	23.1 ± 4.2	0.2	339 ± 186	0.3
	стебли	13.9 ± 2.5	0.1	417 ± 229	0.3
	плоды	12.0 ± 2.2	0.1	200 ± 110	0.1
3	листья	0.7 ± 0.1	0.9	210 ± 115	0.2
	стебли	0.3 ± 0.1	0.4	420 ± 231	0.5
	плоды	н.д. ²	-	н.д.	-
4	листья	≤ 0.25	-	н.д.	-
	стебли	≤ 0.25	-	н.д.	-
	плоды	н.д.	-	н.д.	-

¹ - среднее значение $\pm$ стандартное отклонение; ² - н.д. – нет данных.

Анализ морфологических признаков *P. fruticosa*, выращенного в условиях разного радионуклидного загрязнения, показал, что радиационное воздействие вызвало уменьшение фотосинтезирующей поверхности, прироста годичного побега и снижение длины черешка листа, причем с увеличением облучения по большинству критериев различия по сравнению с контролем увеличивались, за исключением годичных побегов из участка 5, прирост которых меньше, чем у таковых из участка 3 (рис. 6.13, табл. 6.10).

Скорее всего, снижение прироста побегов у импактных растений связано с подавлением ростовых процессов и апикального доминирования у побегов, что находит подтверждение в литературе (Федоров и др., 1993; Мартюшов и др., 1998; Позолотина, 2003).

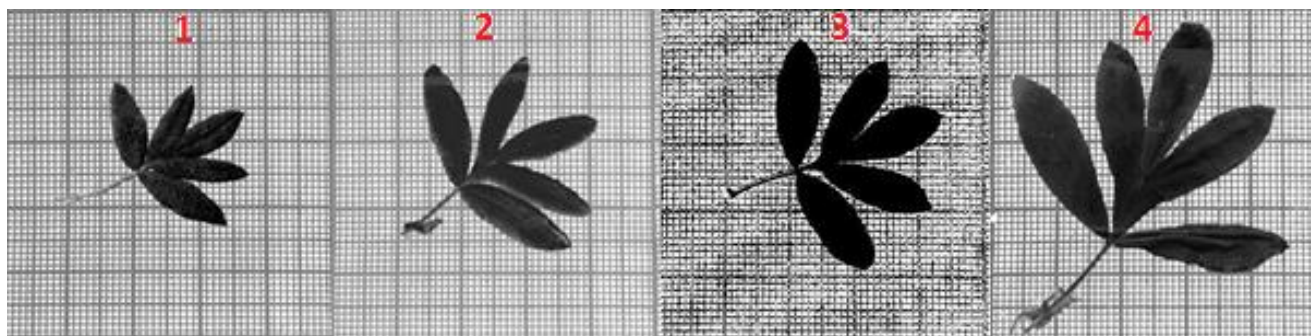


Рис. 6.13. Листья *Pentaphylloides fruticosa* из разных участков ВУРСа:
1 – участок 1; 2 – участок 2; 3 – участок 3; 4 –участок 4

В то же время отмечено, что количество листьев на годичном побеге больше у растений, произрастающих на участках заповедника, по сравнению с условно «фоновым» участком 4, наибольшее их число зафиксировано у растений на участке 3. По-видимому, у этих растений наблюдалась ростовая компенсация за счет увеличения числа листьев на годичном побеге.

Сравнительный анализ формы листа у *P. fruticosa* из разных по уровню загрязнения участков не выявил существенных различий (табл. 6.10). Так, величина отношений длина листа / ширина листа и длина конечной доли / ширина конечной доли постоянна у растений вне зависимости от уровня загрязнения радионуклидами и равняется 0.7 и 3 соответственно.

Далее было важным выявить особенности накопления ФС в различных органах *P. fruticosa* в условиях радионуклидного загрязнения.

Морфометрические показатели *Pentaphylloides fruticosa*
из разных по уровню загрязнения участков ВУРСа в 2006 г.

Морфометрические параметры	Участки зоны ВУГЗа			Участки вне зоны ВУГЗа	
	1	2	3	4	5
Площадь листа, мм ²	260±130	314±151	293±143	630±204 ¹	486±153
Периметр листа, мм	155±43	172±49	176±57	282±57	227±39
Длина листа, мм	19±4	21±5	19±4	30±6	26±3
Ширина листа, мм	25±6	29±7	26±6	40±6	38±5
Площадь конечной доли, мм ²	47±25	62±29	45±24	97±46	91±23
Периметр конечной доли, мм	32±8	36±8	31±8	47±11	47±7
Длина конечной доли, мм	15±4	16±3	14±4	22±5	21±3
Ширина конечной доли, мм	4.7±1.3	5.7±1.7	4.6±1.2	6.6±1.7	7.0±1.0
Длина черешка, мм	8±3	10±4	10±3	12±3	11±4
Длина побега, мм	142±37	136±43	164±57	164±51	153±34
Количество листьев, шт.	11.7±2.8	11.1±3.8	13±2	10.6±2.9	12.2±2.5
Длина листа/ширина листа	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Длина конечной доли/ ширина конечной доли	3	3	3	3	3

¹ - среднее значение ± стандартное отклонение

Для определения содержания фенольных соединений (суммарного содержания, по группам и отдельным компонентам) брали среднюю пробу с 20-30 особей из каждого участка.

Исследование фенольного состава показало, что в экстрактах из надземных органов растений *P. fruticosa*, произрастающих в градиенте радионуклидного загрязнения содержится не менее 17 соединений (рис. 6.14). При сравнении хроматограмм экстрактов листьев, плодов и стеблей было выявлено, что качественный состав фенольного комплекса *P. fruticosa* не изменяется (рис. 6.15).

Результаты определения содержания фенольных соединений (суммарное содержание, по группам и отдельным компонентам) в различных надземных органах *P. fruticosa* из разных участков ВУРСа показали, что при сходном качественном составе фенольных соединений есть различия в количественном содержании (приложение 18).

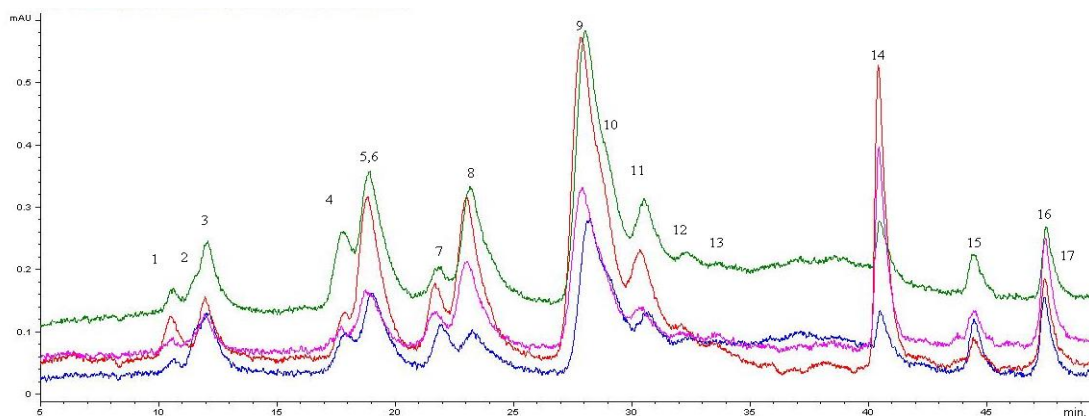


Рис 6.14. Хроматограмма экстрактов листьев *P. fruticosa* из разных участков ВУРСа; 4 – гиперозид ($t_R=17.91$ мин.), 5,6 – изокверцитрин+рутин ($t_R=19,2$ мин.), 7 – эллаговая кислота ($t_R=21,87$ мин.), 8 – гликозид эллаговой кислоты ($t_R=23,24$ мин.), 9 – авикулярин ($t_R=28,22$ мин.), 12 – кверцитрин ($t_R=30,68$ мин.), 14 – астрагалин ($t_R=32,43$ мин.), 14 – кверцетин ($t_R=40,47$ мин.), 17 – кемпферол ($t_R=47,79$ мин.). 1-3, 10, 13, 15 и 16 – флавоноидные компоненты. По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность

■ участок 1 ■ участок 2 ■ участок 3 ■ участок 4

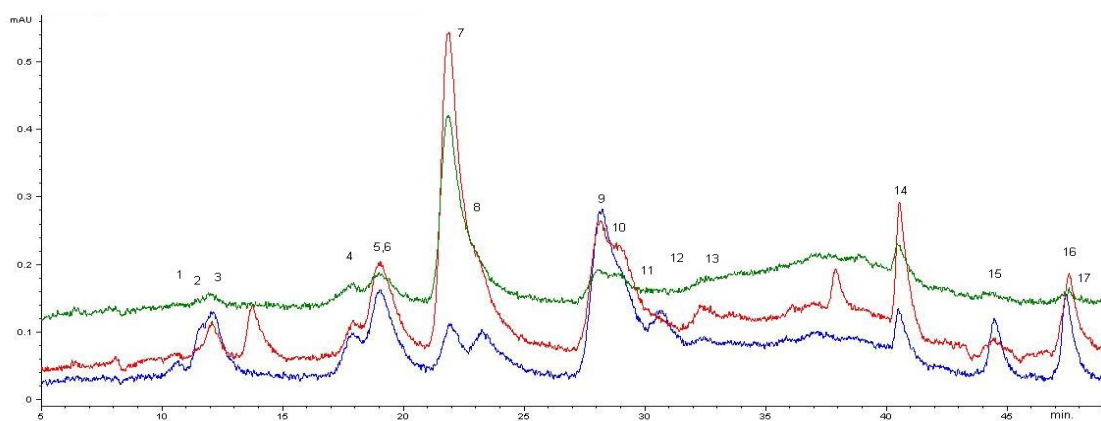


Рис. 6.15. Хроматограмма экстрактов из листьев, плодов и стеблей *P. fruticosa* из участка 1; 4 – гиперозид ($t_R=17.91$ мин.), 5,6 – изокверцитрин+рутин ($t_R=19,2$ мин.), 7 – эллаговая кислота ($t_R=21,87$ мин.), 8 – гликозид эллаговой кислоты ($t_R=23,24$ мин.), 9 – авикулярин ($t_R=28,22$ мин.), 12 – кверцитрин ($t_R=30,68$ мин.), 14 – астрагалин ($t_R=32,43$ мин.), 14 – кверцетин ($t_R=40,47$ мин.), 17 – кемпферол ($t_R=47,79$ мин.). 1-3, 10, 13, 15 и 16 – неидентифицированные компоненты. По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность.

■ листья ■ плоды ■ побеги

Суммарное содержание ФС максимально в листьях растений, меньше – в плодах и минимально – в стеблях вне зависимости от уровня облучения. Более всего количественные изменения выражены в стеблях *P. fruticosa* (рис. 6.16).

Так, в стеблях контрольных растений биосинтез фенольных соединений повышен в 2-4 раза по сравнению с импактными образцами. В плодах, напротив, наблюдается иная тенденция: максимум накопления фенольных соединений (14.8 мг/г) обнаружен в плодах *P. fruticosa* из участка 1, а минимум – из фонового

участка 5 (7.6 мг/г). Менее всего количественные изменения выражены в листьях *P. fruticosa*. Суммарное содержание фенольных соединений в листьях растений, произрастающих на территории заповедника и вне его пределов, изменяется незначительно. Наибольшее количество фенольных соединений (29.8 мг/г) установлено в листьях растений из фонового участка 4, наименьшее (21.3 мг/г) – из наиболее загрязненного участка 1.

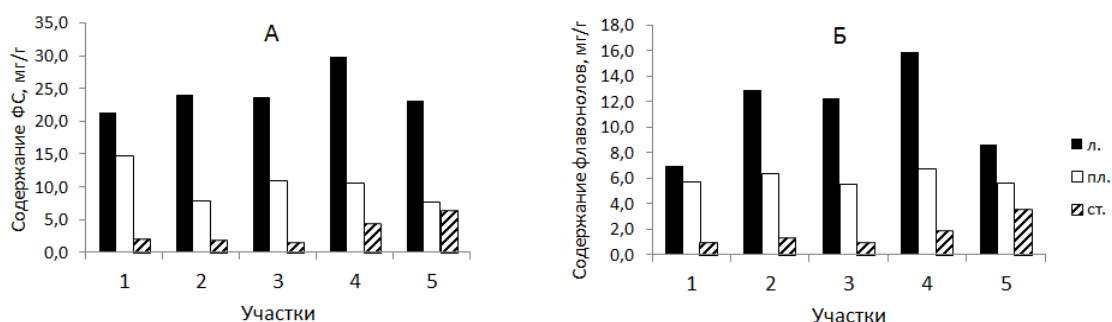


Рис. 6.16. Суммарное содержание ФС (А) и суммы флавонолов (Б) в надземных органах *P. fruticosa* из импактных (1, 2, 3) и фоновых (4, 5) участков.

В целом вариабельность признака «суммарное содержание ФС» в листьях, плодах и стеблях оценивается как средняя ($C_V = 13\%$), высокая ($C_V = 39\%$) и очень высокая ($C_V = 66\%$) соответственно. Отмечено, что диапазон количественных изменений в содержании флавонолов в плодах сужается, а в листьях, напротив, расширяется. Минимальное содержание флавонолов (7.0 мг/г) установлено в листьях *P. fruticosa*, произрастающего на наиболее загрязненном участке 1, максимальное – из фонового участка 4 (15.9 мг/г). Содержание флавонолов в листьях растений из второго фонового участка 5 в 1.8 раза ниже, чем таковое на участке 4. В листьях растений из двух импактных участков 2 и 3 содержание флавонолов практически одинаково (12.9 и 12.3 мг/г). В стеблях импактных растений количество флавонолов меньше в 1.5-3.5 раза по сравнению с фоновыми. В плодах содержание флавонолов держится практически на одном уровне (5.6-6.7 мг/г).

Анализ содержания флавонолгликозидов (гликозидов кверцетина и гликозидов кемпферола по отдельности) в надземных органах *P. fruticosa* показал количественное преобладание гликозидов кверцетина по сравнению с гликозидами кемпферола вне зависимости от уровня облучения (рис. 6.17).

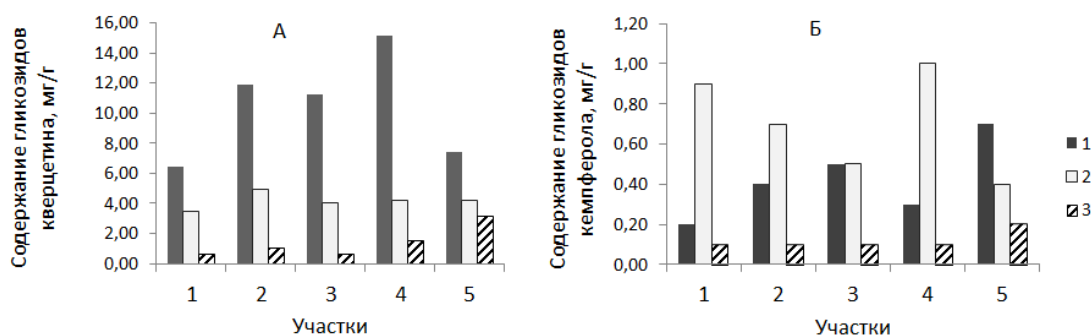


Рис. 6.17. Содержание суммы гликозидов кверцетина (А), суммы гликозидов кемпферола (Б) в надземных органах *P. fruticosa* из импактных (1-3) и фоновых (4-5) участков ВУРСа
л. – листья, пл. – плоды, ст. – стебли

Концентрация гликозидов кверцетина, как и фенольных соединений, максимальна в листьях, меньше – в плодах и минимальна – в стеблях вне зависимости от уровня облучения. В распределении гликозидов кемпферола в листьях и стеблях наблюдается аналогичная тенденция, но в плодах их содержание выше по сравнению с листьями, за исключением растений из участка 5. Изменения в содержании гликозидов кверцетина в листьях, плодах и стеблях *P. fruticosa* в зависимости от условий произрастания аналогичны таковым в суммарном содержании флавонолов. Изменения в содержании гликозидов кемпферола носят несколько иной характер: по мере повышения облучения их содержание в листьях возрастает, в плодах, напротив, падает, в стеблях практически не изменяется. Сравнение с контролем показало, что в листьях растений из самого загрязненного участка 1 содержание гликозидов кемпферола ниже, а из участка 2 и 3 оно выше, чем в таковых из участка 4, но ниже, чем на участке 5. В плодах импактных растений содержание гликозидов кемпферола входит в диапазон его изменений в образцах из фоновых участков 4 и 5. В стеблях импактных растений содержание гликозидов кемпферола ниже, чем в контрольных.

Сравнительный анализ содержания отдельных компонентов в надземных органах *P. fruticosa* в исследуемых выборках выявил четыре тенденции в отношении к радиационному фактору: снижение, повышение их количества, нелинейность в градиенте либо индифферентность. Так, в листьях импактных растений содержание авикулярина и компонента 10 по мере повышения уровня

облучения снижалось, при этом их количество было ниже относительно контрольных образцов (рис. 6.18, А).

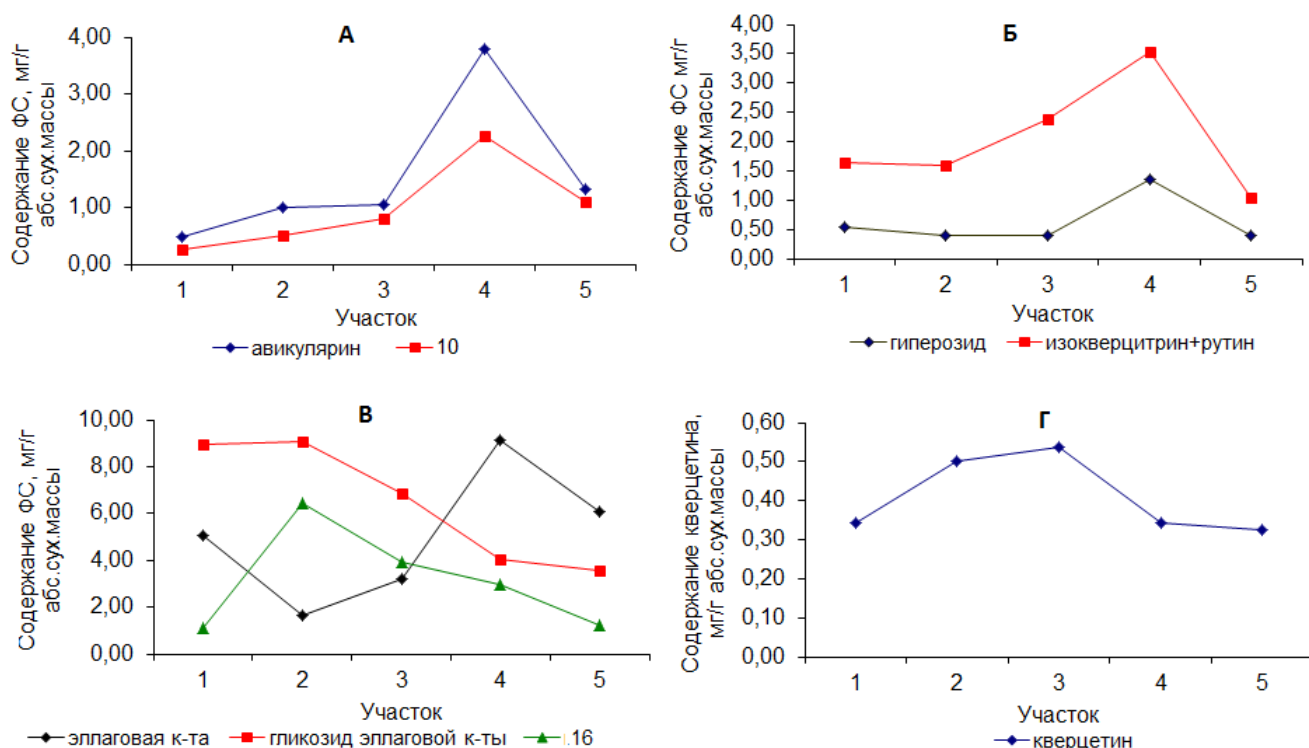


Рис. 6.18. Содержание отдельных компонентов в листьях *P. fruticosa* из разных участков ВУРСа: А - авикулярин, компонент 10; Б - гиперозид, изокверцитрин+рутин, В – эллаговая кислота; гликозид эллаговой кислоты, компонент 16; Г – кверцетин.

Аналогичная зависимость отмечена в изменении суммарного содержания изокверцитрина и рутина, но его содержание в листьях фона из участка 5 ниже, чем в импактных образцах. Количество гиперозида в листьях импактных растений и контрольных из участка 5 находилось практически на одном уровне, но в контроле 4 его содержание значительно возросло (рис. 6.18, Б). Содержание эллаговой кислоты, кверцитрина и кемпферола также уменьшалось в листьях *P. fruticosa*, произрастающего на импактных участках, по сравнению с условно фоновыми растениями, для них отмечена нелинейность накопления фенольных компонентов в градиенте радионуклидного загрязнения. Следует отметить, что по мере снижения радиационной нагрузки содержание эллаговой кислоты возрастает, а количество ее гликозида, напротив, падает (рис. 6.18, В).

Содержание компонента 16 также падало по мере снижения уровня радиации, но при этом минимальное количество зафиксировано в листьях

растений с наиболее загрязненного участка 1. Содержание кверцетина в листьях импактных растений по мере снижения облучения возрастало, но в контроле оно было равнозначно образцам из участка 1 (рис. 6.18, Г). Количество компонентов 1 и 3 в листьях растений вне зависимости от условий произрастания практически находилось на одном уровне.

У плодов *P. fruticosa* в содержании отдельных компонентов выявлены иные зависимости. Количество компонентов 3, 10 и 15, кверцитрина в плодах импактных растений снижалось по сравнению с фоном из 4 и 5 участков (рис. 6.19). Содержание гликозида эллаговой кислоты, изокверцитрина и рутина, компонента 1, напротив, возрастало в плодах импактных растений по сравнению с контролем. Кверцетин превалировал в плодах растений из наиболее загрязненного участка 1 по сравнению с растениями из двух других импактных участков, но в контрольных образцах его содержание достигало то же уровня, что и на участке 1. Для большинства остальных отдельных компонентов – гиперозида, эллаговой кислоты, авикулярина, кемпферола, компонентов 2 и 16, отмечены изменения в их содержании по мере повышения уровня облучения, но довольно затруднительно их сравнить с фоновыми образцами, поскольку значения укладывались в интервал изменений между ними.

В стеблях количественные изменения в содержании отдельных компонентов менее выражены по сравнению с листьями и плодами. Установлено снижение содержания гиперозида, суммы изокверцитрина и рутина, эллаговой кислоты, ее гликозида, авикулярина, кверцетина, кемпферола и компонента 16 в стеблях импактных растений по сравнению с фоновыми образцами.

Из полученных результатов видно, что индивидуальные фенольные компоненты в зависимости от органа растения формируют разные типы ответной реакции организма на радиационное воздействие: снижение, повышение их количества либо индифферентность по отношению к радиации, в связи с чем, результирующий отклик на ее воздействие предсказать затруднительно.

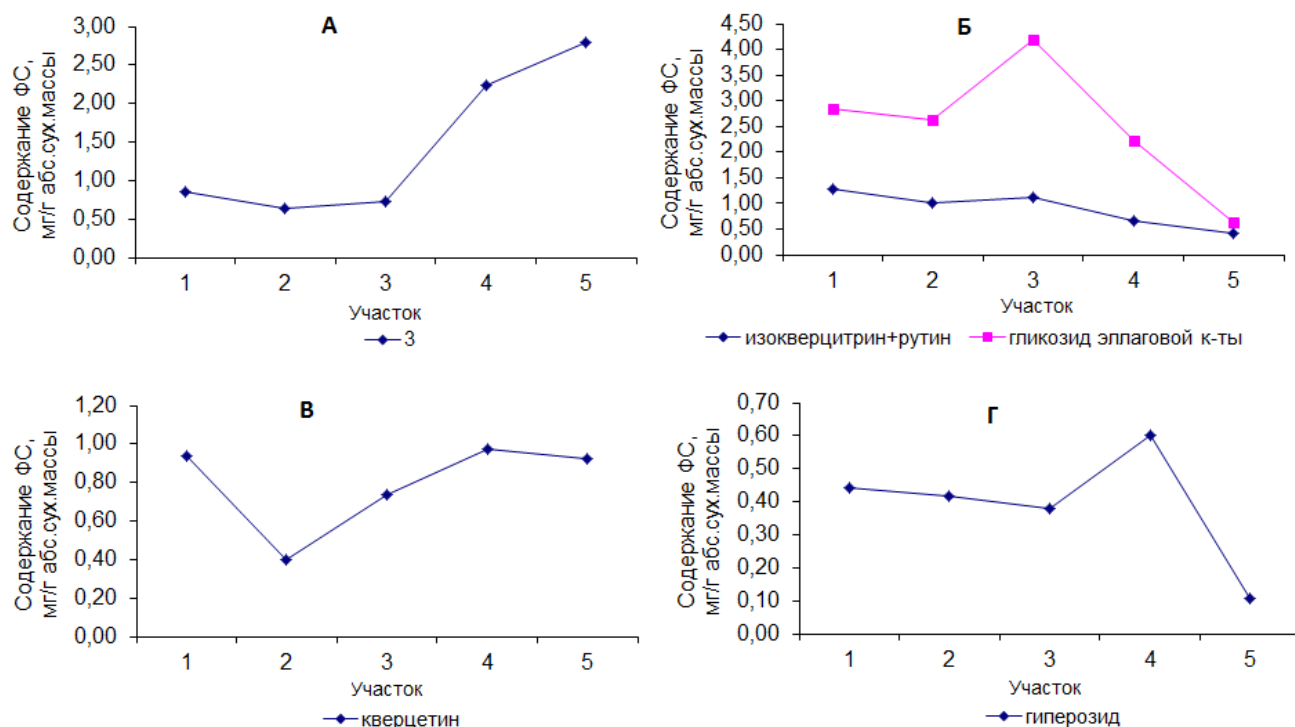


Рис. 6.19. Содержание отдельных компонентов в плодах *P. fruticosa* из разных участков ВУГЗа и контроля: А – компонент 3; Б - изокверцитрин+рутин, гликозид эллаговой кислоты; В – кверцетин; Г - гиперозид

Наиболее отзывчивыми на повышение радиации являются кверцетин, его гликозиды – гиперозид, суммарное содержание изокверцитрина и рутина, авикулярин и компонент 10, а также эллаговая кислота и ее гликозид.

Экспериментально показано, что при воздействии радиации на растения *P. fruticosa* наблюдаются изменения морфометрических и биохимических показателей, которые заключаются в изменении накопления фенольных соединений и уменьшении фотосинтезирующей поверхности, черешка листа и годичного побега.

6.2.2. Анализ влияния радиационного фактора на содержание фенольных соединений и морфометрические показатели растений в градиенте радионуклидного загрязнения

Предпринята попытка оценить особенности влияния хронического действия радиации на изменчивость биохимических и морфометрических признаков *P. fruticosa*, выращенного в градиенте загрязнения радионуклидами ^{90}Sr и ^{137}Cs , и

показать, используя коэффициент вариабельности (C_v), анализ вариационных кривых распределения, корреляционный и дискриминантный анализы, что в зависимости от уровня облучения выборки различаются.

Анализировали пятилетние растения *P. fruticosa*, выращенные в градиенте радионуклидного загрязнения на территории ВУРСа.

С каждого растения в каждой из трех заложенных площадок равномерно по всей кроне отбирали по 5-10 годичных побегов в период начала бутонизации (18-20 июня 2007г.), разделяли на листья и стебли и формировали среднюю пробу для последующего измерения морфометрических параметров и определения фенольных соединений. Для определения содержания радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs формировали среднюю пробу листьев пятилистника кустарникового с каждого участка. Объем выборки (n) на 1-ом участке равен 29, на втором и третьем - 25 и 30 соответственно.

Результаты измерения показали, что наибольшее количество ^{90}Sr и ^{137}Cs обнаружено в растениях из участка 1, расположенного в непосредственной близости к источнику загрязнения. По мере удаления от него содержание ^{90}Sr в листьях *P. fruticosa* из участков 2 и 3 снижается в 12 – 900 раз, ^{137}Cs – в 5 – 3 раза соответственно (табл. 6.11.).

Анализ морфологических признаков *P. fruticosa*, выращенного в условиях разного радионуклидного загрязнения (табл. 6.12), показал, что радиационное воздействие вызвало статистически значимое уменьшение поверхности листа и конечной доли, их длины и ширины, прироста годичного побега и длины черешка листа у растений с наиболее загрязненного участка 1 по сравнению с двумя другими ($t > 1.60$, $df_{1-2} = 53$, $df_{1-3} = 58$, $p < 0,05$). Минимальное количество листьев на годичном побеге отмечено у растений с участка 1.

Таблица 6.11.

Удельная активность радионуклидов в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из разных участков ВУРСа (кБк/кг на воздушно-сухую массу) в фазе бутонизации 2007 г.

Радионуклиды	Участки		
	1	2	3
^{90}Sr	223 ± 26	18.7 ± 2.7	$\leq 0.25 \pm 0.04$
^{137}Cs	0.87 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.73 ± 0.13

¹ – среднее значение $\pm$ ошибка среднего (при числе степеней свободы $f = 2$ и $P=0.95$)

У растений из выборок 2 и 3 по мере снижения радиационной нагрузки наблюдалась тенденция к возрастанию поверхности конечной доли, ее периметра, длины и ширины, увеличению длины годичного побега и черешка листа, но различия между исследованными признаками статистически незначимы ($t < 0,77$, $df_{2-3} = 53$, $p > 0,4$), за исключением, длины годичного побега. Следовательно, гипотеза о равенстве средних не принимается между выборками 1 и 2, 1 и 3 для всех морфологических показателей, за исключением, показателя «количество листьев на побеге», и принимается в выборках 2 и 3, исключая длину годичного побега. При этом установлено, что распределение показателей – «периметр листа» в выборке 1 и «количество листьев на побеге» в выборке 2, значимо отличаются от нормального ($W=0.86$ при $p = 0.00127$ и $W=0.80$ при $p=0.00041$ соответственно). Остальные показатели соответствуют нормальному распределению.

Исследование фенольного состава методом ВЭЖХ показало, что в водно-этанольных экстрактах из листьев *P. fruticosa*, произрастающего в условиях разного радионуклидного загрязнения, содержится не менее 15 соединений фенольной природы (рис. 6.20).

При сравнении хроматограмм экстрактов исследуемых образцов установлено, что качественный состав фенольного комплекса листьев *P. fruticosa* из разных участков не изменился.

Таблица 6.12.

Морфометрические показатели (среднее $\pm$ стандартное отклонение) и их изменчивость (в скобках – коэффициент вариации C_V в %) у *Pentaphylloides fruticosa* из разных участков ВУРСа

Признак	x_i в виде: $a \pm \sigma$; (C_V в %)		
	Участки ВУРСа		
	1 ($n = 29$)	2 ($n = 25$)	3 ($n = 30$)
Площадь листа, мм ² - мода 1 (17 образцов) - мода 2 (8 образцов)	194 $\pm$ 44 (22) *	305 $\pm$ 89 (29) 251 $\pm$ 46 (18) 426 $\pm$ 34 (8)	302 $\pm$ 92 (31) *
Периметр листа, мм	126 $\pm$ 25 (20) *	163 $\pm$ 29 (18)	157 $\pm$ 29 (18) *
Длина листа, мм	15.5 $\pm$ 2.2 (14) *	19.2 $\pm$ 2.5 (13)	18.9 $\pm$ 3.1 (16) *
Ширина листа, мм	22.8 $\pm$ 2.8 (12) *	27.9 $\pm$ 4.1 (15)	27.6 $\pm$ 4.5 (16) *
Площадь конечной доли, мм ² - мода 1 (18 образцов) - мода 2 (7 образцов)	36 $\pm$ 9 (26) *	56 $\pm$ 18 (32) 46 $\pm$ 10 (22) 81 $\pm$ 6 (7)	58 $\pm$ 17 (29) *
Периметр конечной доли, мм	28.0 $\pm$ 3.5 (12) *	33.5 $\pm$ 5.4 (16)	33.7 $\pm$ 5.1 (15) *
Длина конечной доли, мм	12.3 $\pm$ 1.6 (13) *	14.5 $\pm$ 2.2 (15)	14.6 $\pm$ 2.2 (15) *
Ширина конечной доли, мм	4.6 $\pm$ 0.6 (14) *	5.7 $\pm$ 1.2 (20)	5.8 $\pm$ 1.0 (16) *
Длина черешка, мм	8.9 $\pm$ 1.4 (15) *	11.5 $\pm$ 2.9 (25)	11.9 $\pm$ 2.2 (19) *
Длина годичного побега, мм	61.6 $\pm$ 16.4 (27) *	68.5 $\pm$ 15.1 (22) **	79.6 $\pm$ 19.2 (24) *
Число листьев, шт	6.6 $\pm$ 1.0 (15) *	7.2 $\pm$ 1.2 (17)	6.9 $\pm$ 1.0 (15)

* - различия статистически значимы между выборками 1 и 2, 1 и 3 $p < 0.05$ (t – критерий Стьюдента);

** - различия статистически значимы между выборками 2 и 3 $p < 0.05$ (t – критерий Стьюдента).

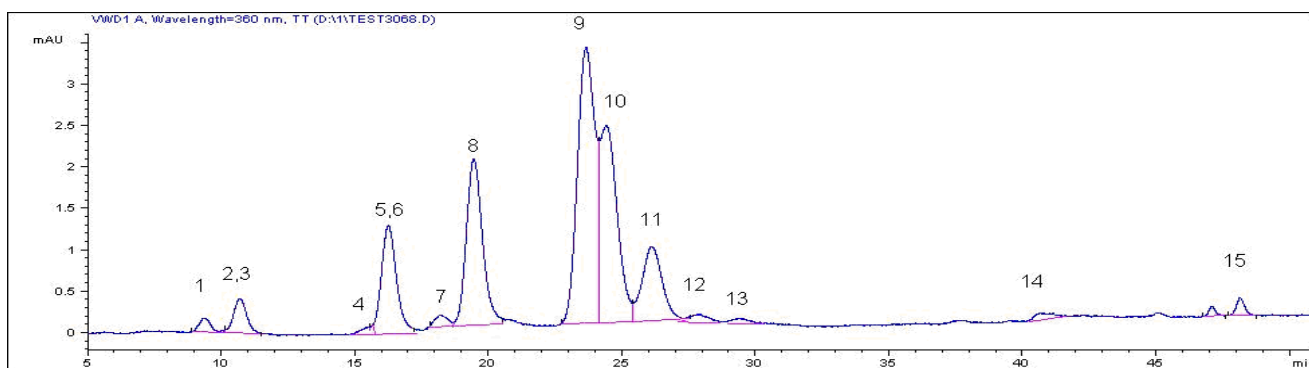


Рис. 6.20. Хроматограмма водно-этанольного экстракта из листьев *P. fruticosa* с участка 1 зоны ВУГЗа. 4 – гиперозид ($t_R=15,70$ мин.), 5,6 – изокверцитрин+рутин ($t_R=16,24$ мин.), 7–эллаговая кислота ($t_R=18,16$ мин.), 8 – гликозид эллаговой кислоты ($t_R=19,43$ мин.), 9 – авикулярин ($t_R=23,65$ мин.), 11 – кверцитрин ($t_R=26,10$ мин.), 12 – астрагалин ($t_R=27,81$ мин.), 14 – кверцетин ($t_R=40,64$ мин.), 15 – кемпферол ($t_R=48,14$ мин.), 1-3, 10, 13 – флавоноидные компоненты. По оси абсцисс – время удерживания, мин., по оси ординат – оптическая плотность.

Результаты определения содержания фенольных соединений (в сумме, по группам и отдельным компонентам) в листьях *P. fruticosa* из разных по уровню загрязнения радионуклидами участков представлены в табл. 6.13.

Проверка гипотезы нормальности, проведенная с помощью критериев Шапиро-Уилка, показала, что нормальному распределению во всех исследованных выборках соответствуют изокверцитрин ($W = 0.94 - 0.97$ при $p = 0.19 - 0.60$), гликозид эллаговой кислоты ($W = 0.95 - 0.98$ при $p = 0.08 - 0.25$), суммарное содержание ФС ($W = 0.92 - 0.96$ при $p = 0.051 - 0.38$), сумма флавонолов ($W = 0.95 - 0.98$ при $p = 0.53 - 0.93$), гликозиды кверцетина ($W = 0.96 - 0.98$ при $p = 0.45 - 0.93$), сумма гликозидов ($W = 0.96 - 0.98$ при $p = 0.54 - 0.92$); в выборках 1 и 2 – гликозиды кемпферола ($W = 0.94 - 0.93$ при $p = 0.17 - 0.09$); в выборках 1 и 3 – компоненты эллаговая кислота, авикулярин и астрагалин ($W = 0.92 - 0.98$ при $p = 0.054 - 0.86$), сумма агликонов ($W = 0.93 - 0.94$ при $p = 0.064 - 0.10$); в выборке 2 и 3 – компонент 1 и астрагалин ($W = 0.93 - 0.97$ при $p = 0.13 - 0.81$); в выборке 2 – изокверцитрин ($W = 0.92$ при $p = 0.06$) и в выборке 3 – кверцитрин ($W = 0.93$ при $p = 0.08$). Распределение оставшихся показателей статистически значимо отличается от нормального. Отмечено, что с ростом радионуклидного загрязнения содержание индивидуальных компонентов – изокверцитрина и кемпферола в листьях *P. fruticosa* повышается, концентрация кверцитрина и астрагалина, напротив, снижается.

Таблица 6.13.

Содержание фенольных соединений (среднее $\pm$ стандартное отклонение) и их изменчивость (в скобках – коэффициент вариации C_V в %) в листьях *Pentaphylloides fruticosa* из разных участков ВУРСа (мг/г)

Фенольные соединения	x_i в виде: $a \pm \sigma$; (C_V в %)		
	Участки ВУРСа		
	1 ($n = 29$)	2 ($n = 25$)	3 ($n = 30$)
Компонент 1	0.84 ± 0.43 (51)	0.94 ± 0.34 (37) ²	0.73 ± 0.26 (35)
Компонент 2	2.81 ± 1.60 (57)	2.01 ± 1.12 (56)	2.26 ± 0.93 (41)
Гиперозид	1.23 ± 1.35 (109)	1.27 ± 1.93 (152)	0.79 ± 0.71 (90)
<i>Гиперозид</i> ¹	<i>-0.14 ± 0.46</i>	<i>-0.16 ± 0.43</i>	<i>-0.27 ± 0.39</i>
Изокверцитрин+рутин	3.68 ± 1.27 (34) ³	3.09 ± 1.12 (36)	2.55 ± 1.00 (39)
Эллаговая кислота	0.53 ± 0.15 (75)	0.39 ± 0.19 (49)	0.51 ± 0.20 (40)
- мода 1 (14)		0.24 ± 0.07 (29)	
- мода 2 (11)		0.57 ± 0.10 (18)	
Гликозид эллаговой к-ты	4.87 ± 4.54 (93) ⁴	5.83 ± 4.54 (78)	5.04 ± 3.70 (73)
<i>Гликозид эллаговой к-ты</i> ¹	<i>0.31 ± 0.72</i>	<i>0.58 ± 0.50</i>	<i>0.49 ± 0.54</i>
Авикулярин	8.11 ± 3.62 (45)	9.56 ± 3.57 (37)	9.07 ± 3.06 (34)
Компонент 10	5.28 ± 2.12 (40)	4.71 ± 3.21 (68)	5.56 ± 2.85 (51)
Кверцитрин	2.66 ± 2.40 (90)	2.64 ± 2.02 (77)	3.88 ± 2.64 (68)
<i>Кверцитрин</i> ¹	<i>0.23 ± 0.48</i>	<i>0.26 ± 0.46</i>	<i>0.44 ± 0.43</i>
Астрагалин	0.32 ± 0.13 (40)	0.32 ± 0.14 (44)	0.35 ± 0.12 (35)
Компонент 13	0.27 ± 0.12 (43)	0.21 ± 0.10 (167) ²	0.29 ± 0.12 (40)
Кверцетин	0.14 ± 0.072 (51) ⁴	0.07 ± 0.03 (47) ²	0.12 ± 0.041 (33)
Кемпферол	0.27 ± 0.12 (43)	0.25 ± 0.22 (90)	0.24 ± 0.11 (46)
<i>Кемпферол</i> ¹	<i>-0.61 ± 0.21</i>	<i>-0.77 ± 0.37</i>	<i>-0.67 ± 0.20</i>
Суммарное содержание ФС	31.4 ± 6.6 (21)	31.7 ± 6.8 (21)	31.8 ± 6.6 (21)

¹ - для признаков с логнормальным распределением значений приведены также параметры для $\lg x_i$, выделенные курсивом;

² - статистически значимы между выборками 2 и 3 $p < 0.05$ (U - критерий Манна-Уитни);

³ - различия статистически значимы между выборками 1 и 3 $p < 0.05$ (U - критерий Манна-Уитни);

⁴ - различия статистически значимы между выборками 1 и 2 $p < 0.05$ (U - критерий Манна-Уитни).

Содержание остальных фенольных соединений с увеличением облучения изменяется нелинейно. Однако статистически значимое различие касалось только содержания компонентов 1, 13 и кверцетина между выборками 2 и 3 ($U_{\text{эмп}} = 95 - 252 < U_{\text{крит}} = 258$, $n_2 = 25$, $n_3 = 30$, $p \leq 0.05$), содержания изокверцитрина между выборками 1 и 3 ($U_{\text{эмп}} = 211 < U_{\text{крит}} = 305$, $n_{1,3} = 29 - 30$, $p \leq 0.05$), содержания изокверцитрина, гликозида эллаговой кислоты и кверцетина между выборками 1 и 2 ($U_{\text{эмп}} = 206 - 86 < U_{\text{крит}} = 258$, $n_{1,2} = 25 - 29$, $p \leq 0,05$).

Уровень изменчивости остальных признаков между исследованными выборками статистически не значим, что позволяет принять для них гипотезу о равенстве средних.

Суммарное содержание фенольных соединений в листьях растений с ростом уровня загрязнения не изменяется ($U_{\text{эмп}} = 359 - 427 > U_{\text{крит}} = 249 - 305$, $n_{1-3} = 25 - 30$, $p \leq 0,05$). Сумма флавонолов, агликонов, гликозидов кверцетина и кемпферола в наибольших количествах обнаружена в листьях *P. fruticosa* из наиболее загрязненного радионуклидами участка 1. При этом различие статистически значимо только между выборками 1 и 2 ($U_{\text{эмп}} = 200 - 214 < U_{\text{крит}} = 249$, $n_{1-2} = 25 - 29$, $p \leq 0,05$), за исключением гликозидов кемпферола ($U_{\text{эмп}} = 319 > U_{\text{крит}} = 249$, $n_{1-2} = 25 - 29$, $p \leq 0,05$). Между выборками 1 и 3, 2 и 3 значимых различий по содержанию фенольных соединений (в сумме и по группам) не отмечено.

Таким образом, можно заключить, что полученные результаты наглядно показывают недостаточность оценки лучевого эффекта на уровне популяций по средним величинам.

Для описания характера вариационных кривых использованы меры формы распределения – асимметрия (A_s) и эксцесс (E_x). Как показали значения A_s и E_x (табл. 6.14), большинство морфологических признаков распределялось по нормальному закону, что согласуется с проведенной проверкой на нормальность по критерию Шапиро-Уилка.

В выборках с сильным и средним уровнем загрязнения радионуклидами выявлены отклонения от симметричности по признакам - «площадь листа и конечной доли», «периметр листа» (участок 1) и «количество листьев на побеге»

(участок 2). Отмечено, что частотные распределения морфометрических параметров существенно различаются между участками с разным уровнем загрязнения. При переходе от участка 3 к участку 1 наблюдается смещение центров распределений признаков в сторону меньших значений для большинства морфометрических показателей, за исключением, длины годичного побега. Наиболее асимметричны частотные распределения на участке с сильным уровнем радионуклидного загрязнения (рис. 6.21, А).

Таблица 6.14.

Распределение морфологических показателей в образцах *Pentaphylloides fruticosa* из разных участков ВУРСа

Признак	A_s			E_x		
	1 (n = 29)	2 (n = 25)	3 (n = 30)	1 (n = 29)	2 (n = 25)	3 (n = 30)
Площадь листа, мм ²	<u>0,71</u>	0,37	-0,10	0,52	<u>-1,18**</u>	-0,88
Периметр листа, мм	<u>1,63*</u>	0,24	0,35	<u>6,00</u>	-0,84	0,27
Длина листа, мм	0,15	-0,27	-0,32	0,63	<u>-1,24</u>	-0,78
Ширина листа, мм	0,47	-0,03	-0,31	0,05	<u>-1,29</u>	-0,84
Площадь конечной доли, мм ²	<u>0,92</u>	0,46	0,04	1,11	-0,97	-0,93
Периметр конечной доли, мм	0,29	0,21	-0,13	0,33	-0,81	-1,04
Длина конечной доли, мм	0,26	0,15	-0,39	-0,22	-0,81	-0,49
Ширина конечной доли, мм	0,44	0,62	0,11	-0,23	-0,59	-0,88
Длина черешка, мм	0,07	0,45	0,30	0,82	1,01	0,65
Длина годичного побега, мм	0,28	-0,30	<u>0,74</u>	<u>-1,19</u>	<u>1,56</u>	<u>1,18</u>
Число листьев, шт.	0,32	<u>-2,08</u>	0,05	-0,65	<u>6,17</u>	-0,12

* - подчеркнутые значения A_s превышают критические значения $A_s=0.66$ при $n=30$ и $A_s=0.71$ при $n=25$ для уровня значимости $p=0.05$

** - подчеркнутые значения E_x превышают критические значения в диапазоне $[-1.02; 1.11]$ при $n=30$ и $[-1.09; 1.16]$ при $n=25$ для уровня значимости $p=0.05$, Критические значения A_s и E_x приведены по (Животовский, 1990)

В выборке со средним облучением отклонения, в основном, выражены положительной или отрицательной эксцессивностью.

По биохимическим признакам (табл. 6.15), в наибольшей мере отклонения от асимметричности и эксцессивности свойственны выборке 2.

Вариационные кривые распределения растений по биохимическим признакам в выборках с высоким и средним радиационным фоном отличаются существенным увеличением значений коэффициента асимметрии и эксцессивностью по сравнению со слабым облучением (рис. 6.21, Б).

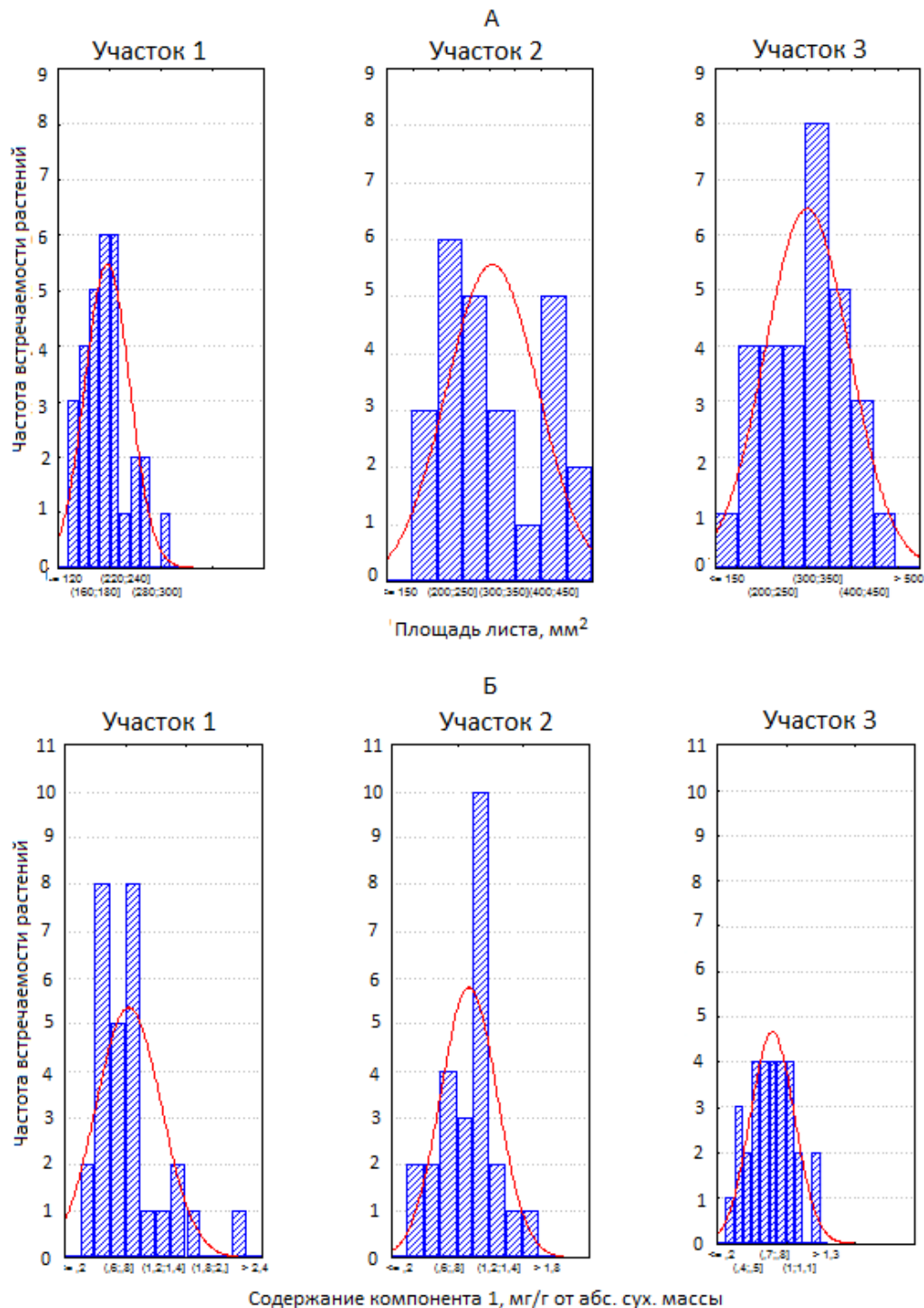


Рис. 6.21. Вариационные кривые распределения асений *P. fruticosa* из разных участков ВУРСа: А - по признаку «площадь листа», Б – по признаку «содержание компонента 1»

Распределение биохимических показателей в образцах
Pentaphylloides fruticosa из разных участков ВУРСа

Признак	A _s			E _x		
	1 (n=29)	2 (n=25)	3 (n =30)	1 (n =29)	2 (n =25)	3 (n =30)
Компонент 1	<u>1,60</u>	0,08	0,18	<u>3,32</u>	0,04	-0,36
Компонент 2	<u>1,59</u>	<u>2,06</u>	<u>1,52</u>	<u>3,19</u>	<u>5,57</u>	<u>3,46</u>
Гиперозид	<u>2,06</u>	<u>3,17</u>	<u>1,22</u>	<u>5,21</u>	<u>11,30</u>	0,71
Изокверцитрин	0,20	<u>0,78</u>	-0,09	-0,78	0,69	-0,58
Компонент 5	<u>4,48</u>	0,44	<u>1,18</u>	<u>22,27</u>	-1,04	<u>2,32</u>
Компонент 6	0,60	<u>1,63</u>	0,52	-0,76	<u>5,02</u>	0,10
Компонент 7	0,14	<u>1,69</u>	0,04	<u>-1,24</u>	<u>3,33</u>	-0,64
Компонент 8	0,52	0,06	0,23	-0,47	-0,73	-0,67
Компонент 9	0,63	<u>1,99</u>	<u>0,80</u>	-0,47	<u>5,16</u>	0,42
Кверцитрин	<u>1,64</u>	<u>1,19</u>	<u>0,97</u>	<u>3,19</u>	<u>1,72</u>	<u>1,66</u>
Астрагалин	<u>1,13</u>	<u>0,81</u>	-0,05	<u>1,68</u>	0,29	-0,98
Компонент 12	0,51	<u>4,70</u>	0,67	-0,57	<u>22,86</u>	-0,08
Кверцетин	<u>2,20</u>	<u>1,09</u>	<u>1,62</u>	<u>6,05</u>	<u>0,84</u>	<u>4,06</u>
Кемпферол	0,39	<u>1,26</u>	<u>0,73</u>	-0,19	0,22	-0,31
Суммарное содержание ФС	0,29	<u>1,10</u>	-0,06	<u>-1,17</u>	<u>2,11</u>	<u>-1,11</u>
В том числе:						
Сумма флавонолов	0,27	0,69	0	-0,71	0,63	-0,50
Сумма агликонов	<u>0,94</u>	<u>1,16</u>	<u>0,83</u>	<u>1,77</u>	0,14	0,56
Гликозиды кверцетина	0,33	<u>0,72</u>	-0,02	-0,61	0,64	-0,56
Гликозиды кемпферола	<u>0,72</u>	<u>0,89</u>	<u>0,75</u>	0,00	0,31	-0,57
Сумма гликозидов	0,28	0,70	-0,01	-0,70	0,74	-0,52

* - подчеркнутые значения A_s превышают критические значения A_s=0.66 при n =30 и A_s = 0.71 при n=25 для уровня значимости p = 0.05;

** - подчеркнутые значения E_x превышают критические значения в диапазоне [- 1,02÷1,11] при n =30 и [- 1.09÷1.16] при n =25 для уровня значимости p = 0.05, Критические значения A_s и E_x приведены по (Животовский, 1990)

Предварительный статистический анализ показал, что вариабельность морфометрических показателей и содержания фенольных соединений (в сумме и по группам) изменяется нелинейно, при этом, практически во всех вариантах

значения коэффициента вариации ниже в выборке с наибольшим радиационным фоном. Изменчивость большинства отдельных фенольных компонентов, напротив, с ростом облучения увеличивается.

Вариационные кривые распределения морфологических и биохимических признаков из выборок с более высоким радиационным фоном отличаются асимметричностью, эксцессивностью, смещенными модами и появлением бимодальности, что свидетельствует об адаптационных процессах, индуцированных облучением.

Для выявления влияния радиации на растения *P. fruticosa* в градиенте загрязнения радионуклидами, выбраны 11 морфометрических показателей – длина, ширина, площадь и периметр листа и конечной доли, длина годичного побега и черешка, число листьев на побеге, и 13 биохимических, обозначенных следующим образом: А – астрагалин, В – компонент 1, С – компонент 2, Е – эллаговая кислота, F – кверцитрин, G – авикулярин, Н – гиперозид, I – суммарное содержание изокверцитрина и рутина, J – компонент 10, К – кемпферол, L – компонент 12, Q – кверцетин, R – гликозид эллаговой кислоты.

Предварительно на основе анализа гистограмм распределения биохимических и морфологических признаков выполнена селекция исходных экспериментальных данных, в результате которой из рассмотрения исключены варианты со значениями признаков, выпадающими из основного массива данных, при их отличии в e раз и более. Всего отмечено два таких случая. Нет оснований полагать, что единичные отклонения такого порядка вызваны влиянием каких-либо объективных системных факторов (Доерфель, 1969), но следует отметить, что зафиксированы они на участках 1 и 2.

В целом эмпирические функции распределения большинства рассматриваемых морфометрических и биохимических признаков по числу образцов могут быть классифицированы как близкие к нормальному закону (рис. 6.22, а). Однако недостаток статистического материала не позволяет выполнить строгую проверку закона распределения.

В некоторых случаях (например, для концентраций гиперозида и кверцитрина) имеет место выраженная правосторонняя (коэффициент асимметрии Пирсона положителен) асимметрия гистограмм (рис. 6.22, б), что позволяет после дополнительного анализа характеризовать эти распределения как логарифмически нормальные (Кокс, Хинкли, 1978). В других случаях (для площади листа и площади конечной доли) гистограммы имеют провалы (рис. 6.22, в), что может быть связано как с недостаточным объемом исходных данных, так и с реальным существованием двух мод в распределениях этих признаков. Определяя характерные значения того или иного признака, целесообразно исходить из вида эмпирической функции его распределения по числу проб. В случае распределения, близкого к нормальному закону, в статистических исследованиях используют математические ожидания (μ) и стандартные отклонения (σ). Для логарифмически нормальных распределений в качестве характерных используют среднегеометрические значения и стандартные отклонения логарифмов, а для бимодальных распределений – параметры μ и σ более значимой моды (Доерфель, 1969).

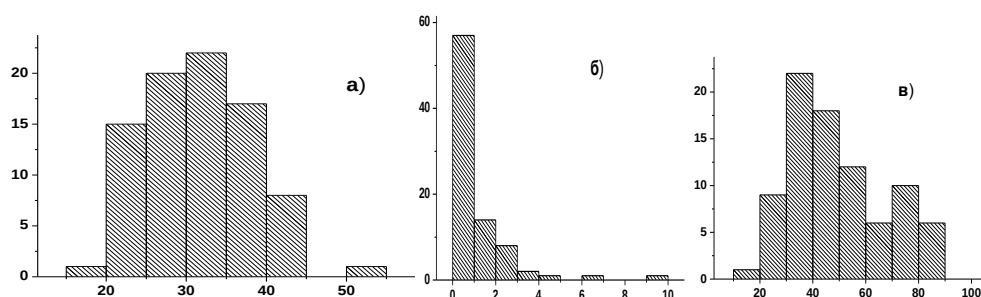


Рис. 6.22. Гистограммы повторяемости значений ряда признаков: а – суммарное содержание ФС (мг/г), б – концентрация гиперозида (мг/г), в – площадь конечной доли (мм²).

В таблицах 6.12 и 6.13 приведены данные расчетов значений x_i исследованных признаков (нижний индекс i обозначает номер пробной площадки), а также соответствующие значения коэффициентов вариации (C_v), характеризующих степень изменчивости признаков (Кокс, Хинкли, 1978).

Средние значения выделенных признаков на втором и третьем участках практически одинаковы (отличия не более 5%). На первом же участке площадь листа и площадь конечной доли на 45%, а длина, ширина и периметр листа – на

20% ниже, чем на двух других участках. Если оперировать не средними значениями, а параметрами основных мод, то для значений площади листа и площади конечной доли отмечается уменьшение на 20-30% при последовательном переходе от третьего участка ко второму и затем к первому. При этом также наблюдается уменьшение длины годичного побега на 15% и 10% соответственно.

Проявившаяся на втором участке бимодальность в распределениях некоторых морфометрических параметров, возможно, свидетельствует о дифференциации выборки и выделении групп растений с разной ответной реакцией на облучение.

Изменчивость каждого биохимического признака при переходе от одного участка к другому (10-45%), напротив, не выходит за рамки его индивидуальной изменчивости внутри отдельных участков (30-75%). В статистических распределениях некоторых биохимических признаков на втором участке проявляется наличие двух мод, что наиболее заметно для эллаговой кислоты (рис. 6.23).

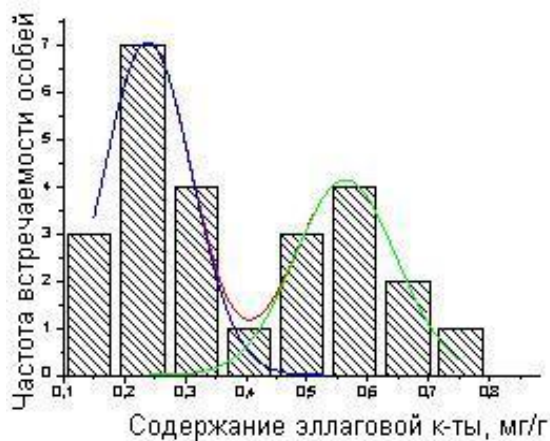


Рис. 6.23. Вариационные кривые распределения растений *Pentaphylloides fruticosa* из участка 2 ВУРСа по признаку «содержание эллаговой кислоты»

С целью выявления возможной статистической взаимосвязи между значениями отдельных признаков для каждой пары был вычислен коэффициент линейной корреляции Пирсона (r) (Кокс, Хинкли, 1978). Морфологические и биохимические признаки растений с каждого участка рассматривались отдельно.

Анализ полученных корреляционных матриц показал, что морфометрические признаки довольно тесно связаны между собой (как правило, $R > 0.7$). При этом среднее внутри группы из пяти признаков значение r на первом участке составляет 0.85, на втором – 0.88, а на третьем – 0.92. Отметим, что и вариации морфометрических параметров сильнее, как правило, на более удаленных от эпицентра участках (табл. 6.11). В итоге констатируем, что при увеличении радиационного воздействия размер листа несколько уменьшается и стабилизируется.

Для большинства биохимических признаков при их сопоставлении по парам, напротив, наблюдаются слабые корреляционные связи ($r < 0.5$) на всех участках. Исключением является пара «гиперозид – компонент 2», для которой на первом участке $r = 0.85$ и на втором – 0.91. В целом же концентрации фенольных соединений в образцах взаимно независимы, что, по-видимому, обусловлено как высоким уровнем их индивидуальной изменчивости, так и разной функциональной нагрузкой. В таких случаях, когда значения признаков изменяются в широких пределах и независимо друг от друга, а достоверно констатировать различия между выборками не удастся, появляется возможность для статистического обобщения результатов и построения универсальных схем распределения ряда признаков (Павлов и др., 2006).

Следуя предлагаемой методике, сопоставили между собой характерные значения x_i биохимических признаков (табл. 6.12), вычисленные для отдельных участков. Мерой близости в этом случае выступает коэффициент корреляции (r). Использование логарифмического масштаба позволяет в равной мере учитывать влияние на величину R признаков с высокими (авикулярин) и низкими (кверцетин) значениями концентраций, различия между которыми достигают двух порядков. Такой подход дает возможность произвести сопоставление образцов сразу по всем признакам одновременно и учесть вклад каждого из них. Рисунок 6.24 иллюстрирует иерархию характерных значений концентраций фенольных соединений на участке 1 в сравнении с последовательностями их распределений на двух других.

Значения r и соответствующие параметры уравнений линейной регрессии $\lg x_i = k \cdot \lg x_j + b$ приведены в таблице 6.16. Близость коэффициента k к единице свидетельствует о наличии линейной связи как между логарифмами концентраций фенольных соединений на двух участках, так и непосредственно между концентрациями. Малые отличия параметра b от нуля в этом случае говорят о том, что концентрации каждого из исследованных фенольных соединений на всех трех участках статистически близки.

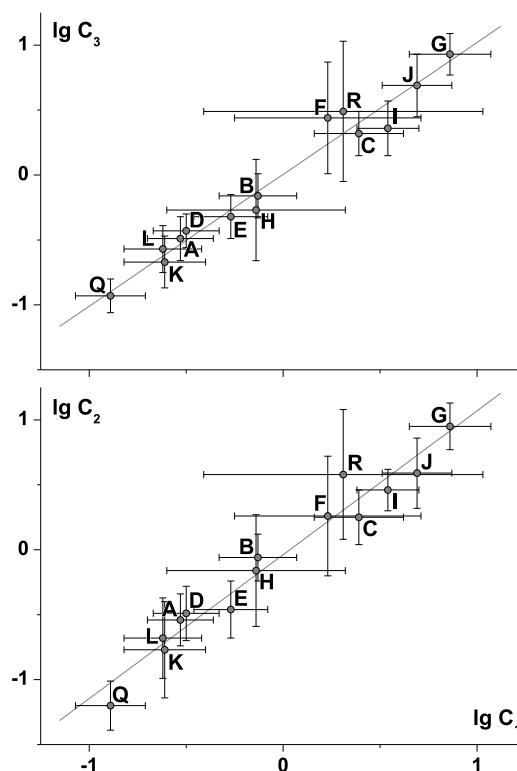


Рис.6.24. Средние логарифмы концентраций фенольных соединений в образцах *Pentaphylloides fruticosa* с участков 1-3. А – астрагалин, В – компонент 1, С – компонент 2, Е – эллаговая кислота, F – кверцитрин, G – авикулярин, H – гиперозид, I – изокверцитрин+рутин, J – компонент 10, K – кемпферол, L – компонент 13, Q – кверцетин, R – гликозид эллаговой кислоты. По осям – средние значения логарифмов концентраций на участках 1-3.

Таблица 6.16.

Уравнения линейной регрессии и соответствующие параметры

Сопоставляемые множества	r	$k \pm \Delta k$	$b \pm \Delta b$
$\lg x_3 = k \cdot \lg x_1 + b$	0.98	1.02 ± 0.06	0.01 ± 0.03
$\lg x_2 = k \cdot \lg x_1 + b$	0.98	1.11 ± 0.07	-0.04 ± 0.04
$\lg x_3 = k \cdot \lg x_2 + b$	0.98	0.90 ± 0.05	0.04 ± 0.03

Однако, на наш взгляд, делать вывод, что радиоактивность не оказывает влияния на содержание фенольных соединений в листьях *P. fruticosa* не совсем корректно. Вариации условий облучения неизбежно отражаются на скорости обменных процессов, что связано с общей скоростью роста и развития растений. Данные о концентрации отдельных компонентов у *P. fruticosa* и их суммарного содержания показывают, что увеличение β -облучения в 240 раз при плотности потока β -частиц от 9 до 2180 частиц/мин. на см² и γ -облучения в 20 раз при МЭД от 0.16 мкЗв/час до 3.1 мкЗв/час в большинстве случаев дает близкие результаты, но механизмы действия доз радиации, скорее всего, существенно различаются.

Известно, что под влиянием облучения в достаточных дозах в тканях образуются, за счет окисления ненасыщенных кислот и полифенолов, биологически высокоактивные вещества класса перекисей и хинонов (радиотоксины), которые снижают митотический индекс, угнетают развитие, вызывают мутации и гибель, активно воздействуя на геном клетки. При малых дозах облучения, напротив, эти же вещества, образуясь в ничтожно малом количестве и не вызывая повреждения генома, способны действовать на мембраны как неспецифические триггер-эффекторы, активируя ферменты и далее по обычному механизму вызывая депрессию генов, усиленный синтез иРНК, белков-ферментов, что и приводит к феномену стимуляции развития. Хроническое облучение при достаточных дозах облучения снижает эффект облучения, а в области малых доз, напротив, дает больший эффект стимуляции по сравнению с одномоментным облучением в той же дозе (Кузин, 1986). Также следует обратить внимание на радиорезистентность изучаемого вида, принимая во внимание достаточно высокое содержание флавоноидов в листьях *P. fruticosa* в естественных условиях произрастания (Триль и др., 1995; Храмова, Комаревцева, 2008; Храмова, 2014) и установленную G. Miliuskas с соавторами (2004) высокую антирадикальную активность отдельных компонентов полифенольного комплекса. В более радиоустойчивых растениях естественное содержание антиоксидантов выше, а уровень возрастания радиотоксинов после облучения ниже по сравнению с радиочувствительными видами (Норбаев, 1984).

Исходя из предположения, что в листьях *P. fruticosa* в норме присутствуют вещества фенольной природы, тормозящие митозы, но с возрастанием уровня облучения увеличивается содержание хиноидных радиотоксинов – продуктов окисления природных флавоноидов, обладающих способностью угнетать митоз и деление клеток, оценивалась степень связи между накоплением фенольных соединений и морфометрическими показателями растений (табл. 6.17).

Таблица 6.17.

Значения коэффициента корреляции (R) между концентрациями метаболитов и морфометрическими параметрами листа *Pentaphylloides fruticosa* из участков ВУРСа

Метаболиты	Площадь листа			Длина черешка		
	участок 1	участок 2	участок 3	участок 1	участок 2	участок 3
Суммарное содержание ФС	-0.01 ³	-0.16	-0.57* ¹	-0.30	0.09	-0.64*
Гиперозид	-0.44**	0.01	-0.13	-0.46**	0.00	-0.17
Изокверцитрин+Рутин	-0.20	-0.19	-0.09	-0.19	0.23	-0.43**
Эллаговая кислота	-0.17	0.26	0.07	-0.13	0.14	0.10
Гликозид эллаговой к-ты	0.43**	-0.28	0.01	0.34	-0.27	0.03
Авикулярин	-0.05	0.31	-0.53*	-0.28	0.28	-0.47**
Компонент 10	0.16	-0.27	-0.47**	-0.21	0.05	-0.31
Кверцитрин	-0.38**	0.10	-0.14	-0.50*	0.20	-0.32
Кверцетин	-0.45**	-0.07	0.15	-0.18	-0.06	0.08

¹ - коэффициенты, значимые на уровне 1%, отмечены жирным шрифтом и *

² - коэффициенты лежат в зоне неопределенности 1% - 5% отмечены **

³ - коэффициенты, незначимые на уровне 5%, отмечены курсивом

Наиболее сильная обратная связь (R от -0.49 до -0.64), отмеченная между суммарным содержанием фенольных соединений, авикулярином и площадью листа, суммарным содержанием фенольных соединений и длиной черешка у растений с третьего участка, на первом и втором участках связь ослаблена. С другой стороны, на первом участке, наиболее загрязненном радионуклидами ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs, усиливается обратная связь (R от -0.38 до -0.50) между отдельными компонентами (гиперозид, гликозид эллаговой кислоты, кверцитрин, кверцетин) и морфологическими показателями (площадь листа и конечной доли, длина черешка), которая не отмечается на втором и третьем участках. Возможно, именно из этих фенольных соединений под воздействием облучения в

наибольшей мере образуются промежуточные продукты окисления – хиноны, угнетающие рост и развитие растений. Следует отметить, что в литературе имеются сведения о высокой антирадикальной активности большинства из упомянутых соединений – эллаговой кислоты и флавонолгликозидов кверцетина – гиперозида, изокверцитрина и рутина в цветках *P. fruticosa* (Miliauskas et al., 2004), что позволяет предположить приоритетность их участия в защите от ионизирующего облучения. На двух других участках связи между отдельными компонентами и морфометрическими показателями листа не наблюдается.

Для разделения объектов, подвергшихся разной степени облучения, использован дискриминантный анализ методом опорных векторов (Support Vector Machine) (Вапник, Червоненкис, 1974; Воронцов, URL: <http://www.ccas.ru/voron/download/SVM.pdf>, Обращено 17.06.2011г). На сегодняшний день он является одним из наиболее мощных методов, используемых для разделения двух совокупностей по комплексу численных признаков. Кроме того, в отличие от классических методов дискриминантного анализа, в методе опорных векторов не делается никаких предположений о законе распределения исходных совокупностей, что позволяет корректно разделять выборки с неизвестными законами распределения изучаемых характеристик. Метод опорных векторов использовался в наиболее простом линейном варианте. Даже в линейном варианте выявлено, что по совокупности морфометрических и биохимических параметров выборки с разной степенью облучения существенно различаются. На рис. 6.25 показано разделение выборок в терминах линейных дискриминантных функций. Видно, что объекты, принадлежащие группам с разной степенью облучения, разделены широкими пустыми полосами. Следовательно, в зависимости от уровня облучения выборки различаются по комплексу биохимических и морфометрических показателей. Для трех выборок можно построить три дискриминантные функции, попарно разделяющие выборки. Значением j -ой дискриминантной функции для каждого i -го объекта в выборке является сумма произведений всех характеристик этого объекта на соответствующий

коэффициент дискриминантной функции $f_{i,j} = \sum_k X_{i,k} u_{j,k}$, где $X_{i,k}$ – измеренное значение k -ой характеристики в i -ом объекте, $u_{j,k}$ – коэффициент j -ой дискриминантной функции для k -ой характеристики.

Значения коэффициентов линейных дискриминантных функций даны в приложении 19. Таким образом, по комплексу этих признаков возможно определить принадлежность каждой особи к определенной выборке.

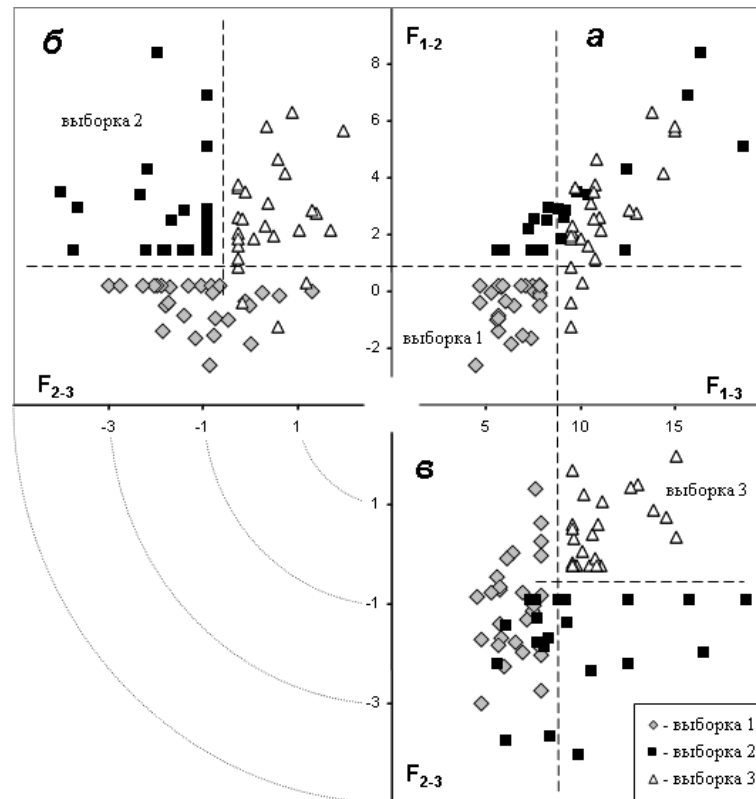


Рис. 6.25. Разделение выборок *Pentaphylloides fruticosus* с разным уровнем облучения методом опорных векторов.

Пунктирная линия соответствует гиперплоскости (классификатору), построенному так, чтобы максимизировать расстояние между множествами
(*a* – выделена выборка 1, *б* – выборка 2, *в* – выборка 3).

По осям отложены дискриминантные функции, разделяющие выборки 1 и 2 (F_{1-2}), 1 и 3 (F_{1-3}) и 2 и 3 (F_{2-3}). Дуги соединяют одинаковые значения дискриминантной функции F_{2-3} , использованной на рисунках *б* и *в*.

В результате проведенного исследования на примере *P. fruticosus*, выращенного в градиенте загрязнения радионуклидами ^{90}Sr и ^{137}Cs , установлено, что состав фенольных соединений не изменился.

Радиационное воздействие вызвало статистически значимое уменьшение поверхности листа и конечной доли, прироста годичного побега и длины черешка листа у растений.

Повышение вариабельности морфометрических и биохимических показателей в сочетании со снижением морфометрических параметров и изменением содержания фенольных соединений в листьях *P. fruticosa* в условиях градиента радиационного воздействия может свидетельствовать об адаптационных изменениях в растении, индуцированных облучением, что находит подтверждение в литературных данных, полученных для ольхи кустарниковой, произрастающей в условиях естественного радиационного фона (Журавская и др., 2006, 2009).

Связь между суммарным содержанием фенольных соединений и поверхностью листа по мере повышения облучения ослабевает, тогда как между отдельными компонентами (содержание гиперозида, гликозида эллаговой кислоты, кверцитрина, кверцетина) и некоторыми морфологическими показателями (площадь листа и конечной доли, длина черешка) усиливается, что косвенно свидетельствует о приоритетности их участия в защите от ионизирующего облучения.

Несмотря на статистически незначимые различия по средним значениям между отдельными морфометрическими показателями и содержанию фенольных соединений (в сумме, по группам и отдельным компонентам), с помощью метода опорных векторов показано, что в зависимости от уровня облучения выборки различаются по совокупности морфометрических показателей и содержанию фенольных соединений. Каждой особи соответствует определенный комплекс морфометрических и биохимических параметров, определяющий принадлежность к одной из исследованных выборок.

6.2.3. Особенности накопления химических элементов в условиях радионуклидного загрязнения

В оптимальных условиях произрастания минеральный состав растений определяется их генетически закрепленными потребностями. Однако под воздействием природных и антропогенных факторов минеральный состав может существенно изменяться, при этом косвенно отражая элементный состав среды. Одним из антропогенных факторов является загрязнение природной среды техногенными радионуклидами.

Для определения содержания элементов в растениях брали среднюю пробу с 25-30-ти особей в фазе плодоношения (сентябрь 2005г.), разделяли на органы (листья, стебли и плоды). Образцы не промывали, высушивали до воздушно-сухого состояния.

Для оценки элементного состава почв были взяты образцы верхних горизонтов (0-20 см) почвы в местах произрастания пятилистника кустарникового. Величина рН водной вытяжки почвы на импактном участке (участок 2) равнялась 6.06; на фоновом участке 4 – 6.27.

Наибольшее содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs отмечено в стеблях (однолетние побеги) (табл. 6.18).

Таблица 6.18.

Содержание радионуклидов и коэффициент накопления (КН) у *Pentaphylloides fruticosa* из загрязненного участка зоны ВУРСа (кБк/кг и Бк/кг на воздушно-сухой вес) в 2005 г.

Орган растения	^{90}Sr		^{137}Cs	
	кБк/кг	КН	Бк/кг	КН
Листья	31.9	0.7	248	0.2
Стебли	107	2.3	263	0.2

Удельная активность ^{90}Sr в почве во время обследования составила 47.3 кБк/кг, ^{137}Cs – 1.28 Бк/кг. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в целом КН для ^{90}Sr и ^{137}Cs меньше 1, за исключением КН для ^{90}Sr в стеблях растений (КН=2). Следовательно, вынос данных радионуклидов из почвы

растениями *P. fruticosa* незначителен. Наиболее загрязнены ^{90}Sr стебли *P. fruticosa* в конце вегетации.

Листья *P. fruticosa* на импактном участке более мелкие по сравнению с контролем, цветков значительно меньше по количеству и они также мельче, длина стеблей меньше, что, скорее всего, является следствием радиационного воздействия.

Анализ полученных данных показывает сходство минерального состава почвы из загрязненного и фонового участков (рис.6.26), что можно объяснить естественно сложившейся почвенно-геохимической обстановкой. Отмечено повышенное содержание Ca, Zn и Cu в почве контрольного участка по сравнению с загрязненным.

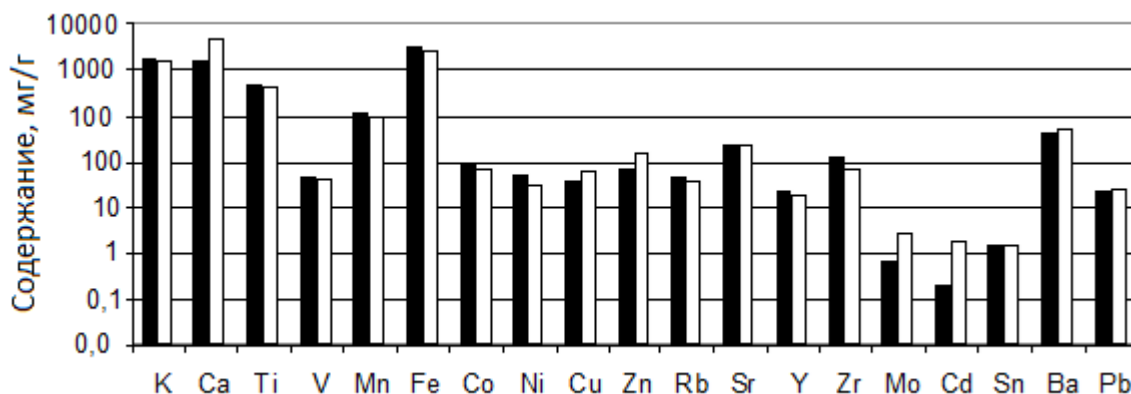


Рис. 6.26. Содержание элементов в почве из загрязненного (■) и фонового (□) участка

В надземной части *P. fruticosa* обнаружено не менее 24 элементов. Следует отметить, что растения *P. fruticosa* вне зависимости от места произрастания содержат одинаковый набор элементов, но в разных количествах и соотношениях (табл. 6.19).

Содержание Ti, V, Fe, Ni, Cu, Zn, Br, Zr и Ba в растениях из загрязненного участка выше в 1.2 – 3.2 раза, чем в таковых из фонового участка.

Соотношения между отдельными элементами претерпевают значительные изменения. Так, выявлен сдвиг в соотношении Fe/Mn в пользу Fe для импактных растений. Его величина составила для листьев 2.7. В листьях контрольных растений значение Fe/Mn – 1. Подобные сдвиги в соотношении Fe/Mn известны (Устойчивость..., 1991; Carreras, Pignata, 2002; Giniyatullin et al., 2002).

Таблица 6.19

Содержание элементов у *Pentaptychoides fruticosa*. произрастающего в импактных и фоновых условиях (S, Cl, K и Ca даны в мг/г, остальные элементы – мг/кг сухого вещества)

Элемент	Фоновый участок			Импактный участок		
	листья	стебли	плоды	листья	стебли	плоды
Ca	18±0.7*	7±0.3	12±0.5	17±0.6	12±0.4	8±0.3
Cl	1.11±0.05	1.28±0.06	0.30±0.01	0.96±0.04	0.65±0.03	0.24±0.01
K	11±0.4	10±0.4	13±0.5	13±0.5	4.5±0.2	11±0.4
S	1.81±0.18	0.64±0.06	1.77±0.18	0.73±0.07	0.321±0.03	1.24±0.12
Ag	0.58±0.12	0.50±0.10	1.14±0.2	0.13±0.03	0.12±0.02	0.06±0.02
Ba	141±7	175±9	72±3.6	231±12	298±15	72±3.60
Br	9.8±0.5	8.6±0.4	1.7±0.1	31.3±1.5	16.5±0.8	12.6±0.6
Cd	0.35±0.05	0.28±0.05	0.1±0.02	0.25±0.04	0.32±0.06	0.3±0.06
Co	0.09±0.02	0.07±0.01	0.09±0.02	0.08±0.01	0.09±0.02	0.13±0.02
Cu	4.0±0.2	3.5±0.2	4.3±0.3	5.7±0.4	7.9±0.5	7.7±0.5
Fe	299±15	277±14	305±15	360±18	341±17	239±12
I	0.64±0.16	2.24±0.56	1.76±0.44	0.29±0.07	0.52±0.13	0.42±0.10
Mn	295±9	93±3	136±4	133±4	108±3	88±3
Mo	2.6±0.1	0.24±0.01	0.18±0.01	1.5±0.1	0.41±0.02	1.14±0.05
Ni	2.9±1.2	1.9±0.8	2.3±1.0	3.7±1.5	14.0±5.9	4.6±1.9
Pb	3.7±0.4	6.4±0.7	2.2±0.2	3.0±0.3	9.5±1.0	1.6±0.2
Rb	0.85±0.04	0.76±0.03	1.6±0.1	0.98±0.04	0.74±0.03	1.7±0.1
Sn	0.15±0.04	0.17±0.03	0.10±0.02	0.09±0.02	0.11±0.02	0.05±0.01
Sr	85.2±3.3	50.9±1.9	53±2	98.0±3.7	79.7±3.0	39±1
Ti	26±3	43±5	20±2	42±5	70±8	27±3
V	0.8±0.1	1.3±0.2	0.7±0.1	1.5±0.3	2.5±0.4	0.8±0.1
Y	0.11±0.01	0.14±0.01	0.15±0.02	0.13±0.01	0.13±0.01	0.16±0.02
Zn	16.3±0.6	22.4±0.8	30±1	44.3±1.6	66.3±2.5	44±2
Zr	2.7±1.6	3.0±1.8	2.6±1.6	3.7±2.3	4.9±3.1	3.3±2.0

* — среднее значение ± стандартное отклонение,

Взаимодействие между Sr и Ca, Ba и Ca весьма сложно, эти элементы могут конкурировать между собой, но Sr обычно не может замещать Ca в его биохимических функциях (Кабата-Пендиас А., Пендиас Х., 1989). Отношение Sr/Ca является довольно постоянной величиной, но имеет тенденцию к

понижению при переходе к более высокому уровню биогеохимической пищевой цепи, например, почва-растение (Blum et al., 2000).

По нашим данным следует, что отношение Sr/Ca (содержание Sr выражено в мг, Ca – в г) в почве импактного участка составляет 12.8, в листьях – 5.9, стеблях – 6.8, в плодах – 4.6. В почве из контрольного места произрастания *P. fruticosa* величина отношения Sr/Ca равняется 4.8, в листьях растений – 4.6, стеблях – 6.9, в плодах – 4.4. Соотношение Sr/Ca в исследованных органах растений из контрольного места произрастания и в растениях, произрастающих в загрязненных радионуклидами условиях, практически одинаково. Повышенное соотношение Sr/Ca в почве импактного участка вызвано, скорее всего, более низким содержанием Ca в ней, что подтверждается и реакцией водной вытяжки (pH=6.06). Величина соотношения Ba/Ca в листьях импактных растений возрастает в 2 раза по сравнению с контролем.

Таким образом, получены достоверные данные о влиянии радиационного фактора на элементный состав *P. fruticosa*, произрастающего в условиях загрязнения техногенными радионуклидами.

Выявлены особенности накопления элементов в различных органах *P. fruticosa*. В условиях радиационного воздействия в растениях *P. fruticosa* снижалось содержание серы, марганца, молибдена, серебра и йода и возрастало количество титана, ванадия, никеля, меди, цинка, брома и бария. Наибольшее содержание большинства микроэлементов наблюдалось в листьях и стеблях растений из загрязненного радионуклидами участка по сравнению с таковыми из фонового участка. Установлена связь между условиями произрастания *P. fruticosa* и соотношениями содержания элементов Cu/Zn, Ba/Ca, K/Rb, что может быть использовано как фитоиндикатор загрязнения среды радионуклидами.

В результате проведенного исследования установлено:

1. Радиационное и промышленно-транспортное воздействие вызвало статистически значимое уменьшение поверхности листа и конечной доли, прироста годичного побега и длины черешка листа *P. fruticosa*.

2. Элементный состав *P. fruticosa* в условиях промышленно-транспортного влияния значительно изменился по сравнению с контролем. Токсичные элементы Cr, As, Y, Nb, Bi и Th были обнаружены только в растениях, произрастающих в условиях промышленно-транспортного воздействия. Содержание тяжелых металлов Fe, Co, Ti, Zr и Pb в листьях и цветках растений возросло в уличной посадке в 20–50 раз по сравнению с контролем, Ni, Cu и Zn - в 1.2–3.6 раз. Mo и Mn накапливались в больших количествах в листьях фоновых растений. Наибольшее содержание большинства микроэлементов в растениях *P. fruticosa* в условиях города наблюдалось в фазе цветения и плодоношения. К элементам-токсикантам в рассматриваемой точке отнесены As, Bi, Br, Co, Cr, Cu, Fe, Ga, Nb, Pb, Sr, Ti, V, Y, Zn и Zr.
3. В условиях радиационного воздействия наибольшее содержание большинства микроэлементов наблюдалось в листьях и стеблях *P. fruticosa* из загрязненного радионуклидами участка по сравнению с контрольным. Содержание S, Mn, Mo, Ag и I в импактных растениях снижалось, а Ti, V, Fe, Ni, Cu, Zn, Br и Ba, напротив, возрастало.
4. Количественные изменения фенольных соединений в большей мере проявлялись в листьях по сравнению с репродуктивными органами и стеблями. Преобладающими являются гликозиды кверцетина, доля которых в суммарном содержании флавонолов составляет от 67 до 90 % в зависимости от сезонных изменений и экологических факторов.
5. В ответ на транспортно-промышленное воздействие, суммарное содержание ФС (в сумме и по группам) в листьях и цветках *P. fruticosa* снижалось по сравнению с контролем, в плодах, как правило, повышалось. Избыточные концентрации аммиака, формальдегида и диоксида азота наиболее значительно влияли на изменение биосинтеза фенольных соединений в листьях и репродуктивных органах *P. fruticosa*. Кверцетин, гиперозид, изокверцитрин, кверцитрин, авикулярин, компонент 10, эллаговая кислота и гликозид эллаговой кислоты - наиболее отзывчивы на повышение уровня техногенного фактора в листьях.

6. Несмотря на статистически незначимые различия по средним значениям между некоторыми морфометрическими и биохимическими характеристиками, с помощью метода опорных векторов установлено, что в зависимости от уровня облучения выборки различаются по совокупности морфометрических показателей и содержанию фенольных соединений. Каждой особи соответствует определенный комплекс морфометрических и биохимических параметров, определяющий принадлежность к одной из исследованных выборок.
7. Связь между суммарным содержанием фенольных соединений и поверхностью листа по мере повышения облучения ослабевала, тогда как между отдельными компонентами (концентрация гиперозида, гликозида эллаговой кислоты, кверцитрина, кверцетина) и некоторыми морфологическими показателями (площадь листа и конечной доли, длина черешка) усиливалась, что косвенно свидетельствует о приоритетности участия этих компонентов в защите от ионизирующего облучения.
8. Вариабельность морфометрических показателей и содержания фенольных соединений (в сумме и по группам) изменялась не линейно, при этом, практически во всех вариантах значения коэффициента вариации ниже в выборке с наибольшим радиационным фоном. Изменчивость большинства индивидуальных фенольных компонентов, напротив, с ростом облучения увеличивалась. Вариационные кривые распределения морфологических и биохимических признаков из выборок с более высоким радиационным фоном отличаются асимметричностью, эксцессивностью, смещенными модами и появлением бимодальности, что свидетельствует об адаптационных процессах, индуцированных облучением.

ГЛАВА 7. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТЕНИЙ РОДА *PENTAPHYLLOIDES* HILL

7.1. Использование *Pentaphylloides fruticosa* в пищевой и фармацевтической промышленности

В настоящее время из всех представителей рода *Pentaphylloides* в пищевой и фармацевтической промышленности успешно используется по нашим сведениям только *P. fruticosa*.

Хорошо известна антимикробная активность экстрактов *P. fruticosa* в отношении широкого спектра микроорганизмов (Макаренко, Чайка, 1974; Вичканова и др., 1986; Tomczus и др., 2010). Отмечены также его противовирусные активность и иммуностимулирующие и антидиабетические свойства (Volkhonskaya et al., 1998; Арьяева и др., 1999; Евстропов и др., 2002; Патент 2072865 РФ, 1997; Патент 2203080 РФ, 2003). Установлена эффективность использования *P. fruticosa* в качестве природного адаптогена (Хышиктуев и др., 2008).

В Институте общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук (г. Улан-Удэ) разработаны и предложены: «Способ получения средства, обладающего антиаллергической активностью» (Патент 2109517, 1998), «Антидиабетическое средство» (Патент 2150952, 2000); «Лекарственное средство, обладающее адаптогенной активностью» (Патент 2259840, 2005). Разработаны и внедрены биологически активные добавки к пище «Тан-Арура № 7» и «Тан-Арура № 8» (Николаева, 2012).

P. fruticosa разрешен к применению в пищевой промышленности как нативный и ферментированный чай. Налажено производство лекарственных и пищевых продуктов под названием «Сибирский чай» курильский зеленый, «Сибирский чай» курильский ферментированный и более 40 разновидностей напитков с различными растительными добавками (Триль и др., 2008). Разработаны способы получения заменителя традиционного чая из растительного

сырья пятилистника кустарникового (Патент 2053678, 1996; Патент 2061383, 1996). Экстракт *P. fruticosa* входит в состав безалкогольного многокомпонентного бальзама «Радиопротекторный», который рекомендуется для профилактики негативного воздействия окружающей среды, в том числе ионизирующего излучения (Высочина и др., 2003).

Разработанный нами способ получения концентрата - заменителя чая, предлагает получать его из побегов курильского чая кустарникового (Патент 2053678, 1996). Способ предусматривает водную экстракцию сырья при начальной температуре воды 99-100°C и соотношении сырья и воды 1:50 с одновременным перемешиванием в течение 1 часа, фильтрацию полученного экстракта и последующее концентрирование. После фильтрации раствор подается на вакуумный испаритель, где происходит концентрирование раствора до содержания сухого вещества 20-30 %. Затем концентрат подается на распылительную сушку. Выход готового продукта составляет 14 %. Применение предлагаемого способа получения заменителя чая позволяет получить напитки из доступного вида сырья. Растворимый порошок курильского чая кустарникового обладает противоаллергическим действием, проявляет бактерицидные свойства, может использоваться для профилактики дисбактериоза.

7.2. Антимикробная активность некоторых видов рода *Pentaphylloides*

Представители рода *Pentaphylloides*, за исключением *P. fruticosa*, практически не изучены в плане практического использования.

Важным, на наш взгляд, является сравнительное изучение антимикробной активности летучих фракций в образцах разных видов этого рода с целью выявления перспективных в связи с возможностью лечебного и профилактического применения.

Исследования проводили в 2010 - 2011 г. Материалом исследований служили 5 образцов, из них два – *P. fruticosa*, два – *P. davurica* и один гибрид *P. mandshurica* x *P. sp.* из коллекции ЦСБС. Первый образец *P. fruticosa* выращен из

семян местной репродукции, которые были получены от растений из старого арборетума ЦСБС, 1966 г. (обр. I), второй - поступил в ЦСБС из Горно-Алтайского филиала ЦСБС в 2004 г., где выращен из семян, собранных в природной популяции в окрестности с. Бичикту-Бом Онгудайского р-на Республики Алтай (обр. II). Образец гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* поступил в ЦСБС в виде семян из Ботанического сада УрО РАН, г. Свердловск, выращен из черенков, высажен в 2004 г. (обр. III). Первый образец *P. davurica* (обр. IV) поступил в ЦСБС в 2006 г. из естественных местообитаний в Приморском крае (Партизанский р-н, хр. Лозовый), второй (обр. V) – собран в Забайкалье (Читинской обл.) и высажен в ЦСБС в 1995 г.

Фазы сезонного развития определяли согласно методики фенологических наблюдений (Методика., 1975). Материал собирали в первую половину дня с одних и тех же особей в июне в период вегетации – начала цветения, в июле – в период массового цветения кустарников и в конце августа, когда в кроне одновременно присутствуют бутоны, цветки и плоды.

В 2010 г. исследовали сезонную антимикробную активность листьев *P. fruticosa* (обр. I, из арборетума) и гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. III, из Ботсада УрО г. Свердловска). В 2011 г. эксперимент проводили в период массового цветения растений на побегах *P. fruticosa* (обр. II), *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. III) и *P. davurica* (обр. IV и V). У *P. fruticosa* и гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* Тестировали вегетативные и генеративные побеги.

Лабораторные исследования по изучению антимикробной активности свежесобранных образцов проводились с использованием методики «опарения» летучими выделениями листьев штриховых посевов микробных тест-культур (Делова, 1967). Тест-микробами служили грамположительные бактерии *Staphylococcus epidermidis*, грамотрицательные бактерии *Escherichia coli* и дрожжеподобные грибы *Candida albicans*. Для посева микробных культур применяли питательную среду МПА (мясо-пептонный агар). В чашку Петри на поверхность питательной среды высевали суточную культуру микроорганизмов микробиологической петлей диаметром 2 мм (посев штрихом); в нижнюю чашку

равномерно по поверхности распределяли фрагменты облиственных побегов растений таким образом, чтобы исключить их контакт с питательной средой. Опарение микроорганизмов летучими выделениями растений осуществлялось в течение 4 ч с 12 до 16 ч в дневное время при комнатной температуре. После чего чашки Петри помещали на 24 часа в термостат с температурой 37°C. Контрольными служили чашки Петри с посевами микробиологических культур без растений. Оценку антимикробного действия растений проводили в сравнении с контрольными посевами в соответствии со шкалой фитонцидной активности (Бакулин и др., 2010): 0 – отсутствие действия, наблюдается сплошной рост микробной культуры; 1 балл – слабое действие, угнетение роста культуры в средней части посевов (не более 20-30 % длины штриха); 2 балла – умеренное действие (угнетение роста культуры до 40-50% длины штриха); 3 балла – сильное действие – отмечается незначительный рост культуры только на концах штриха; 4 балла – очень сильное действие, практически полное отсутствие роста микробной культуры.

По степени антимикробной активности видов проведено их ранжирование, исходя из суммы баллов за сезон (общая антимикробная активность – ОАА), к конкретным тест-микробам (Чиндяева и др., 2012): наивысшая активность – от 10 до 12 баллов; высокая – 8 – 9; умеренная – 5 – 7; низкая – 3 – 4; очень низкая – 1 – 2 балла и ниже.

В ходе исследований установлено, что растения *P. fruticosa* и *P. mandshurica* х *P. sp.* в процессе вегетации различаются по степени антимикробной активности (табл. 8.1). У гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* наблюдали высокую активность к бактериям в отношении *Escherichia coli*, умеренную – в отношении *Candida albicans* и *Staphylococcus epidermidis*. У *P. fruticosa* (обр. I, из Арборетума) отмечена умеренная активность к *C. albicans* и отсутствие активности к *S. epidermidis*. В отношении бактерий *E. coli* активность резко отличалась по месяцам: в июне – слабая, в июле – высокая, в конце августа – отсутствовала. Максимальная активность к *E. coli* и *C. albicans* у растений *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. III, из Ботсада УрО г. Свердловска) и *P. fruticosa* (обр. I) зафиксирована в

июле в период массового цветения. К бактериям *S. epidermidis* у гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. III) наблюдали возрастание активности к концу летнего сезона. Оценка общей антимикробной активности за сезон у образца III была в два раза выше, чем у образца I (20 и 9 баллов соответственно).

Таблица 8.1.

Сезонная антимикробная активность (в баллах) листьев *Pentaphylloides fruticosa* и *P. mandshurica* х *P. sp.* из арборетума ЦСБС

Вид, образец*	Фаза сезонного развития растения**, месяц сбора	Тест-микроорганизмы			ОАА***
		<i>Staphylococcus epidermidis</i>	<i>Escherichia coli</i>	<i>Candida albicans</i>	
<i>P. fruticosa</i> , I	Л ² Ц ³ Ц ⁴ , VI	0	1	2	3
	Л ³ Ц ³ Ц ^{4-м} Пл ¹ , VII	0	3	2	5
	Л ³ Ц ³ Ц ^{4-м} Пл ¹ Пл ³ , VIII	0	0	1	1
<i>P. mandshurica</i> х <i>P. sp.</i> , III	Л ² Ц ³ Ц ⁴ , VI	1	1	2	4
	Л ³ Ц ³ Ц ^{4-м} Пл ¹ , VII	1	4	3	8
	Л ³ Ц ³ Ц ^{4-м} Пл ¹ Пл ³ , VIII	3	3	2	8

Примечание: * – происхождение образцов приведено в тексте. ** – фаза сезонного развития растения: Л² – полное обособление и вызревание листьев; Л³ – зрелые листья; Ц³ – бутонизация; Ц⁴ – начало цветения; Ц^{4-м} – массовое цветение; Пл¹ – завязывание плодов; Пл³ – созревание плодов; ***ОАА – оценка антимикробной активности, представляющая собой сумму баллов, набранных по всем тест-объектам за сезон.

Результаты исследований в 2011 г. в период массового цветения 3 изученных видов рода *Pentaphylloides* разного происхождения показали варьирование антимикробной активности (табл. 8.2). Максимальную активность проявил гибрид *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. III). Из двух образцов *P. fruticosa* образец II (с Алтая) проявил более высокую активность к *E. coli* и *S. epidermidis* (Рис.8.1). Оба образца *P. davurica* проявили минимальную активность. Так, образец IV (из Приморского края) действовал только (слабо) на *E. coli* (Рис. 8.2), а у образца V (из Забайкалья) выявлена низкая активность по отношению ко всем тест-объектам.

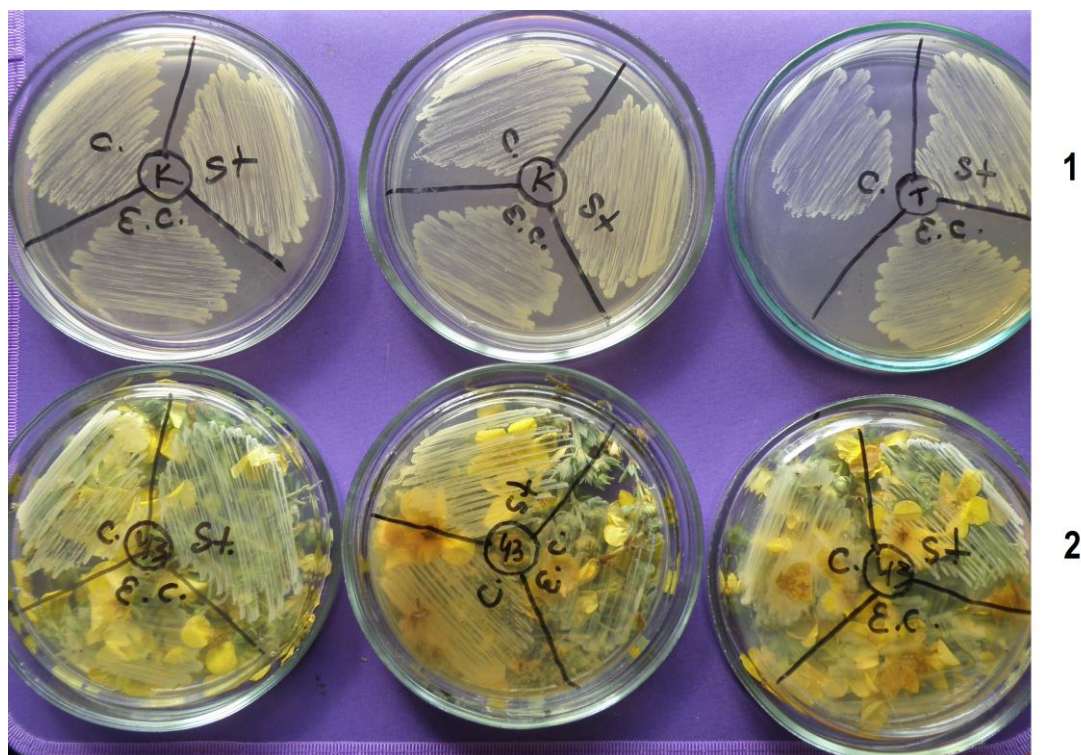


Рис. 8.1. Действие летучих выделений облиственных побегов *Pentaphylloides fruticosa* (обр. II) на штриховые посевы микробных тест-культур. С - *Candida albicans*, E.c. - *Escherichia coli*, St. - *Staphylococcus epidermidis*. Вверху - контроль (1), внизу - опыт (2).

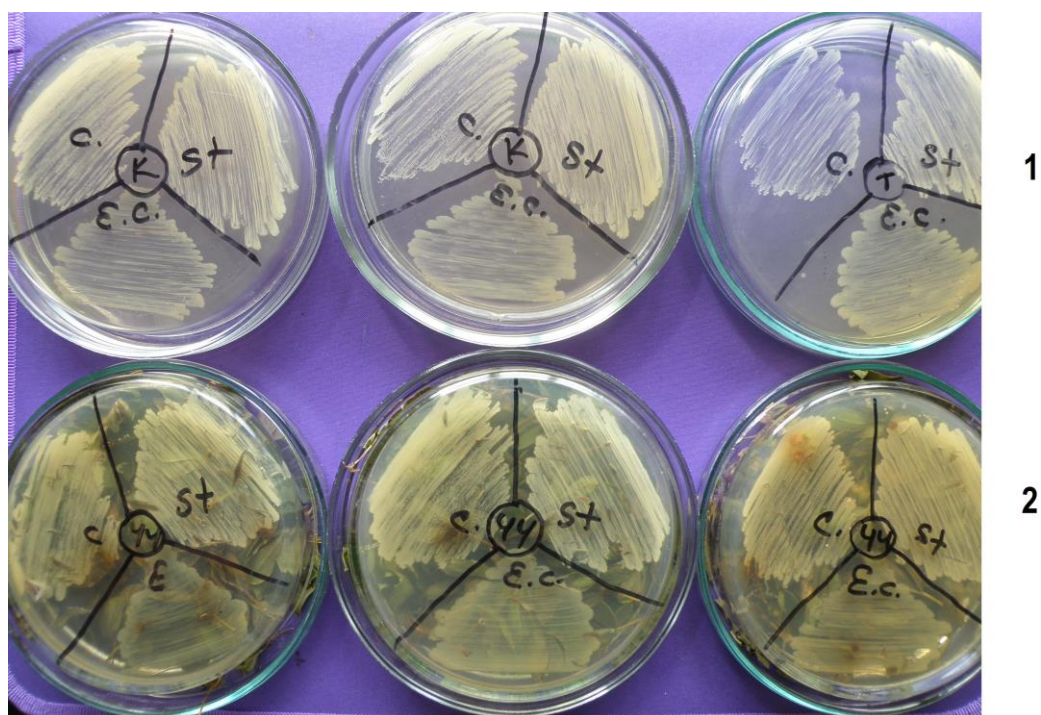


Рис. 8.2. Действие летучих выделений облиственных побегов *Pentaphylloides davurica* (обр. IV) на штриховые посевы микробных тест-культур. С - *Candida albicans*, E.c. - *Escherichia coli*, St. - *Staphylococcus epidermidis*. Вверху - контроль (1), внизу - опыт (2).

Генеративные побеги *P. fruticosa* (обр. II, с Алтая) и гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. III, из Ботсада УрО г. Свердловска) проявили бóльшую антимикробную активность, чем вегетативные побеги (табл. 8.2). Максимальный антимикробный эффект был отмечен у *P. fruticosa* (обр. II) и гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* (обр. III): общий балл антимикробной активности составил соответственно 10 и 9 баллов, в то время как у образца *P. davurica* (обр. IV и V) он не превысил 2 баллов. Летучие соединения *P. fruticosa* (обр. II) сильнее действовали на *E. coli*, а *P. mandshurica* х *P. sp.* – на *S. epidermidis*.

Таблица 8.2.

Антимикробная активность (в баллах) побегов видов рода *Pentaphylloides*

Вид, образец*	Тип побега	Тест-микроорганизмы			ОАА***
		<i>Staphylococcus epidermidis</i>	<i>Escherichia coli</i>	<i>Candida albicans</i>	
<i>P. fruticosa</i> , II	Вегетативные	1	2	1	4
	Генеративные	2	2	1	5
<i>P. mandshurica</i> х <i>P. sp.</i> , III	Вегетативные	2	1	2	5
	Генеративные	2	2	1	5
<i>P. davurica</i> , IV	»	0	0.3	0	0.3
<i>P. davurica</i> , V	»	1	0.3	0.7	2

Примечание: * – происхождение образцов приведено в тексте. ***ОАА – оценка антимикробной активности, представляющая собой сумму баллов, набранных по всем тест-объектам за сезон.

Таким образом, проведенный анализ антимикробной активности летучих соединений облиственных побегов 3 видов рода *Pentaphylloides*: *P. fruticosa*, *P. davurica* и гибрида *P. mandshurica* (Maxim.) Soják × *P. sp.*, произрастающих в коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, показал, что:

1. В течение вегетационного сезона максимальная антимикробная активность у изученных видов отмечена в июле в период массового цветения, а у гибрида *P. mandshurica* х *P. sp.* она сохранилась и в августе;
2. Максимальная антимикробная активность отмечена у генеративных побегов гибрида *P. mandshurica* × *P. sp.* и *P. fruticosa* (образец из Алтая) к *Escherichia coli* и к *Staphylococcus epidermidis*;

3. В меньшей степени активность проявилась в отношении к дрожжеподобным грибам *Candida albicans*, хотя следует отметить антифунгальное действие гибрида *P. mandshurica* × *P. sp.* и *P. fruticosa*;
4. В результате ранжирования по степени антимикробной активности образцы разного происхождения и экологической приуроченности распределились следующим образом: гибрид *P. mandshurica* × *P. sp.* и *P. fruticosa* обладали умеренной степенью активности, *P. davurica* – очень низкой.

ВЫВОДЫ

1. В результате многолетнего исследования азиатских представителей родового комплекса *Pentaphylloides* Hill установлено, что состав фенольных соединений представлен 30 компонентами, относящимися к классу флавоноидов и эллаговых соединений. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии обнаружено, что растения каждого вида содержат определенный, только ему свойственный набор фенольных соединений, то есть фенольный профиль специфичен на видовом уровне и может быть использован при уточнении таксономической принадлежности растений. При изучении агликоновой структуры флавонолгликозидов установлено, что растениям *P. mandshurica*, *P. davurica*, *P. parvifolia* и *P. gorovoi* свойственны три агликона – кверцетин, кемпферол и рамнетин, а *P. fruticosa* только два – кверцетин и кемпферол, что выделяет этот вид среди остальных. Наличие метилированного соединения (рамнетина) является признаком более высокого эволюционного уровня таксона. К наиболее примитивным отнесен *P. fruticosa*, к более продвинутым – *P. mandshurica* и *P. gorovoi*.
2. Методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) установлено, что элементный состав растений рода *Pentaphylloides* представлен 21 элементом, он характеризуется относительной стабильностью, при этом сравнение минерального состава растений на уровне видов не выявило таксономической специфичности. Растения видов *P. fruticosa*, *P. mandshurica* и *P. gorovoi* выделяются по повышенному уровню аккумуляции ряда элементов (Mn, Fe, Zn, Cu, Br, Cr, Sr и Mo), что представляет интерес при использовании их в качестве источника микроэлементов.
3. Показано, что, несмотря на чрезвычайную лабильность фенольных соединений *P. fruticosa* в процессе развития растений, качественный состав основного фенольного комплекса вне зависимости от места обитания, экологической природы, онтогенетического состояния, стадии вегетации, времени суток и органа растения остается сходным, при этом варьирование качественного состава происходит, в основном, за счет минорных компонентов.

4. Количественные признаки (морфометрические показатели листа, длина побега и черешка, содержание отдельных компонентов) характеризуются высокой изменчивостью на эндогенном уровне, на индивидуальном уровне их вариабельность снижается. Из биохимических признаков наиболее стабилен «суммарное содержание фенольных соединений», коэффициент вариации которого оценивается как низкий и средний.
5. При изменении условий произрастания в высотном и широтном градиенте, усилении инсоляции на фоне снижения тепло- и влагообеспеченности ответная реакция *P. fruticosa* была аналогичной: содержание фенольных соединений возрастало, за исключением авикулярина, содержание которого, напротив, снижалось, что может свидетельствовать об однотипной адаптационной стратегии *P. fruticosa* к различным природным факторам. Уровень вариабельности суммарного содержания фенольных соединений в листьях *P. fruticosa* оценивался как средний, отдельных компонентов – как высокий и аномально высокий, что дает основание говорить о пластичности вида и о высокой приспособляемости к различным условиям обитания.
6. Показано, что в ходе онтогенеза, в процессе вегетации, в течение суток изменчивость проявляется в колебаниях суммарного содержания фенольных соединений и в соотношении индивидуальных компонентов. Высокое содержание фенольных соединений и наиболее резкие количественные изменения наблюдались в периоды наибольшей напряженности жизненных функций растений: в возрастном аспекте это относится к молодым (зрелым) экземплярам; в процессе вегетации – после распускания почек, в период начала роста листа и к периоду генеративного развития; в течение суток – в вечернее время в листьях и в середине дня в цветках.
7. Показано, что характер изменений фенольных соединений *P. fruticosa* и их связь с эколого-географическими условиями произрастания, периодом развития, климатическими факторами окружающей среды, высокая изменчивость содержания отдельных компонентов и особенности их распределения при сохранении стабильности суммарного содержания

свидетельствуют о том, что фенольные соединения играют существенную роль в сложном процессе приспособления организма к конкретной экологической обстановке.

8. Вычислены среднегеометрические значения содержания химических элементов в образцах *P. fruticosa*, которые могут применяться при сравнительном анализе *P. fruticosa* с другими растениями и быть включены в базу данных уровня содержания элементов в растениях.
9. Выявлена специфичность ответной реакции растений *P. fruticosa* на разные типы техногенного воздействия. В ответ на транспортно-промышленное и радионуклидное загрязнение наблюдается сокращение размеров ассимиляционных органов, длины годичных побегов и черешка листа. В условиях транспортно-промышленного влияния снижается содержание фенольных соединений в листьях и изменяется сезонная динамика их накопления. В градиенте радиационного воздействия возрастает изменчивость биохимических показателей *P. fruticosa*.
10. Анализ представителей рода *Pentaphylloides* из коллекции ЦСБС показал наличие антимикробной активности облиственных побегов *P. fruticosa* и гибрида *P. mandshurica* × *P. sp.*, что может быть обоснованием для дальнейшего исследования этих видов. Результаты изучения закономерностей накопления фенольных соединений могут быть полезными при использовании *P. fruticosa* как сырья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдулладжанова, Н.Г. Масс-спектрометрический метод установления структур новых эллаготаннинов сем. *Euphorbiaceae* / Н.Г. Абдулладжанова, С.М. Мавлянов, Ж.Ф. Зиявитдинов, Ш.И. Салихов // Материалы докл. VIII Междунар. симпозиума «Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты». / Отв. ред. Н.В. Загоскина – М.: ИФР РАН; РУДН, 2012 – С. 6 – 11.

Агроклиматические ресурсы Иркутской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 208 с.

Агроклиматические ресурсы Новосибирской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1971. – 153 с.

Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. – М.: Мир, 1984. – 232 с.

Александрова, М.С. Курильский чай / М.С. Александрова. – М: Кладезь-Букс. 2008. – 30 с.

Алексеева-Попова, Н.В. Микроэлементный состав растений полярного Урала в контрастных геохимических условиях / Н.В. Алексеева-Попова, И.В. Дроздова // Экология. – 2013. – № 2. – С. 90 – 98.

Алексеев, В.А. Химические элементы в окружающей среде и развитие организмов / В.А. Алексеев // Материалы 2-го Междунар. совещ. Геохимия биосферы. – Новороссийск. – 1999. – С. 106-111.

Алехина, Н.Д. Физиология растений: Учебник для студ. вузов / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова, Н.Р. Мейчик, А.М. Носов, О.Г. Полесская, Е.В. Харитонашвили, В.В. Чуб / под ред. И.П. Ермакова. – М.: Издательский центр «Академия». – 2005. – 640 с.

Алтай. Всемирное наследие: Алтайский заповедник, Катунский заповедник, Зона покоя «Укок», Телецкое озеро, гора Белуха / под ред. А.М. Маринина. – Горно-Алтайск: РИО «Универ-Принт» ГАГУ. – 1999. – 67 с.

Андрианова, Г.А. Некоторые черты геохимической экологии растений Центральной Якутии / Г.А. Андрианова, Н.С. Петрунина // Тр. биогеохимической лаборатории. – М.: Наука, 1976. – Т.14. – С. 48-117.

Андышева, Е.В. Фенольные соединения *Dasiphora gorovoii* в природных и интродукционных условиях юга Приморского края / Андышева Е.В., Храмова Е.П., Крестов П.В. // Материалы II Международной научной конференции «Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы». – Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, ИЦ Новосибирского ГАУ «Золотой колос», 2015. – С. 56 – 59.

Антипова, Е.М. Красная книга Красноярского края. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов / Е.М. Антипова / под ред. Н.В. Степанова. – 2-изд-ие, перераб. и доп. – Сибирский фед. ун-т – Красноярск. – 2012 – С. 300.

Арнаутов, Н.А. Стандартные образцы химического состава природных минеральных веществ. Методические рекомендации. / Н.А. Арнаутов. – Новосибирск. – 1990. – 220 с.

Арьяева, М.М. Влияние экстракта из побегов *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz на течение экспериментального сахарного диабета / М.М. Арьяева, Т.А. Ажунова, С.М. Николаев, Т.А. Асеева, Е.Е. Асеева, И.Г. Николаева // Растительные ресурсы. – 1999. – Т. 35. – № 1. – С. 91 – 97.

Базарон, Э.Г. «Вайдурья-онбо» – трактат индо-тибетской медицины / Э.Г. Базарон, Г.А. Асеева. – Новосибирск: Наука, 1984. – 67 с.

Бакулин, В.Т. Антимикробная активность листьев тополей и ив (*Salicaceae*) в Сибири / В.Т. Бакулин, Л.Н. Чиндяева, Н.В. Цыбуля // Проблемы региональной экологии. – 2010. – № 6. – С. 60 – 64.

Баханова, Е.М. Применение комплексного средства из побегов *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) и бифидумбактерина при экспериментальном энтероколите / Е.М. Баханова, К.С. Лоншакова // Растительные ресурсы. – 2006. – Т. 42. – № 2. – С. 109 – 115.

Безель, В.С. Изменчивость популяционных параметров: Адаптация к токсическим факторам среды / В.С. Безель, В.Н. Позолотина, Е.А. Бельский, Т.В. Жуйкова // Экология. – 2001. – № 6. – С. 447 – 453.

Белостоцкая, И.С. Реакционная способность фенолов в модельных системах

/И.С. Белостоцкая, Е.Б. Бурлакова, В.М. Мисин, Г.А. Никифоров, Н.Г. Храпова, В.Н. Штолько // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты / отв. ред. Н.В. Загоскина, Е.Б. Бурлакова. – М.: Научный мир. – 2010. – С. 38 – 45.

Блажей, А. Фенольные соединения растительного происхождения. / А. Блажей, Л. Шутый. – М.: Изд-во «Мир», 1977. – С. 202–206.

Богданов, Г.Н. Стресс как биологическая модель для оценки антиоксидантного статуса *in vivo* // Тезисы докл. VIII Междунар. конф. Биоантиоксидант. – М.: РУДН, 2010. – С. 59 – 61.

Борозенец, А.С. Содержание витаминов Р и С среди дикорастущей флоры Дальнего Востока / А.С. Борозенец, Г.С. Андрианова // Тр. Хабаровского мед. ин-та. – 1962. – Т.23. – В.1. – С.86 – 90.

Вапник, В.Н. Теория распознавания образов (статистические проблемы обучения). / В.Н. Вапник, А.Я. Червоненкис. – М.: Наука. – 1974. – 416 с.

Вардья, Т. Суточная динамика флавонолов в побегах у яблони / Т. Вардья, Л. Сарапуу // Физиол. раст. – 1967. – Т.14. – № 3. – С. 551 – 554.

Варлаков, М.Н. Список растений Восточного Забайкалья, применяемых в тибетской медицине. / М.Н. Варлаков // Избранные труды. – М.: Медгиз, 1963. – С. 122 – 169.

Вернадский, В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. / В.И. Вернадский. – М.: Наука, 1965. – 371 с.

Вильф, Е.В. Дубильные растения Крыма и возможность их промышленного использования / Е.В. Вильф // Зап. Никитского бот. сада. – 1925. – Т.8. – С. 17-41.

Вичканова, С.А. Изучение антимикробной активности растений рода *Potentilla* (сем. Rosaceae) / С.А. Вичканова, В.В. Адгина, С.Б. Изосимова, Т.В. Фатеева // Материалы Всесоюзной конф. «Новые лекарственные препараты из растений Сибири и Дальнего Востока» – Томск, 1986. – С.30 – 31.

Волхонская, Т.А. Элементный состав растений *Pentaphylloides fruticosa* (L.) О. Schwarz различных экотипов, выращиваемых в Новосибирске / Т.А. Волхонская, Н.М. Шкель, В.М. Триль, Т.А. Позднякова // Растительные ресурсы. – 2000. – Т. 36. – В. 4. – С. 67 – 73.

Волынец, А.П. Фенольные соединения в жизнедеятельности растений / А.П. Волынец. – Минск: Беларус. Навука. – 2013. – 283 с.

Воронцов К.В. Лекции по методу опорных векторов. URL: <http://www.ccas.ru/voron/download/SVM.pdf>. Обращено 17 июня 2011г.

Ворошилов, В.Н. Поиски нового лекарственного растительного сырья. / В.Н. Ворошилов. – М.: Сельхозгиз. – 1941. – 255 с.

Встовская, Т. Н. Древесные растения – интродуценты Сибири (*Lonicera* - *Sorbus*) / Т. Н. Встовская. – Новосибирск: Наука, 1986. – 289 с

Второва, В.Н. Мультиэлементный анализ растений лесных систем экосистемы Восточной Европы / В.Н. Второва, Б. Маркет //Известия АН. Серия биологическая. – 1995. – № 4. – С 447 – 454.

Высочина, Г.И. Биохимические подходы к познанию биоразнообразия растительного мира / Г.И. Высочина // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 3. – С.207 – 211.

Высочина, Г.И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства Гречишных / Г.И. Высочина. – Новосибирск: Наука, 2004. – 240 с.

Высочина, Г.И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишные (*Polygonaceae* Juss.) Сообщ. IV. Род Щавель – *Rumex* L. / Г.И. Высочина // Turczaninowia. – 2011 – № 14(1). – С. 120–126.

Высочина, Г.И. Безалкогольные лечебно-профилактические бальзамы на основе сибирских трав и ягод / Г.И. Высочина, Т.А. Волхонская, Л.В. Перфильева, Л.А. Обухова, Т.А. Кукушкина, Е.А. Карпова // Материалы II Росс. научно-практической конф. «Актуальные проблемы инноваций с нетрадиционными природными ресурсами и создания фундаментальных продуктов». – М.: РАЕН-МААНОИ, 2003.– № 10 – С. 266 – 267.

Гаммерман, А.Ф. Антимикробные свойства лекарственных растений тибетской медицины / А.Ф. Гаммерман, К.Ф. Блинова, А.Н. Бадмаев // Фитонциды, их биологическая роль и значение для медицины и народного хозяйства. – Киев, 1967. – С.107 – 114.

Ганенко, Т.В. Химический состав *Potentilla fruticosa* 1. Флавоноиды / Т.В.

Ганенко, В.И. Луцкий, М.Ф. Ларин, А.Л. Верещагин, А.А. Семенов // Химия природных соединений. – 1988. – № 3. – С. 451.

Ганенко, Т.В. Химический состав *Potentilla fruticosa*. 3. Флавоноиды и свободные стеринны / Т.В. Ганенко, А.Л. Верещагин, А.А. Семенов // Химия природных соединений. – 1991. – № 2. – С. 285.

Ганенко, Т.В. Химический состав *Potentilla fruticosa*. II. Тритерпеноиды / Т.В. Ганенко, А.А. Семенов // Химия природных соединений. – 1989. – №6. – С. 856.

Гарифзянов, А.Р. Фенольные соединения и устойчивость древесных растений к промышленному загрязнению / А.Р. Гарифзянов, С.В. Горелова, Н.В. Загоскина // материалы VII междунар. Симпозиума по фенольным соединениям и прикладные аспекты. – М.: Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН. – 2009. – С.67 – 68.

Годин, В.Н. Популяционная биология *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Алтае-Саянской горной области / В.Н. Годин, Е.К. Комаревцева. – Рос. акад. наук, Сиб. отд-ие, Центральный сибирский ботанический сад. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2015. – 147с.

Голобокова, Л.П. Распределение ряда ионов и малых газовых составляющих по концентрациям в приземном воздухе некоторых районов Восточной Сибири и Дальнего Востока / Л.П. Голобокова, В.Е. Павлов, И.В. Хвостов, Т.В. Ходжер // Физика атмосферы и океана. Т.47. – № 3. – 2011. – С.359 – 365.

Головко, Т.К. Физико-биохимические механизмы по адаптации растений на Севере: фотосинтез и сопряженные процессы. /Т.К. Головко //Тез. докл. Годичного собрания Общества физиологов растений России и Междунар. научн. конф. «Физико-биохимические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера». – Апатиты. – 2009. – С. 94 – 95.

Голубев, В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. / В.Н. Голубев – М.: Наука. – 1965. – 287 с.

Гончикова, С.Ч. Влияние сухого экстракта пятилистника кустарникового на состояние иммунной системы организма при экспериментальной иммунодепрессии, вызванной противотуберкулезными препаратами / С.Ч.

Гончикова, В.Б. Хобракова, О.Д. Цыренжапова // Бюллетень физиологии и патологии дыхания. – 2001. – Вып. 10. – С. 29 – 31.

Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала / П.Л. Горчаковский.– Свердловск: УФ АН СССР, 1966. – 271 с.

Горчаковский, П.Л. О распространении и условиях произрастания дазифоры кустарниковой (*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.) в связи с реликтовой природой и уральских местонахождений / П.Л. Горчаковский // Зап. Свердл. отд-ние Всесоюз. Бот. общ-ва. – 1960. – С. 3–22.

Горячкина, Е.Г. Фармакогностическое исследование некоторых представителей рода лапчатка, произрастающих на территории Восточной Сибири: – автореф.... дисс. канд. фарм. наук: 15.00.02 / Елена Геннадьевна Горячкина. – Уфа, 1994. – 15с.

ГОСТ П.009-79. Правила определения оценок и доверительных границ для параметров логарифмически нормального распределения.– М., 1980. – 29с.

Дарьин, А.В. Методика выполнения измерений при определении элементного состава образцов горных пород методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения из накопителя ВЭПП-3 / А.В. Дарьин, Я.В. Ракшун // Научный вестник НГТУ. – 2013. – № 2 (51). – С. 112 – 118.

Делова, Г.В. Фитонцидные свойства некоторых древесных и кустарниковых пород / Г.В. Делова // Фитонциды, их биологическая роль и значение для медицины и народного хозяйства. Киев: Наукова думка. – 1967. – С. 115 – 119.

Джемухадзе, К.М. О катехинах чайного растения / К.М. Джемухадзе, Г.А. Бузун, Л.Ф. Милешко, Ф.Г. Нахмедов, Т.С. Мгалоблишвили // Фенольные соединения и их биологические функции. – М.: Наука. – 1968. – С. 96 – 199.

Доерфель, К. Статистика в аналитической химии / К. Доерфель. – М.: Мир, 1969. – 248с.

Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов.– М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

Драгавцев, В.А. Быстрый метод оценки генетических различий в строении и форм крон древесных растений / В.А. Драгавцев. //Материалы науч.-производ.

конф. по вопросам лесного и лесокультурного дела в Казахстане. – Алма-Ата, 1964. – С. 62 – 64.

Драгавцев, В.А. Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и методы прогноза эффективности аналитической лесной селекции / В.А. Драгавцев. – М.: Гос. комит. лес. хозяйства СССР, 1973. – 16с.

Древесные растения для озеленения Новосибирска / под ред. И.Ю. Коропачинского. Рос. акад. наук, Сиб. отд-ие, ЦСБС. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2008. – С 124 – 125.

Дурмишидзе, С.В. Флавоноиды и оксикоричные кислоты некоторых представителей дикорастущей флоры Грузии / С.В. Дурмишидзе, А.Г. Шалашвили, В.В. Мжаванадзе, Г.Ч. Циклаури – Тбилиси: «Мецниереба», 1981. – 197 с.

Евсеева, Т.И. Сочетанное действие факторов радиационной и нерадиационной природы на традесканцию / Т.И. Евсеева, С.А. Гераськин. – Екатеринбург, 2001. – 156 с.

Евстропов, А.Н. Применение полифенольного комплекса, экстрагированного из пятилистника кустарникового (*Penthaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz), для профилактики Коксаки-вирусной инфекции / А.Н. Евстропов, Л.Г. Бурова, О.Р. Грек, Л.Н. Захарова, Т.А. Волхонская // Бюллетень сибирской медицины. – 2002. – № 4. – С. 27 – 31.

Егоров, А.Д. Аскорбиновая кислота и каротин во флоре Якутии: – автореф. дисс.... докт. биол. наук. / Александр Дмитриевич Егоров. – М., 1951. – 31 с.

Ельчининова, О.А. Микроэлементы- биофилы и тяжелые металлы в лекарственных растениях Северного Алтая / О.А. Ельчининова, Т.А. Рождественская, Е.Ю. Черных // Мат. Междунар. конф. «Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных территорий: настоящее, прошлое и будущее». – Горно-Алтайск, 2008. – С.51-56.

Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1990. – 271 с.

Журавская, А.Н. Влияние вариабельности физиолого-биохимических характеристик на радиочувствительность ольхи кустарниковой (*Duschekia fruticosa* (Rupr) Pouzar), произрастающей в условиях повышенного естественного радиационного фона / А.Н. Журавская, И.В. Воронов, И.А. Прокопьев // Наука и образование. – 2006. – №2. – С.34 – 39.

Журавская, А.Н. Изучение адаптивных возможностей ольхи кустарниковой, произрастающей в зоне повышенного естественного радиационного фона / А.Н. Журавская, И.А. Прокопьев, И.В. Воронов // Наука и образование. – 2009. – № 2. – С. 69 – 73.

Загоскина, Н.В. Влияние ультрафиолетовой (УФ-Б) радиации на образование и локализацию фенольных соединений в каллусных культурах чайного растения / Н.В. Загоскина, Г.А. Дубравина, А.К. Алявина, Е.А. Гончарук // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – № 2. – С. 302 – 308.

Загоскина, Н.В. Образование фенольных соединений и фотосинтетический электронный транспорт в каллусных культурах чайного растения подвергнутых действию УФ-В радиации / Н.В. Загоскина, А.К. Алявина, Т.О. Гладышко, П.В. Лапшин, Е.А. Егорова, Н.Г. Бухов // Материалы VI Международ. симпоз. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». – Москва – Пущино. – 2005. – Т. 3. – С. 293 – 297.

Загоскина, Н.В. О содержании фенольных соединений в различных видах лишайников Кольского полуострова / Н.В. Загоскина, Т.Н. Николаева, П.В. Лапшин, А.Г. Заварзина, А.А. Заварзин // Химия растит. сырья. – 2011. – № 4. – С.245–249.

Запрометов, М.Н. Основы биохимии фенольных соединений / М.Н. Запрометов. – М.: Высшая школа, 1974. – 214 с.

Запрометов, М.Н. Фенольные соединения: Распространение, метаболизм и функции в растениях / М.Н. Запрометов. – М.: Наука, 1993. – 272 с.

Запрометов, М.Н., Фенольные соединения и их роль в жизни растения: 56-е Тимирязевское чтение / М.Н. Запрометов. – М.: Наука. – 1996. – 45 с.

Запрометов, М.Н. Суточная динамика катехинов и их алициклических

предшественников / М.Н. Запрометов, С.В. Колонкова // Физиол. раст., 1965. – Т.12. – №4. – С. 646 – 652.

Запрометов, М.Н. О распространении катехинов в растениях / М.Н. Запрометов, В.Я. Бухлаева // Материал. I Всесоюзн. симпозиума по фенольным соединениям «Фенольные соединения и их биологические функции». – М.: Наука. – 1968. – С. 236–238.

Запрометов, М.Н. Еще об одном доказательстве участия хлоропластов в биосинтезе фенольных соединений / М.Н. Запрометов, Н.В. Загоскина // Физиология растений. – 1987. – Т. 34. – С. 165 – 172.

Захаров, В.М. Здоровье среды: Практика оценки / В.М. Захаров, А.Т. Чубинишвили, С.Г. Дмитриев, А.С. Баранов. – М.: Центр экологической политики России. – 2000. – 320 с.

Зенков, Н.К. Фенольные биоантиоксиданты / Н.К. Зенков, Н.В. Кандалинцева, В.З. Ланкин, Е.Б. Меньщикова, А.Е. Просенко. – Новосибирск: СО РАМН. – 2003. – 328с.

Зубкус, Л.П. Озеленение Новосибирска / Л.П. Зубкус, А.В. Скворцова, Т.Н. Кочмарева. – Новосибирск, 1962. – С.183 – 185.

Израэль, Ю.А. Экологические эффекты УФ-радиации в области Б на растительность суши / Ю.А. Израэль, И.М. Кунина, С.М. Семенов // Тр. Совещ. «Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем». – Санкт-Петербург, 1986. – Т.XVI. – С. 9 – 23.

Ильин, В.Б. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области / В.Б. Ильин, А.И. Сысо – Новосибирск: Издательство: СО РАН. – 2001. – 231с.

Интродукция древесных растений в лесостепном Приобье / под ред. Коропачинского И.Ю. – Новосибирск: Наука, СО, 1982. – 234 с.

Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – М.: Мир, 1989. – 439 с.

Кавеленова, Л.М. Особенности сезонной динамики водорастворимых фенольных соединений в листьях березы повислой в условиях урбосреды в

лесостепи (на примере Самары) / Л.М. Кавеленова, С.Н. Лищинская, Л.Н. Карандаева // Химия растительного сырья. – 2001. – № 3. – С.91–96.

Камелин, Р.В. Род Лапчатка – *Potentilla* L. / Р.В. Камелин // Флора Восточной Европы. – СПб.: Мир и семья, 2001. – Т.10. – С.394 – 452.

Кефели, В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны / В.И. Кефели. – М: Наука. – 1974. – 253с.

Киселёв, В.Е. Гречиха как источник флавоноидов / В.Е. Киселёв, В.И. Коваленко, В.Г. Минаева, А.В. Киселёва, Т.А. Волхонская, Т.А. Жанаева, А.В. Лаптев. – Новосибирск: Наука. – 1985. – 96 с.

Климат городов России. http://www.atlas-yakutia.ru/weather/climate_russia-III.html. Обращение 15.12.2014г.

Климат Новосибирска. – Л.: Гидрометеиздат, 1979. – 223с.

Клышев, Л.К. Флавоноиды растений. / Л.К. Клышев, В.А. Бандюкова, Л.С. Алюкина. – Алма-Ата: Наука КазССР. – 1978. – 220 с.

Ковалева, Л.В. Ауксин и флавоноиды в прогамной фазе оплодотворения у петунии / Л.В. Ковалева, Е.В. Захарова, Ю.В. Минкина // Физиология растений. – 2007. – Т. 54. – № 3. – С. 449-454.

Кокс, Д. Теоретическая статистика. / Д. Кокс, Д. Хинкли – М.: Мир. – 1978. – 560с.

Коломыц, Э.Г. Локальные коэффициенты увлажнения и их значение для экологических прогнозов / Э.Г. Коломыц // Известия РАН. Сер. географическая. – 2010. – № 5. – С. 61 – 72.

Комаревцева, Е.К. Онтогенез и структура популяций *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) Горного Алтая / Е.К. Комаревцева // Растительные ресурсы, 2005. – Т.41. – Вып. 1. – С. 27 – 35.

Корнопольцева, Т.В. Влияние на свертывающую систему крови крыс нового средства растительного происхождения / Т.В. Корнопольцева, Л.Б. Бураева, С.Д. Бардымова, А.Р. Дамбаева, И.С. Бутуханова // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2009. – № 3 (67). – С. 190 – 191.

Коровкина, Г.В. Бактерицидные свойства дазифоры кустарниковой по

отношению к холерным вибрионам (предварительное сообщение) / Г.В. Коровкина, В.В. Телятьев, А.С. Марамович // Материалы юбилейной конференции, посвященной 30-летию фарм. факультета. – Иркутск. – 1971. – С. 27 – 28.

Коропачинский, И.Ю. Древесные растения Азиатской России / И.Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская. – Рос. акад. наук, Сиб. отд-ие, ЦСБС. – 2-е изд. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. – С. 340 – 343.

Коротаева, М.С. Фармакогностическое изучение четырех видов рода *Ledum* L.: автореф. дисс... канд. фарм. наук: 15.00.02 / Марина Сергеевна Коротаева. – Ярославль: ЯГМА, 2006. – 20 с.

Корулькин, Д.Ю., Природные флавоноиды / Д.Ю. Корулькин, Ж.А., Абилов, Р.А., Музычкина, Г.А., Толстиков. – Новосибирск: Академическое изд-во Гео, 2007. – 232 с.

Костеша, Н.Я. Радиопротекторные свойства сухого экстракта лапчатки кустарниковой / Н.Я. Костеша, Л.А. Лицкевич, А.Ю. Матвеев // Здоровье человека в Сибири. – Красноярск. – 1990. – С. 83.

Костина, В.М. Особенности фенольного метаболизма растений рода *Rhododendron* L. in vivo и in vitro : автореф. дисс... канд. биол. наук: 03.00.12 / Вера Михайловна Костина. – Москва: ИФР РАН, 2009. – 22 с.

Костина, О.В. Структура и химический состав трихом у двух видов *Doronicum* (Asteraceae) / О.В. Костина, Л.Е. Муравник // Modern Phytomorphology. – 2014. – № 5. – С. 167–171.

Костюк, В.А. Биорадикалы и биоантиоксиданты / В.А. Костюк, А.И. Потапович. – Минск: БГУ. – 2004. – 174 с.

Крылов, П.Н. *Potentilla fruticosa* L. / П.Н. Крылов // Флора Западной Сибири. – Томск. – 1933. – Вып. 7. – С. 1486-1488.

Кузин, А.М. Радиационная биохимия / А.М. Кузин. – М.:Изд-во АН СССР. – 1962. – 335с.

Кузин, А.М. Структурно-метаболическая теория в радиобиологии / А.М. Кузин. – М.: Наука, 1986. – 283 с.

Кузнецов, М.Н. Сравнительная характеристика особенностей флуктуирующей асимметрии листьев яблони в разных экологических условиях / М.Н. Кузнецов, Л.В. Голышкин // Сельскохозяйственная биология. – 2008. – № 3. – С.72–77.

Кузнецов, М.Н. Особенности перекисного окисления липидов мембран в листьях яблони в условиях техногенного загрязнения / М.Н. Кузнецов, П.С. Прудников // Сельскохозяйственная биология. – 2009. – № 5. – С. 69-72.

Кукина, Т. П. Липофильные компоненты *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz / Кукина Т. П., О. И. Сальникова // Матер. I Междунар. научн. конф. «Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы». – Новосибирск: Изд-во НГАУ. – 2013. – С. 186 – 188.

Куминова, А.В. Растительный покров Алтая / А.В. Куминова – Новосибирск: СО АН СССР, 1960. – 450 с.

Курбатский, В.И. К внутриродовой систематике *Potentilla* L. и *Comarum* L. s.l. / В.И. Курбатский // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова при Томском государственном университете. – 2008. – № 99. – С. 1-8.

Курбатский, В.И. Род *Pentaphylloides* DuRoi – Пятилистник / В.И. Курбатский // Флора Сибири. Т.8. Rosaceae. – Новосибирск: Наука. – 1988. – С. 36-38.

Куркин, В.А. Флавоноиды и фенилпропаноиды – перспективные антиоксиданты лекарственных растений / В.А. Куркин, Е.В. Авдеева, О.Е. Правдивцева, А.В. Куркина, О.Л. Кулагин, А.А. Царева, В.М. Рыжов, А.В. Егорова, М.М. Анисимова // Тезисы докладов VIII Международной конференции «Биоантиоксидант». – М.: РУДН, 2010. – С.267-269.

Лапчатка кустарниковая (Курильский чай)
<http://www.uzhniy.ru/sale/articles/Potentilla/> Обращено 15.12.2014г.

Ловкова, М.Я. Почему растения лечат? / М.Я. Ловкова, А.М. Рабинович, С.М. Пономарева, Г.Н. Бузук, С.М. Соколова – М. – 1989. – 290 с.

Лубсандоржиева, П.Б. Содержание флавоноидов в многокомпонентных сборах / П.Б. Лубсандоржиева, Ж.Б. Дашинамжилов // Сибирский медицинский журнал. – 2009. – № 8. – С.138-139.

Луговская, А.Ю. Оценка влияния транспортно-промышленного загрязнения на морфологические и биохимические показатели *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) / А.Ю. Луговская, Е.П. Храмова, Л.К. Трубина // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 1 (13). – С.71 – 76.

Лунева, Н.Н. Оценка генотипической и экологической изменчивости в системе признаков вида *Prunus cerasifera* (Rosaceae) / Н.Н. Лунева // Бот. журн. – 1997. – № 10. – С. 74 – 82.

Лучник, З.И. Фенологические фазы деревьев и кустарников в Алтайской лесостепи / З.И. Лучник. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1982. – 128 с.

Мазалов, Л.Н. Рентгеновские спектры / Л.Н. Мазалов. – Новосибирск: ИНХ СО РАН, 2003. – 329 с.

Макаренко, Н.Г. Антимикробная активность представителей рода *Potentilla* L. Юго-Восточного Алтая в связи с их систематикой и экологией / Н.Г. Макаренко, В.М. Чайка // Раст. ресурсы. 1974. – Т.10. – Вып.2. – С. 180 – 187.

Макаренко, О.А. Физиологические функции флавоноидов в растениях / О.А. Макаренко, А.П. Левицкий // Физиология и биохимия культ. растений. – 2013. – Т. 45. – № 2. – С. 100-112.

Мальгин, М.А. Тяжелые металлы и мышьяк в дикорастущих лекарственных растениях Алтая / М.А. Мальгин, А.В. Пузанов, О.А. Ельчининова, Т.А.Горюнова // Сиб. экол. журнал. – 1995. – Т.2. – № 6. – С. 510-514.

Мамаев, С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев // Тр. УНЦ АН СССР: Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск, 1975. – Вып. 94. – С.9-14.

Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1972. – 284 с.

Маракаев, О.А. Техногенный стресс и его влияние на листовые древесные растения (на примере парков г. Ярославля) / О.А. Маракаев, Н.С. Смирнова, Н.В. Загоскина // Экология. – 2006. – № 6. – С. 410 – 414.

Мартюшов, В.З. Восточно-Уральский Государственный заповедник / Мартюшов В.З., Смирнов Е.Г., Тарасов О.В., Г.Н. Романов, Д.А. Спирин // Вопросы радиационной безопасности. – 1997. – №3. – С.42 – 57.

Мартюшов, В.З. Накопление стронция-90 кустарниками на территории Восточно-Уральского государственного заповедника // В.З. Мартюшов, Е.Г. Смирнов, О.В. Тарасов, Д.А. Спирин // Вопросы радиационной безопасности. – 1998. – №4. – С. 42 – 44.

Матвеев, А.Ю. Противовоспалительные свойства сухих экстрактов лапчатковидных растений / А.Ю. Матвеев, Л.А. Сибилина, Т.П. Прищеп, В.М. Триль // Бюлл. СО АМН СССР. – 1990. – № 1. – С. 77 – 79.

Меньщикова, Е.Б. Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты / Е.Б. Меньщикова, В.З. Ланкин, Н.К. Зенков, И.А. Бондарь, Н.Ф. Круговых, В.А. Труфакин – М.: Фирма "Слово". – 2006. – 556с.

Метеостатистика. URL: <http://altai-meteo.ru/> Республика Алтай. Обращение 14.11.2010г.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М.: 1975. – 24 с.

Методические указания по оценке степени опасности загрязнения почвы химическими веществами. – М., 1987. – 23 с.

Микроэлементы в обмене веществ растений / Под общ. редакцией П.А. Власюка. – Киев: Наукова думка. – 1976. – 208 с.

Минаева, В.Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование / В.Г. Минаева. – Новосибирск: Наука. – 1978. – 253 с.

Минаева, В.Г. Лекарственные растения Сибири / В.Г. Минаева. – Новосибирск: Наука. – 1991. – 277 с.

Мишуров В.П. Внутривидовая изменчивость горца Вейриха и горца итурупского / В.П. Мишуров. – Л.: Наука, 1984. – 132с.

Модина, Т.Д. Климаты Республики Алтай / Т.Д. Модина – Новосибирск: НГПУ. – 1997. – 177 с.

Модина, Т.Д. Климат и агроклиматические ресурсы Алтая / Т.Д. Модина, М.Г. Сухова. – Новосибирск: Универсальное книжное издательство. – 2007. – 180с.

Морякина, В.А. Использование деревьев и кустарников западно-сибирской флоры для озеленения пунктов подтаежной полосы Западной Сибири / В.А. Морякина // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1965. – С.347-352.

Нагаслаева О.В. Определение фенольных соединений полиэкстракта «Иммунополифит» / О.В. Нагаслаева, Г.Г. Николаева, В.Б. Хобракова // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2009. – № 3 (67). – С. 211 – 215.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1-6. Выпуск 26. Приморский край. – Л.: Гидрометеиздат. – 1988. – 416с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1-6. Выпуск 23. Бурятская АССР, Читинская область / под ред. Л.В. Ковель. – Л.: Гидрометеиздат. – 1989. – 550 с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1-6. Выпуск 21. Книга 1. Красноярский край, Тувинская АССР / под ред. С.Н. Смирновой. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. – 1990а. – 623с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1-6. Выпуск 33. Магаданская область, Чукотский автономный округ Магаданской области / под ред. Л.В. Ковель. – Л.: Гидрометеиздат. – 1990б. – 566 с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1-6. Выпуск 25. Хабаровский край, Амурская область / под ред. З.Н. Пильниковой. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. – 1992. – 558с.

Немова, Н.Н. Механизмы биохимических адаптаций у водных организмов: экологические и эволюционные аспекты / Н.Н. Немова // Сборник научных статей: Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. – Т. I. – Экологическая физиология и биохимия водных организмов. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. – С. 198 – 214.

Николаев, С.М. Доклиническое токсикологическое изучение экстракта из *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) / С.М. Николаев, Т.А. Ажунова, И.О. Убашеев, К.С. Лоншакова // Раст. ресурсы. – 2005. – Т. 41. – В. 1. – С. 126 – 130.

Николаева, И.Г. Полифенольные соединения *Pentaphylloides fruticosa* и *P. parvifolia* / И.Г. Николаева // Химия природных соединений. – 2007. – № 4. – С. 390-391.

Николаева, И.Г. Разработка и стандартизация средств растительного происхождения, обладающих адаптогенной активностью: автореф. докт. фарм. н.: 14.04.02 / Ирина Геннадьевна Николаева. – Улан-Удэ: ИОиЭБ СО РАН, 2012. 47с.

Николаева И.Г. Стандартизация побегов курильского чая кустарникового по действующим веществам /И.Г. Николаева, П.Б. Лубсандоржиева, Т.А. Асеева // Тибетская медицина: состояние и перспективы исследований: сб. науч. трудов. – Улан-Удэ, 1994. – С. 172.

Николаева, И.Г. Пятилистник кустарниковый (Курильский чай кустарниковый) / И.Г. Николаева, В.Б. Хобракова, М.М. Арьяева. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра СО РАН. – 2001. – 110 с.

Норбаев, Н. Содержание эндогенных фенольных соединений и радиочувствительность у растений / Н. Норбаев // Информ. бюл. Науч. Совета по радиобиологии. – 1984. – №29. – С.49 – 50.

Огуреева Г.Н. Ботаническая география Алтая. / Г.Н. Огуреева. – М.: Наука, 1980. – 187 с.

Органическая химия. Кн. 2 / Под ред. Н.А. Тюкавкиной. – М.: Дрофа. – 2008. – 592 с.

Отчет по экологической безопасности ФГУП «Производственное объединение «Маяк» за 2013 год / Гос. корпорация по атом. энергии «Росатом», Федер. гос. унитар. предприятие «Произв. об-ние «Маяк». – Озерск, Челябинск: Авто Граф. – 2014. – 44 с.

Павлов, В.Е. Мезомасштабная устойчивость в распределении ряда химических элементов в снеговом покрове Алтайского края / В.Е. Павлов, И.А.

Суторихин, И.В. Хвостов // Доклады Академии Наук. – 2006. – Т. 406. – № 4. – С. 544 – 547.

Павлов, В.Е. Обобщенная модель распространенности ряда химических элементов в *Pentaphylloides fruticosa* / В.Е. Павлов, Е.П. Храмова, И.В. Хвостов, Г.А. Ковальская, К.П. Куценогий, О.В. Чанкина, Н.М. Ковалевская // Химия раст. сырья. – 2008. – № 3. – С. 163 – 168.

Павлов, В.Е. Соотношение концентраций элементов в аэро- и гидрозоле в бассейне Средней Оби / В.Е. Павлов, И.А. Суторихин, И.Г. Гранберг, С.Ф. Карбышев, Г.А. Ковальская, В.В. Микушин // Доклады Академии Наук. – 2001. – Т.380. – № 6. – С.813 – 815.

Панкова, И.А. Травянистые С-витаминосы / И.А. Панкова // Тр. Ботанического Ин-та АН СССР. – Серия 5. – Растит. сырье. – 1949. – В. 2. – С. 69–78.

Парибок, Т.А. Содержание металлов в листьях деревьев в городе / Т.А. Парибок, В.А. Сазыкина, Г.А. Тэмп и др. // Бот. журн. – 1982. – № 11. – Т. 67. – С. 1533-1539.

Парибок, Т.А. Содержание микроэлементов в растениях лесотундры / Т.А. Парибок, Н.В. Алексеева-Попова, Б.Н. Норин // Бот. журн. – 1967. – Т.52. – №1. – С.13-23.

Патент на изобретение № 2053678 РФ. А 23 F 3/34. Способ получения концентрата заменителя чая / Н.М. Шкель, В.М. Триль, Т.А. Волхонская, Е.П. Храмова (Россия). № 064165/13; Заявлено 24.06.1992 – Оpubл. 10.02.1996. – Бюл. № 4.

Патент на изобретение № 2061383 РФ. А 23 F 3/34. Способ получения заменителя чая / Н.М. Шкель, В.М. Триль, Т.А. Волхонская (Россия). №94009009/13; Заявлено 15.03.1994; – Оpubл. 10.06.1996. – Бюл. № 16.

Патент на изобретение № 2072865 РФ. А 61 К 35/78. Способ получения вещества, обладающего противовирусной и иммуностимулирующей активностью / О.Р. Грек, Т.А. Волхонская, В.М. Триль, С.Н. Письмерова, В.Е. Яворовская, А.Н. Евстропов, И.В. Аристов, Е.Р. Николин, О.П. Колесникова, В.А. Козлов (Россия). № 93010258/14. Заявлено 26.02.1993; опубл. 10.02.1997. – Бюл. № 4.

Патент на изобретение № 2109517 РФ. Способ получения средства, обладающего антиаллергической активностью // И.Г. Николаева, О.Д. Цыренжапова, Т.А. Асеева, С.М. Николаев, П.Б. Лубсандоржиева, Г.Г. Николаева, Г.М. Федосеева. №96112483/14. – Заявлено 19.06.96. – Оpubл. 27.04.1998. – Бюл. № 12.

Патент на изобретение № 2150952 РФ. Антидиабетическое средство // И.Г. Николаева, Т.А. Ажунова, М.М., Арьяева, С.М. Николаев, Т.А. Асеева, П.Б. Лубсандоржиева, Г.П., Яковлев, Е.Е. Лесиовская; №98103094/14. – Заявл. 25.02.1998. – опубл. 20.06.2000. – Бюл. № 17.

Патент на изобретение № 2203080 РФ. А 61 К 35/78, А 61 Р 31/12. Способ получения водорастворимого фитоэкстракта, обладающего противовирусной активностью / О.Р. Грек, Т.А. Волхонская, Л.Г. Бурова, Л.Н. Захарова, А.Н. Евстропов (Россия). № 2001131660/14. – Заявлено 22.11.2001. – Оpubл. 27.04.2003. – Бюл. № 12.

Патент на изобретение №2259840 РФ. Лекарственное средство, обладающее адаптогенной активностью / С.М. Николаев, К.В. Парьева, И.К. Иванова, Л.Н. Шантанова, И.Г. Николаева, Г.Г. Николаева; №2003133311/15. – Заявл. 14.11.2003. – Оpubл. 10.09.2005. – Бюл. № 25.

Перельман, А.И. Геохимия ландшафта. / 2-е изд, переработ. и дополн. / А.И. Перельман. – М., 1975. – 342с.

Петрова, П.И. Динамика накопления фенольных соединений в органах сабельника болотного (*Comarum palustre* L.) / П.И. Петрова, Е.Ю. Бахтенко, Н.В. Загоскина, С.В. Булатова, П.Б. Курапов // Химия растит. сырья. – 2013. – № 1. – С.165-169.

Пивкин, В.М. Экологическая инфраструктура сибирского города (на примере Новосибирской агломерации) / В.М. Пивкин, Л.Н. Чиндяева. – Новосибирск: Сибпринт, 2002. – 184 с.

Пименов, М.Г. Хемосистематика / М.Г. Пименов, Л.Ф. Борисова // Итоги науки и техники. Ботаника. – 1987. – Т. 6. – Вып. 1. – С. 7 – 95.

Погода_в_мире (расписание погоды): <http://rp5.ru/> Обращено 5.12.2014г.

Позолотина, В.Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения / В.Н. Позолотина. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2003. – 244 с.

Позолотина, В.Н. Пути адаптации ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному химическому и радиационному воздействию / В.Н. Позолотина, Е.В. Антонова, В.С. Безель, Т.В. Жуйкова, О.А. Северюхина. // Экология. – 2006. – № 6. – С. 440 – 445.

Позолотина, В.Н. Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты / В.Н. Позолотина, И.В. Молчанова, Е.Н. Караваева, Л.Н. Михайловская, Е.В. Антонова. – Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий». – 2008. – 204с.

Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова. – Новосибирск: Наука. – 1986. – 226 с

Положий, А.В. Семейство Rosaceae. Розоцветные / А.В. Положий, Л.Н. Лошкарева // Флора Красноярского края. – Томск, 1975. – Вып. 5. – Ч. 4. – С. 88–141.

Полякова, Л.В. Изменчивость фенольных соединений у некоторых травянистых и древесных растений от межпопуляционного до внутрииндивидуального (эндогенного) уровня /Л.В. Полякова, Э.А. Ершова // Химия раст. сырья. – 2000. – № 1. – С. 121-129.

Полякова, Л.В. Флавоноиды в природных и интродукционных популяциях представителей сем. бобовых Сибири: Автореф. дис... д-ра биол. наук: 03.00.05: Людмила Владимировна Полякова. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1993. – 32 с.

Пшенникова Л.М. Новый вид *Dasiphora* (Rosaceae) с Дальнего Востока России / Л.М. Пшенникова // Бот. журн. – 2006. – № 6. – Т. 91. – С.951 – 954.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae / Отв.ред. А.Л. Буданцев. – СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – Т. 2. – С.207 – 208.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; семейства Hydrangeaceae – Haloragaceae / Отв. ред. П.Д. Соколов – Л.: Наука, 1987. – С.58.

Рождественская Т.А. Элементный химический состав растений Горного Алтая и факторы, его определяющие / Т.А. Рождественская, О.А. Ельчининова, А.В. Пузанов // Мат. Междунар. конф. «Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных территорий: настоящее, прошлое и будущее. – Горно-Алтайск. – 2008. – С. 110 – 114.

Рокицкий, П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйшая школа. – 1974. – 448 с.

Сапин, М.П. Изменение микроанатомии тимуса мышей под влиянием сухого экстракта пятилистника кустарникового в условиях азатиоприновой иммуносупрессии / М.П. Сапин, В.Б. Хобракова, Л.В. Кактурский, Д.Е. Григоренко, Л.М. Ерофеева, С.М. Николаев, С.Д. Жамсаранова, И.Г. Николаева // Российский медико-биологический вестник им. ак. И.П. Павлова. – 2001. – № 1-2. – С. 120 – 127.

Сапожникова, С.А. Микроклимат и местный климат / С.А. Сапожникова. Ленинград: Гидрометеорологическое издательство, 1950. – 239с.

Сарапуу, Л.П. Фенольные соединения и рост растений / Л.П. Сарапуу, В.И. Кефели // Фенольные соединения и их биологические функции. М.: Наука, 1968. – С. 129.

Седельников, В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области / В.П. Седельников. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1988. – 223 с.

Седельников, В.П. Курильский чай из археологических комплексов пазырыкской культуры / В.П. Седельников, Е.П. Храмова // Феномен алтайских мумий / под ред. А.П. Деревянко, В.И. Молодина. – Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН. – 2000. – С. 255 – 257.

Семенов, А.А. Очерк химии природных соединений / А.А. Семенов. – Новосибирск: «Наука» Сибирская издательская фирма РАН. – 664с.

Семкина Л.А. Изменчивость изоферментных спектров пероксидазы у сосны обыкновенной / Л.А. Семкина. – Свердловск, 1985. – 70с.

Семкина, Л.А. Внутривидовая изменчивость и популяционная экология древесных растений в связи с интродукцией. Автореф. дис....докт. биол.наук:

03.00.05, 03.00.31. / Лидия Александровна Семкина. – Екатеринбург: Ботанический сад УрО, 1999. – 45 с.

Сергиевская, Л.П. Материалы к изучению природных лекарственных растений Забайкалья / Л.П. Сергиевская. – М, 1940. – 16 с.

Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М: Высш. шк., 1962. – 378 с.

Скворцов, А.К. Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений / А.К. Скворцов // Бюлл. ГБС АН СССР. –1986. – Вып. 140. – С. 18 – 25.

Сметанина, Е.Б. Современная радиационная обстановка в населенных пунктах Красный Партизан и Аллаки, расположенных в непосредственной близости от Восточно-Уральского радиоактивного следа // Е.Б. Сметанина, А.Д. Денисов / Труды и материалы региональной научно-практической конференции «ВУРС-45». – Озерск. – 2002. – С.104-113.

Соболевская, К.А. Материалы к флорогенезу при интродукции растений природной флоры / К.А. Соболевская // Перспективные полезные растения флоры Сибири. – Новосибирск: Наука. – 1973. – С.3 – 18.

Соколов, П.Д. Танидоносные растения Центральных Саян / П.Д. Соколов // Тр. Ботанического ин-та АН СССР. Серия Растит. сырье. – 1961. – С. 18 – 25.

Соколов, С.Я. Род *Dasiphora* Raf. – Курильский чай / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли // Ареалы деревьев и кустарников СССР. – Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд. – 1980. – Т.2. – С.85 – 86.

Соколова, С.М. Итоги биохимических исследований лекарственных растений / С.М. Соколова, М.Я. Ловкова // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. – СПб., 1999. – С. 280 – 282.

Соловченко, А.Е. Экранирование видимого и УФ излучения как механизм фотозащиты у растений / А.Е. Соловченко, М.Н. Мерзляк // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – № 6. – С. 803-822.

Справочник по климату СССР. Выпуск 25. Амурская область, Еврейская автономная область и Хабаровский край. Ч. 1. Солнечная радиация,

радиационный баланс и солнечное сияние / Отв. ред. Г.Ф. Давыдюк // Л.: Гидрометеорологическое издательство. – 1966. – 72 с.

Стальная, М.И. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz при интродукции в Адыгее / М.И. Стальная, Е.П. Храмова // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2002. – № 4. – С. 64-66.

Стронций-90. Методика выполнения измерений удельной (объемной) активности в пробах окружающей среды. МП-0401-195-06 ЦЗЛ. // Инструкция предприятия ФГУП «ПО»Маяк». – 2006. – 11 с.

Судачкова, Н.Е. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Н.Е. Судачкова, И.В. Шеин, Л.И. Романова, И.Л. Милютин и др. – Новосибирск: Наука. – 1997. – 176 с.

Сухова, М.Г. Климаты ландшафтов Горного Алтая и их оценка для жизнедеятельности человека. / М.Г. Сухова, В.И. Русанов. – Новосибирск: Изд-во. СО РАН. – 2004. – 150с.

Сыева, С.Я. Биохимическая оценка нетрадиционных кормовых растений рода *Pentaphyllides* Hill Горного Алтая / С.Я. Сыева // Сибирский экологический журнал. – 2003. – № 3. – С. 97 – 100.

Сычев, К.С. Методы жидкостной хроматографии и твердофазной экстракции / К.С. Сычев. – М.: ООО «Веда». – 2005. – 165с.

Тараховский, Ю.С. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина / Ю.С. Тараховский, Ю.А. Ким, Б.С. Абдрасилов, Е.Н. Музафаров / отв. ред. Е.И. Маевский. – Пушкино: Synchronobook. – 2013. – 310 с.

Тарнуев, Д.В. Фармакотерапевтическая эффективность сухого экстракта пятилистника кустарникового при острой язве желудка у белых крыс, вызванной введением резерпина / Д.В. Тарнуев, О.И. Убашеев, И.О. Убашеева // Ветеринарная практика. – 2008. – № 4. – С. 31 – 32.

Телятьев, В.В. Полезные растения Центральной Сибири / В.В. Телятьев. – Иркутск. – 1987. – 400 с.

Телятьев, В.В. Фитохимическое изучение дазифоры кустарниковой, произрастающей в Восточной Сибири / В.В. Телятьев, Т.В. Тюнина // Материалы

юбилейной конференции, посвященной 30-летию фармфакультета.– Иркутск. – 1971. – С. 25 – 27.

Тетерин, А.Ф. Метеорологические условия формирования зоны Восточно-Уральского радиоактивного загрязнения. / А.Ф. Тетерин. Екатеринбург: УрО РАН. – 2003. – 110 с.

Триль, В.М. *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz – новый источник Р-витаминного сырья / В.М. Триль // Проблемы освоения лекарственных ресурсов Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: СО АМН СССР, 1983. – С. 159.

Триль, В.М. Изменчивость кариологических и биохимических признаков у некоторых лапчаткоцветных в связи с эволюцией / В.М. Триль, Т.А. Волхонская, А.А. Красников // Тез. докл. 4 Всесоюзн.совещ. «Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений». – М., 1990. – С. 93 – 95.

Триль, В.М. Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе / В.М. Триль, А.Д. Кулешов // Тез. междунар. конф. "Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики"– Краснодар: КГАУ. – 1993. –С. 587 – 590.

Триль, В.М. Особенности накопления БАВ в курильском чае кустарниковом в природе и культуре / В.М. Триль, Т.А. Волхонская, Н.М. Шкель // Тез. докл. «Особенности акклиматизации многолетних интродуцентов, накапливающих биологически активные вещества». – Краснодар: КГАУ. – 1995. – С. 239 – 242.

Триль, В.М. Курильский чай в природе и культуре (перспективы его использования) / В.М. Триль, М.И. Стальная, Т.А. Иващенко. – Майкоп: Изд-во «Магарин О.Г.». – 2008. – 264 с.

Трубина, Л.К. Стереомодели в изучении биологических объектов / Л.К. Трубина. – Новосибирск: СГГА. – 2006. – 136с.

Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов / Под ред. Н.В. Алексеевой-Поповой. – Л.: Бот. ин-т им. В.Л. Комарова АН СССР. – 1991. – 214 с.

Федоров, Е.А. Накопление стронция-90 кустарниковым ярусом березового леса / Е.А. Федоров, Е.Г. Смирнов, Н.В. Гуро // В сб.: Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. – Москва: Наука. – 1993. – С.68.

Федосеева, Г.М. Фенольные соединения *Potentilla fruticosa* / Г.М. Федосеева // Химия природ. соединений. – 1979. – № 4. – С. 575 – 576.

Федосеева, Г.М. Ресурсное и биолого-фитохимическое исследование флоры южных районов Иркутской обл. / Г.М. Федосеева, В.А. Пешкова, В.М. Мирovich, В.В. Наркевич, А.П. Федосеев // Научн. тр. ВНИИ фармации. – Иркутск. – 1991. – Т. 29. – С. 55 – 60.

Фруентов, Н.К. Лекарственные растения Дальнего Востока. 3-е изд. / Н.К. Фруентов. – Хабаровск: книж. изд-во. – 1987. – 263 с.

Хайдав, Ц. Лекарственные растения в монгольской медицине / Ц. Хайдав, Т.А. Меньшикова. – Улан-Батор, 1978. – 192 с.

Хлесткина, Е.К. Гены биосинтеза флавоноидов пшеницы / Е.К. Хлесткина, О.Ю. Шоева, Е.И. Гордеева // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т.18. – №4/1. – С. 784 – 796.

Хобракова, В.Б. Влияние сухого экстракта из побегов пятилистника кустарникового на активность иммунорегуляторных клеток / В.Б. Хобракова, С.М. Николаев, Р.П. Аляутдин, А.А. Маркарян // Российский медицинский журнал. – 2008. – № 4. – С. 43 – 45.

Храмова, Е.П. Хемотаксономическое исследование сибирских видов рода *Pentaphylloides* Hill / Е.П. Храмова // Turczaninowia. – 2013. – Т.16. – № 4. – 55 – 62.

Храмова, Е.П. Фенольные соединения надземной части *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae), произрастающего в Горном Алтае / Е. П. Храмова // Раст. ресурсы. – 2014. – Т. 50. – В.4. – С. 123 – 135.

Храмова Е.П. Элементный состав листьев и цветков *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz различных экотипов, выращиваемых в Новосибирске / Е.П. Храмова, К.П. Куценогий, Г.А. Ковальская, О.В. Чанкина // Раст. ресурсы. – 2002. – Т. 38. – Вып. 2. – С.85 – 92.

Храмова, Е.П. Эколого-биохимические особенности пятилистника кустарникового при интродукции / Е.П. Храмова, Н.М. Шкель // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 3. – С. 237-244.

Храмова, Е.П. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz, произрастающего в Горном Алтае / Е.П. Храмова, К.П. Куценогий, Н.М. Шкель, Г.А. Ковальская, О.В. Чанкина // Раст. ресурсы. 2000. – В.4. – С.59 – 67.

Храмова, Е.П. Состав и содержание флавоноидов в *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в условиях техногенного загрязнения в г. Новосибирске / Е.П. Храмова, Г.И. Высочина // Раст. ресурсы. – 2010. – Вып. 2. – С.74–86.

Храмова, Е.П. Использование метода РФА СИ в хемотаксономических исследованиях сибирских видов рода *Pentaphylloides* Hill / Е.П. Храмова, О.В. Чанкина, К.П. Куценогий // Известия РАН. Серия физическая. – 2013. – Т.77. – № 2. – С.198 – 200.

Храмова, Е. П. Фенольные соединения видов рода *Pentaphylloides* (Rosaceae) Дальнего Востока / Е.П. Храмова, Е. В. Андышева // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 2 (14). – С. 65–70.

Храмова, Е. П. Сравнительное изучение фенольных соединений *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающих на Дальнем Востоке и Забайкальском крае / Е.П. Храмова, Е. В. Андышева // Матер. Всеросс. конф. с междунар. участием: «От растения к препарату: традиции и современность». М.: ГНУ ВИЛАР. – 2014а. – С.298–301.

Храмова, Е.П. Элементный состав видов рода *Pentaphylloides* (Rosaceae) Дальнего Востока / Е. П. Храмова, О. В. Чанкина, Е. В. Андышева, Я. В. Ракшун, Д. С. Сороколетов // Известия РАН. Серия физическая. – 2015. – Т. 79. – № 1 – С. 77 – 83.

Хромов, С.П. Метеорология и климатология для географических факультетов. Издание третье, переработанное / С.П. Хромов. – Л.: Гидрометеиздат. – 1983. – 455 с.

Худоногова, Е.Г. Запасы сырья лекарственных растений Западного Прибайкалья / Е.Г. Худоногова, Т.В. Киселева, С.С. Белоусова, С.В. Третьякова // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. – 2010. – № 11 (73). – С. 43 – 47.

Хышиктуев, Б.С. Коррекция гормонально-метаболических сдвигов у студентов младших курсов в процессе адаптации / Б.С. Хышиктуев, Н.С.

Кузнецова, П.Б. Цыденбаев. – Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2008. – № 6 (64). – С. 16 – 20.

Царев, А.П. Генетика лесных древесных пород / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин. – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского гос. ун-та. – 2000. – 344 с.

Цезий-137. Методика выполнения измерений активности и определение удельной (объемной) активности на сцинтилляционных гамма-спектрометрах СГС-200, СГС-100, ГСАС. МП-0401-188-06 ЦЗЛ. // Инструкция предприятия ФГУП «ПО» Маяк». – 2006. – 20 с.

Чайка, В.М. К хемосистематике рода *Potentilla* L. / В.М. Чайка, К.А. Соболевская, В.Г. Минаева // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. – 1973. – Вып. 2. – С. 31 – 36.

Чекина, Н.А. Сахарный диабет: возможности фармакотерапии с использованием средств растительного происхождения / Н.А. Чекина, С.А. Чукаев, С.М. Николаев // Вестник Бурятского университета. – 2010. – № 12. – С. 71 – 78.

Черепанов, С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). / С.К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья. – Русское издание. – 1995. – 992 с.

Чиндяева, Л.Н. Некоторые биологические особенности *Maackia amurensis* при интродукции в лесостепном Приобье / Л.Н. Чиндяева, Т.И. Киселева, Н.В. Цыбуля // Проблемы региональной экологии. – № 3. – 2012. – С. 107 – 112.

Чупарина, Е.В. Состояние и проблемы рентгенофлуоресцентного анализа растительных материалов / Е.В. Чупарина, Т.Н. Гуничева // Аналитика и контроль. – 2004. – Т.8. – № 3. – С.211 – 226.

Чхубианишвили, Е.И. Структурно-функциональные особенности листьев луговых растений в условиях высокогорий Малого Кавказа./ Е.И Чхубианишвили, Ш.Ш. Чанишвили, Н.Ф. Качарава, Г.Ш. Бадридзе // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. – Т.41. – № 2. – С. 132-139.

Шафранова, Л.М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в различных условиях произрастания / Л.М. Шафранова // Бюл. МОИП. – 1964. –

Т. 69. – Вып. 4. – С. 101 – 110.

Шемберг, М.А. Береза каменная. / М.А. Шемберг. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. – 1986. – 174 с.

Шинкаренко, А.А. Методы исследования природных флавоноидов / А.А. Шинкаренко, В.А. Бандюкова, А.Л. Казаков – Пятигорск. – 1977. – 70 с.

Шкель, Н.М. Фенольные соединения *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz / Н.М. Шкель, Е.П. Храмова, Е.В. Кузаков, Т.А. Волхонская, В.М. Триль // Химия в интересах устойчивого развития. – 1997. – Т. 5. – № 1. – С. 123 – 127.

Шретер, А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. / А.И. Шретер. – М.: Медицина. – 1975. – 328 с.

Щербачев, Д.М. Новое отечественное лекарственное растение – трава деревянка / Д.М. Щербачев // Сб. научн. трудов к 25-летию лечебно-санитарного управления Кремля. – М., 1946.

Экспериментальная станция Рентгенофлуоресцентного элементного анализа. <http://ssrc.inp.nsk.su/СКР/stations/passport/3/> обращение 10.06.2014.

Энциклопедия декоративных садовых растений. <http://flower.onego.ru/kustar/pentap.html>. Обращение 15.12.2014г.

Юзепчук, С.В. Подсем. Rosoideae / С.В. Юзепчук // Флора СССР. Т. 10. / Под ред. В.Л. Комарова. – М.; Л.: изд-во АН СССР, 1941. — С.68 – 73.

Юрьев, Д.В. Анализ флавонолгликозидов в препаратах и БАД на основе экстракта *Gingo biloba* / Д.В. Юрьев, К.И. Эллер, А.П. Арзамасцев // Фармация. – 2003. – № 2. – С. 7 – 9.

Якубов, В.В. Пятилисточник – *Pentaphylloides Duham.* / В.В. Якубов // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. / Отв. ред. С.С. Харкевич. – Спб.: Наука. – 1996. – С. 165 – 166.

Янин, Е.П. Эпифитовзвесь – новый индикатор загрязнения речных систем тяжелыми металлами. / Е.П. Янин. – М., 2002. – 51 с.

Agrawal P.K. Carbon-13 NMR of Flavonoids. / P.K. Agrawal (Ed.). – NY: Elsevier. – 1989. – P. 154 – 155, 336 – 337.

Anesini, C. Total Polyphenol Content and Antioxidant Capacity of Commercially Available Tea (*Camellia sinensis*) in Argentina / C. Anesini,, G.E. Ferraro, R. Filip // J. Agric. Food Chem. – 2008. – V. 56. – P. 9225 – 9229.

Arctic and alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences. / Eds. S. Chapin III, C. Körner. – Berlin, Heidelberg, NY: Springer-Verlag. – 1995. – 334 p.

Aviram, M. Effects of flavonoids on the oxidation of LDL and atherosclerosis. / M. Aviram, B. Fuhrman // In: Flavonoids in health and disease, 2nd Ed. Rice -Evans C.A. and Packer L. (Eds) – 2003. – P. 165–203.

Baryshev, V.B. Handbook of Synchrotron Radiation / V.B. Baryshev, G.N. Kulipanov, A.N. Skrinsky / G. Brown, D. Moncton (Eds.) – Amsterdam: Elsevier, 1991. – V. 3. – P. 639.

Bate-Smith, E.C. Chromatography and taxonomy in the Rosaceae with special reference to *Potentilla* and *Prunus* / E.C. Bate-Smith // J. Linnean Soc. London, 1961. – Botany. – V. 58. – N. 370. – P. 39 – 54.

Blum, J.D. Changes in Sr/Ca, Ba/Ca and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios between trophic levels in two forest ecosystems in the northeastern U.S.A. / J.D. Blum, E.H. Taliaferro, M.T. Weisse, R.T. Holmes // Biogeochemistry. – 2000. – V. 49. – P. 87 – 101.

Bornman, J.F. Ultraviolet Radiation as a Stress Factor and the Role of Protective Pigments / J.F. Bornman, S. Reuber, Y.-P. Cen, G. Weissenböck / Plants and UV-B: Responses to Environmental Change / Ed. Lumsden J. –Cambridge: Cambridge Univ. Press. – 1997. – P. 157 – 168.

Bryant, E.T. A note of the differentiation between flavonoid glycosides and their aglicones / E.T. Bryant // J. Amer. Pharm. Assoc. Sci. Ed. 1950. – V. 39. – N. 8. – P. 480 – 488.

Burchard, P. Contribution of hydroxycinnamates and flavonoids to epidermal shielding of UV-A and UV-B radiation in developing rye primary leaves as assessed by ultravioletinduced chlorophyll fluorescence measurements / P. Burchard, W. Bilger, G. Weissenböck // Plant, Cell and Environment. – 2000. – V. 23. – P. 1373 – 1380.

Caldwell, M.M. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation and interactions with other climatic change factors. / M.M. Caldwell, C.L. Ballaré, J.F.

Bornman, S.D. Flint, L.O. Björn, A.H. Teramura, G. Kulandaivelu, M. Tevini. // Photochem. Photobiol. Sci. – 2003. – N. 2(1). – P. 29 – 38.

Carreras, H.B. Biomonitoring of heavy metals and air quality in Cordoba City, Argentina, using transplanted lichens / H.B. Carreras, M.L. Pignata // Environmental Pollution. – 2002. – V. 117. – P. 77 – 87.

Changjin, D. Arbuscular mycorrhizal formation of crucifer leaf mustard induced by flavonoids apigenin and daidzein / D.Changjin, Z. Bin // Chinese Science Bulletin. – 2004. – V. 49. – I. 12. Pp 1254 – 1261.

Chankina, O.V. SRXRF for investigation of plants in conditions of radioactive contamination / O.V. Chankina, E.P. Khramova, K.P. Koutsenogii, E.I. Krylova, O.V. Tarasov, S.Ya. Syeva // Nuclear Instruments & Methods in Physics Research A.575. – 2007. – P. 210 – 213.

Chaves, N. Role of Ecological Variables in the Seasonal Variation of Flavonoid Content of *Cistus ladanifer* Exudate / N. Chaves, J.C. Escuredo, C. Gutierrez-Merino // Journal of Chemical Ecology. – 1997. – V. 23. – No. 3. – P. 579 – 603.

Chen, C. Determining the content of trace element in *Potentilla parvifolia* Fisch at different altitudes / C. Chen, X.H. Zhao, X.W. Zhang, Y. Shao, Y.D. Tao, L.J. Mei // Guang Pu Xue Yu Guang Pu Fen Xi. – 2010. – V. 30(11). – P. 3140 – 3142.

Cortell, J. Effect of shading on accumulation of flavonoid compounds in (*Vitis vinifera* L.) Pinot Noir fruit and extraction in a model system / J. Cortell, J. A. Kennedy // J. Agric. Food Chem. – 2006. – V. 54. – P. 8510 – 8520.

Daniere, C. Individual variation in the flavonoid aglicones excreted on the leaves of *Alnus glutinosa*; influence of culture conditions and origin of flavonoid natural diversity in wild specimens / C. Daniere, J.F. Connet, A. Moiroud // Biochem. Syst. Ecol. – 1991. – V.19. – P.577 – 585.

Davidson, C.G. Experimental taxonomy of *Potentilla fruticosa* / C.G. Davidson, L.M. Lenz // Can. J. Bot. – 1989. – V. 67. – № 12. – P. 3520 – 3528.

DeLucia, E.H. Ultraviolet B and Visible Light Penetration into Needles of Two Species of Subalpine Conifers during Foliar Development / E.H. DeLucia, T.A. Day, T.C. Vogelmann // Plant, Cell and Environment. – 1992. – V. 15. – P. 921 – 929.

Dixon R.A. Natural products and plant disease resistance / R.A. Dixon // Nature. – 2001. – V. 411. – P. 843 – 847.

Dixon, R.A. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. / R.A. Dixon, N.L. Paiva // The Plant Cell. – 1995. – V. 7. – P. 1085 – 1097.

Downey, M.O. The effect of bunch shading on berry development and flavonoid accumulation in Shiraz grapes. / M.O. Downey, J.S. Harvey, S.P. Robinson // Aust. J. Grape Wine Res. – 2004. – V.10. – P. 55 – 73.

Ellison, W.L. Methods of presentation of crude biochemical data for systematic purposes with particular reference to the genus *Bahia* (Compositae). / W.L. Ellison, R.E. Alston, B.L. Turner // Am. J. of Bot. – 1962. – V.6. – N 1. – P. 599 – 604.

Engler, M.B. The Emerging Role of Flavonoid-Rich Cocoa and Chocolate in Cardiovascular Health and Disease / M. B. Engler, M. M. Engler // Nutrition Reviews. – 2006. – Vol. 64. – No. 3. – P. 109 – 118.

Eriksson, T. Phylogenetic of *Potentilla* using DNA sequences of nuclear ribosomal internal transcribed spacers (ITS), and implications for the classification of *Rosoideae* (*Rosaceae*) // T. Eriksson, M.J. Donoghue, M.S. Hibbs // Pl. Syst. Evol. – 1998. – V. 211. – P. 155 – 179.

Esdorn, G. Nöll Untersuchungen über tagesperiodische Schwankungen im Gehalt an Flavonolen bei Fagopyrum – Arten / G. Esdorn // Planta. – 1955. – Bd. 45. – S. 376– 378.

Fossen, T. Spectroscopic Techniques Applied to Flavonoids / T. Fossen, Ø.M. Andersen // Flavonoids : chemistry, biochemistry, and applications / eds. by Ø. M. Andersen, K. R. Markham. Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. – 2006. – P. 37 – 142.

Geisman T.A. The Chemistry of Flavonoid Compounds. / T.A. Geisman. (ed). – Oxford, London, New York, Paris.: Pergamon Press. – 1962. – 666 p.

Giniyatullin, R.Kh. Metal Accumulation by *Betula pendula* Roth. Leaves under Conditions of the Sterlitamak Industrial Center / R.Kh. Giniyatullin, A.A. Kulagin, G.A. Zaitsev, A.A. Boiko // Trace elements in medicine. – 2002. – V. 3. – № 2. – P.24.

Gould, K. S. Flavonoid Functions in Plants / K. S. Gould and C. Lister // Flavonoids : chemistry, biochemistry, and applications / eds. by Ø. M. Andersen, K. R. Markham. Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. – 2006. – P. 397-441.

Gouyon P.H. Polymorphisms and environment: the adaptive value of the oil polymorphisms in *Thymus vulgaris* L. / P.H. Gouyon, Ph. Vernet, J.L. Guillermin, G. Valdeyron // Heredity. – 1986. – V. 57. – Part 1. – P. 59 – 66.

Harborne J.B. Advances in flavonoid research since 1992 / J.B. Harborne, C.A. Williams // Phytochemistry. – 2000. – V. 55. – P. 481 – 504.

Harborne, J.B. Flavonoids and the Evolution of the Angiosperms / J.B. Harborne // Biochemical Systematics and Ecology. – 1977. – V. 5. – N. 1. – Pp 7 – 22.

Harborne, J.B. General Procedures and Measurements of Total Phenolics / J.B. Harborne // Methods in Plant Biochemistry. V. 1. Plant Phenolics //ed. J.B. Harborne. – London: Academic Press. – 1989. – P. 1 – 28.

Hartley S.E., Jones C.G. Plant chemistry and herbivory: or why the world is green // Plant Ecology. Crawley M.J. (ed.). – 1997. – P. 284 – 324.

Hohl, U. Flavonoid concentrations in the inner leaves of head lettuce genotypes / U. Hohl, B. Neubert, H. Pforte, I. Schonhuf, H. Böhm //Eur Food Res.Technol. – 2001. – N. 213. – P.205 – 211.

Hutchinson, J. The genera of flowering plants. I. Dicotyledons. / J. Hutchinson. – Oxford. – 1964. – 516p.

Innes, R.L. An analysis of the development of single and double flowers in *Potentilla fruticosa* / R.L. Innes, W.R. Remphrey, L.M. Lenz // Can. J. Bot. – 1989. – V. 67. – № 4. – P. 1071 – 1079.

Jain, V. Plant flavonoids: signal to legume nodulation and soil microorganisms / V. Jain, H.S. Nainawatee // J. Plant Biochem. Biotechnol. – 2002. – V. 11. – I. 1. – P. 1–10.

Julkunen-Tiitto, R. Chemical diversity of several *Betulaceae* species: comparison of phenolics and terpenoids in northern birch stems. / R. Julkunen-Tiitto, M. Rousi, J. Bryant, S. Sorsa, M. Keinänen, H. Sikanen // Trees. – 1996. –V. 11. – P. 16 – 22.

Keinänen, M. High-performance liquid chromatography determination of flavonoids in *Betula pendula* and *Betula pubescens* leaves / M. Keinänen, R. Julkunen-Tiitto // J. of chromatography A. – 1998. – V. 793. – P. 370 – 377.

Khramova, E.P. Trace Elements in Different *Pentaphylloides fruticosa* Ecotypes / E.P. Khramova, K.P. Koutzenogij, G.A. Kovalskaya, O.V. Chankina // Trace & Microprobe Technique. – 2003a. – V. 21. – P. 133 – 145.

Khramova, E.P. Trace elements in *Pentaphylloides fruticosa* populations from different districts of Russia by SRXRF / E.P. Khramova, K.P. Koutzenogij, G.A. Kovalskaya, O.V. Chankina, M.I. Stalnaya // In: "Proceedings Book of the 4th International Symposium on Trace Elements in Human: New Perspectives". S. Ermidou-Pollet, S. Pollet eds. Athens. – 2003b. – P.1320 – 1328.

Kirakosyan, A. Antioxidant capacity of polyphenolic extracts from leaves of *Crataegus laevigata* and *Crataegus monogyna* (Hawthorn) subjected to drought and cold stress / A. Kirakosyan, E. Seymour, P.B. Kaufman, S. Warber, S. Bolling, S. C. Chang // J. Agric. Food. Chem. – 2003. – V. 51. – P. 3973 – 3976.

Klackenberg, J. The Holarctic complex *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) / J. Klackenberg // Nordic J. Bot. – 1983. – N. 3. – P. 181– 191.

Koch, I. The predominance of inorganic arsenic species in plants from Yellowknife, Northwest Territories, Canada. / I. Koch, L. Wang, C. Ollson, W.R. Cullen, K.J.Reimer // Envir on Sci Technol. –2000. – V. 34. – P. 22 – 26.

Kolb, C.A. Effects of natural intensities of visible and ultraviolet radiation on epidermal ultraviolet screening and photosynthesis in grape leaves / C.A. Kolb, M.A. Käser, J. Copecký, G. Zotz, M. Riederer, E.E. Pfündel // Plant Physiol. –2001. – V.127. – P.863 – 875.

Kolpakov M.A. Hepatoprotective properties of aqueous extract from *Pentaphylloides fruticosa* during chronic toxic hepatitis / M.A. Kolpakov, O.R. Grek, Y.V. Bashkirova, M.S. Lyubarskii, Y.R. Ravilova // Bulletin of experimental biology and medicine. – 2001. – V. 131. – № 5. – P. 470 – 472.

Koostra, A. Protection from UV-B-induced DNA damage by flavonoids. / A. Koostra // Plant Mol. Biol. – 1994. – V. 26. – P. 771 – 774.

Laitinen, M.-L. Variation in phenolic compounds within a Birch (*Betula pendula*) population / M.-L. Laitinen, R. Julkunen-Tiitto, M. Rousi // J. of Chemical Ecology. – 2000. – V. 26. – N. 7. – P.1609 – 1622.

Laitinen, M.-L. Variation in secondary chemistry within a natural population of birch; Effects of genotype, environment and ontogeny. / M.-L. Laitinen. – University of Joensuu. – 2003. – 98 p.

Lange, H. An analysis of phytochrome-mediated anthocyanin synthesis / H. Lange, W. Shropshire, H. Mohr // Plant. Physiol. – 1971. – V. 47. – P. 649 – 655.

Lattanzio, V. A chemosystematic study of the flavonoids of *Vigna* / V. Lattanzio, A. Cardinali, V. Linsalata, P. Perrino // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1996. – V. 43. – P. 493 – 504.

Lattanzio, V. Phenolic Compounds / V. Lattanzio // Natural products / Ramawat K.G., Mérillon J.M. (eds.) – Publisher: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. – 2013. – P. 1543 – 1580.

Lauranson J. Flavonoid Variability Within and Between Natural Populations of *Pinus uncinata* / J. Lauranson, Ph. Lebreton // Biochem. Syst. Ecol. – 1991. – Vol. 19. – №8. – P. 659–664.

Le Men J. Ursolic acid in the leaves of various Rosaceae / J. Le Men, H. Pourrat // Ann. pharm. franc. – 1955. – V. 13. – P. 169 – 170.

Ledebour, C.F. Flora Rossica. / C.F. Ledebour. – Stuttgartiae: Sumtibus Librariae E. Schweizerbart. – 1844. – V. II. – P.I. – P. 35 – 63.

Lin, J-K. Flavonoids as Nutraceuticals / J-K. Lin, M-S. Weng // In The Science of Flavonoids Edited by E. Grotewold. – The Ohio State University Columbus, Ohio: Springer. – 2006. – P. 213 – 238.

Loponen J. Low molecular mass phenolics in foliage of *Betula pubescens* Ehrh. in relation to aerial pollution / J. Loponen, V. Ossipov, J. Koricheva, E. Haukioja, K. Pihlaja // Chemosphere. – 1997. – V. 34. – № 4. – P. 687 – 697.

Loponen, J. Concentrations and among-compound correlations of individual phenolics in white birch leaves under air pollution stress / J. Loponen, V. Ossipov, K.

Lempa, E. Haukioja, K. Pihlaja // *Chemosphere*. – 1998. – V. 37. – № 8. – P. 1445–1456.

Loponen, J. Patterns in content of phenolic compounds in leaves of mountain birches along a strong pollution gradient / J. Loponen, K. Lempa, V. Ossipov, M.V. Kozlov, A. Girs, K. Hangasmaa, E. Haukioja, K. Pihlaja // *Chemosphere*. – 2001. – V. 45. – P. 291–301.

Maas, J. L., Galletta, G. J. Ellagic acid, an anticarcinogen in fruits, especially in strawberries: a review./ J. L. Maas, G. J. Galletta // *Hortic. Sci.* – 1991. – V. 26. – P. 10–14.

Mabry, T.J. The Systematic Identification of Flavonoids / T.J. Mabry, K.R. Markham, M.B. Thomas. – Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag, – 1970. – 354 p.

Marais, J.P.J. The Stereochemistry of Flavonoids / J.P.J. Marais, B. Deavouras, R.A. Dixon, D. Ferreira // *The Science of Flavonoids* / Ed. E. Grotewold – Ohio, USA: Springer, 2006. – P. 1 – 46.

Markham K.R. Flavones, Flavonols and their Glycosides / K.R. Markham // *Methods in Plant Biochemistry*. V. 1. Plant Phenolics // ed. J.B. Harborne. – London: Academic Press. – 1989. – P. 197 – 236.

Marston, A. Separation and Quantification of Flavonoids / A. Marston, K. Hostettmann // *Flavonoids : chemistry, biochemistry, and applications* / eds. by Ø. M. Andersen, K. R. Markham. Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. – 2006. – P. 1 – 36.

Mierziak, J. Flavonoids as Important Molecules of Plant Interactions with the Environment / J. Mierziak, K. Kostyn, A. Kulma // *Molecules*. – 2014. – V. 19. – P. 16240-16265.

Miliauskas, G. Antioxidant activity of *Potentilla fruticosa* / G. Miliauskas, T.A. van Beek, P.R. Venskutonis, J.P.H., Linssen, P. de Waard, E.J. Sudhölter // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2004. – V. 84. – P. 1997–2009.

Mironova G.D. Effect of several flavonoid-containing plant preparation on activity of mitochondrial ATP-depend potassium channel / G.D. Mironova, M.I. Shigaeva, N.V. Belosludtseva, E.N. Gritsenko, K.N. Belosludtsev, E.L. Germanova,

L.D. Lukyanova // Bulletin of Experimental Biology and Medicine. – 2008. – V. 146. – N. 2. – P. 229 – 231.

Murphy, A. Regulation of Auxin Transport by Aminopeptidases and Endogenous Flavonoids. / A. Murphy, W.A. Peer, L. Taiz // Planta. – 2000. – V. 211. – Pp. 315–324.

Nakamura, Y. Effects of Quercetin and Rutin on Serum and Hepatic Lipid Concentrations, Fecal Steroid Excretion and Serum Antioxidant Properties / Y. Nakamura, S. Ishimitsu, and Y. Tonogai // Journal of Health Science. – 2000. – Vol.46. – N. 4. – P. 229 – 240.

Nègre-Salvayre, A. Quercetin prevents the cytotoxicity of oxidized LDL on lymphoid cell lines / A. Nègre-Salvayre, R. Salvayre // Free Radical. Biol. Med. – 1992. – V.12. – I. 2. – P. 101-106.

Nègre-Salvayre, A. Ultraviolet-treated lipoprotein as a model system for the study of the biological effects of lipid peroxides on cultured cells. III. The protective effect of antioxidants (procubol, catechin, vitamin E) against the cytotoxicity of oxidized LDL occurs in two different ways / A. Nègre-Salvayre, Y. Alomar, M. Troly, R. Salvayre // Biochim Biophys Acta. – 1991. – V. 1096. – I. 4 – P. 291 – 300.

Neuhouser, M.L. Dietary Flavonoids and Cancer Risk: Evidence From Human Population Studies / M.L. Neuhouser // Nutrition and Cancer. – 2004. – V. 50 (1). P. 1–7.

Nurmi, K. Variation of total phenolic content and individual low-molecular-weight phenolics in foliage of mountain birch trees (*Betula pubescens* spp. Tortuosa) / K. Nurmi, V. Ossipov, E. Haukioja, K. Pihlaja // J. Chem. Ecol. – 1996. – V. 22. – P. 2023 – 2040.

Olsson, L.C. Differential flavonoid response to enhanced UV-B radiation in *Brassica napus* / L.C. Olsson, M. Veit, G. Weissenböck, J.F. Bornman // Phytochemistry. – 1998. – V. 49. – № 4. – P. 1021 – 1028.

Pasqualini, V. Phenolic compounds content in *Pinus halepensis* Mill. Needles: a bioindicator of air pollution / V. Pasqualini, C. Robles, S. Garzino, S. Greff, A. Bousquet-Melou, G. Bonin // Chemosphere. – 2003. – V. 52. – P. 239 – 248.

Peer, W.A. Flavonoids as Signal Molecules: Targets of Flavonoid Action / W.A. Peer, A.S. Murphy // The Science of Flavonoids / Ed. E. Grotewold – Ohio, USA: Springer, 2006. – P. 239 – 268.

Raj, U. Flavonoids as Multi-target Inhibitors for Proteins Associated with Ebola Virus: in-silico Discovery Using Virtual Screening and Molecular Docking Studies /U. Raj, P. K. Varadwaj // Interdiscip Sci Comput Life Sci. – 2015. – V. 7. – P. 1 – 10.

Rausher, M.D. The evolution of Flavonoids and their genes / M.D. Rausher // The Science of Flavonoids / Ed. E. Grotewold – Ohio, USA: Springer, 2006. – P. 175 – 212.

Rhodes, M.J.C. Physiological roles for secondary metabolites in plants: some progress, many outstanding problems. / M.J.C. Rhodes // Plant Mol Biol. – 1994. – V.24. – P. 1 – 20.

Rhodes M.J.C. Physiologically active compounds in plant foods: an overview. / M.J.C. Rhodes // Proc Nutr Soc. – 1996. –V. 55. – P. 371 – 384.

Riipi, M. Seasonal changes in birch leaf chemistry; are there trade-offs between leaf growth and accumulation of phenolics? / M. Riipi, V. Ossipov, K Lempa, E. Haukioja, J. Koricheva, S. Ossipova, K. Pihlaja //Oecologia. – 2002. – V.130. – P. 380 – 390.

Robards, K. Analytical Chemistry of Fruit Bioflavonoids / K. Robards, M. Antonovich // Analyst, February. – 1997. – V. 122. – P. 11– 34.

Saleem A. Effect of long-term open-field ozone exposure on leaf phenolics of European silver birch (*Betula pendula* Roth) / A. Saleem, J. Lojonen, K. Pihlaja, E. Oksanen // Journal of Chemical Ecology. – 2001. – Vol. 27. – № 5. – P. 1049–1062.

Salminen, J-P. Seasonal variation in the content of hydrolysable tannins, flavonoid glycosides, and proanthocyanidins in oak leaves / J-P. Salminen, T. Roslin, M. Karonen, J. Sinkkonen, K. Pihlaja, P. Pulkkinen // Journal of Chemical Ecology. – V. 30. – No. 9. – 2004. – P. 693 – 1711

Schroeter, H. Flavonoids protect neurons from oxidized low-density-lipoprotein-induced apoptosis involving c-Jun N-terminal kinase (JNK), c-Jun and caspase-3 / H. Schroeter, J.P.E. Spencer, C. Rise-Evans, R. Williams // Biochem. J. – 2001. – V. 358. – P. 547 – 557.

Schwarz, O. Beiträge zur Nomenklatur und Systematik der mitteleuropäischen Flora. / O. Schwarz // Mitteilungen der Thüringischen Botanischen Gesellschaft . Weimar. – 1949. – V.1. – No.1. – S. 82 – 119.

Semerdjieva, S. I. Contrasting strategies for UV-B screening in sub-Arctic dwarf shrubs /S. I. Semerdjieva, E. Sheffield, G. K. Phoenix, D. Gwynn-jones, T. V. Callaghan, G. N. Johnson // Plant, Cell and Environment. – 2003. - V. 26. – P. 957–964.

Soják, J. Notes on *Potentilla*. 4. Classification of Wolf's group «*Potentillae trichocarpae*» / J. Soják // Candollea. 1987. – Vol. 42. - P. 491–500.

Spayd, S. Separation of Sunlight and Temperature Effects on the Composition of *Vitis vinifera* cv. Merlot Berries.Am. / S. Spayd, J. Tarara, D. Mee, J. Ferguson // J. Enol. Vitic. – 2002. – V.53. – P. 171–182.

Spencer, J.P.E. Cytoprotective and Cytotoxic Effects of Flavonoids / J.P.E. Spencer, Schroeter H., C.A. Rice-Evans // Flavonoids in Health and Disease. Second Edition Revised and Expanded. / Eds. C.A. Rice-Evans, L. Packer. – N.Y.: Marcel Dekker, Inc., 2003. – P. 303 – 347.

Spencer, J.P.E. Flavonoids and brain health: multiple effects underpinned by common mechanisms / J.P.E. Spencer // Genes Nutr. – 2009. – N 4. – P. 243 – 250.

Stark, S. Concentrations of Foliar Quercetin in Natural Populations of White Birch (*Betula pubescens*) Increase with Latitude /S. Stark, R. Julkunen-Tiitto, E. Holappa, K. Mikkola, A. Nikula // J Chem Ecol. – 2008. – V. 34. – P. 1382–1391.

Strack, D. Phenolic Metabolism / D.Strack // Plant Biochemistry / P.M. Dey, J.B. Harborne eds. – San Diego, California, USA: Academic Press, 1997. – P. 387 – 417.

Suresh N.B. Silica gel chromatographic study of phenolic compounds in some cultivated cucurbits / N.B. Suresh, V.S Pandey // Himalayan J. of sciences – 2003. – N. 1(2). – P. 123-125.

Švehlíková, V. Chemotaxonomic significance of flavonoids and phenolic acids in the *Hieracium rohacsense* group (*Hieracium* sect. *Alpina*; Lactuceae, Compositae) / V. Švehlíková, P. Mráz, S. Piacente, K. Marhold // Biochemical Systematics and Ecology. – 2002. – V.30. – Pp. 1037–1049.

Taylor, L.P. Pollen germination and tube growth. / L.P. Taylor, P.K. Hepler. // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1997. – Vol. 48. – P. 461–491.

Tomczyk, M. Antimicrobial activity of *Potentilla* species / M. Tomczyk, K. Leszczynska, P. Jakoniuk // Fitoterapia. – 2008. – Vol. 79. – Issue. 7-8. – P. 592-594.

Tomczyk, M. *Potentilla* A – review of its phytochemical and pharmacological profile / M. Tomczyk, K.P. Latte // Journal of Ethnopharmacology. – 2009. – V. 122. – Is.: 2 – P. 184-204.

Tomczyk M. Variation in Total Polyphenolics Contents of Aerial Parts of *Potentilla* Species and Their Anticariogenic Activity / M. Tomczyk, M. Pleszczyńska, A. Wiater // Molecules. – 2010. – V. 15. – P. 4639–4651.

Turunen M. UV-B radiation and acclimation in timberline plants / M. Turunen, K. Latola // Environmental Pollution. – 2005. – Vol. 137. – Issue 3. – Pp. 390-403.

Urban, R. Physoilogische Untersuchungen uber einige Flavonoide und Oxyzimtsauren / R. Urban // Planta. – 1958. – Bd. 52. – S. 47 – 64.

Valkama, E. Changes in Leaf Trichomes and Epicuticular Flavonoids during Leaf Development in Three Birch Taxa / E. Valkama, J-P. Salminen, J. Koricheva, K. Pihlaja // Annals of Botany. – 2004. – V. 94. – P. 233 – 242.

Van Beek, T.A. Chemical analysis of *Gingo biloba* leaves and extracts / T.A. van Beek // J. of Chromatography A. – 2002. – № 967. – P. 21 – 35.

Vermerris, W. Phenolic compounds biochemistry / W. Vermerris, R. Nicholson. – Springer. – 2008. – 276 p.

Vogt, T. UV Radiation Dependent Flavonoid Accumulation of *Cistus laurifolius* / T. Vogt, P.-G. Gülz, H. Reznik // Z. Naturforsch. – 1991. – 46 c. – P. 37 – 42.

Vogt, T. Accumulation of flavonoids during leaf development in *Cistus laurifolius* / T. Vogt, G.P. Gerhard // Phytochemistry. – 1994. – V. 36. – Issue 3. – Pp. 591–597.

Vogt, T. Pollination or wound - induced kaempferol accumulation in petunia stigmas enhances seed production. / T. Vogt, P. Pollak, N. Tarlyn, L.P. Taylor // Plant Cell. – 1994. – V. 6. – P. 11 – 23.

Volkhonskaya T.A. Phenolic Compounds of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O.Schwarz and Their Antiviral and Immunostimulative Activities / T.A. Volkhonskaya, N.M. Shkel, E.P. Khramova, O.R. Grek, A.N. Evstropov // International Conference on Natural Products and Physiologically Active Substances. – Novosibirsk. – 1998. – P. 34.

Watanabe, T. Evolutionary control of leaf element composition in plants / T. Watanabe, M. R. Broadley, S. Jansen, P. J. White, J. Takada, K. Satake, T. Takamatsu, S. J. Tuah, M. Osaki // New Phytologist. – 2007. – V. 174. – P. 516 – 523.

Waterman, P.G. Roles for secondary metabolites in plants. / P.G. Waterman // In: Eds. D.J. Chadwick & J. Whelan, Secondary metabolites: Their function and evolution. – John Wiley & Sons, Inc., New York. – 1992. – P. 225 – 269.

Wilkes S. Isolation, characterization, and systematic significance of 2-pyrone-4,6-dicarboxylic acid in Rosaceae / S. Wilkes, H. Glasl // Phytochemistry. – 2001. – V. 58. – P. 441 – 449.

Williams C.A. Variations in lipophilic and vacuolar flavonoids among European *Pulicaria* species / C.A Williams., J.B. Harborne, J.R. Greenham, R.J.Grayer, G.C. Kite, J. Eagles // Phytochemistry. – 2003. – V. 64. – Pp. 275 – 283.

Wink M. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective / M. Wink // Phytochemistry. – 2003. – V.64. – P. 3 – 19.

Winkel, B.S.J. The Biosynthesis of Flavonoids / B.S.J. Winkel // The Science of Flavonoids / Ed. E. Grotewold – Ohio, USA: Springer, 2006. – P. 71 – 96.

Wolf Th. Monographia der Gatung *Potentilla*. Bibliografie der Botanik. / Th. Wolf. – Stuttgart, 1908. – XVI. – Hf. 71. – S. 1 – 715.

Wulff, A. Birch (*Betula pendula* Roth.) responses to high UV-B radiation / A. Wulff, S. Anttonen, R. Pellinen, E.-M. Savonen, M.-L. Sutinen, W. Heller, H.Jr. Sandermann, J. Kangasjärvi // Boreal Env. Res. – 1999. – N. 4. – P. 77 – 88.

Xu, P. Uptake and metabolism of flavonols during in-vitro germination of *Petunia hybrida* (L.) pollen. / P. Xu, T. Vogt, L.P. Taylor // Planta. – 1997. – V. 202. – P. 257 – 265.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Места сбора растений рода *Pentaphylloides* в 2009-2014 гг.

№ обр азца	Вид	Место расположения	Доминанты
1	2	3	4
1	<i>P. fruticosa</i> ЦП 61 29.06.2013г.	Дальний Восток, Амурская область, Бурейский район, крупноглыбистые обнажения над рекой Бурей.	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz, <i>Rhododendron dauricum</i> L., <i>Taraxacum lineare</i> Worosch. et Schaga (собран Е.В. Андышевой)
2	<i>P. fruticosa</i> ЦП 62 30.06.2013г.	Дальний Восток, Амурская область, Тындинский район, окрестности с. Могот, берег р. Могот, лиственнично–березовый лес.	<i>P. fruticosa</i> (собран Е.В. Андышевой)
3	<i>P. fruticosa</i> ЦП 63 13.08.2013г.	Дальний Восток, Магаданская область, Омсукчанский район, гора Каменный Венец, 59.31131° с.ш., 150.40173° в.д., высота – 301 м над ур. м.	<i>P. fruticosa</i> (собран В.А. Бакалиным)
4	<i>P. fruticosa</i> ЦП 64 18.06.2013г.	Забайкальский край, Тунгокоченский район, окрестности с. Усугли, пойма р. Усуглинка. Под пологом березово-лиственничного леса.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Larix gmelini</i> (Rupr.) Rupr., <i>Betula davurica</i> Pall., <i>Rosa davurica</i> Pall., <i>Salix rorida</i> Laksch., <i>Spiraea media</i> Schmidt, <i>Spiraea salicifolia</i> L. (собран Е.В. Андышевой)
5	<i>P. fruticosa</i> ЦП 20 19.07.2009г.	Республика Алтай, Онгудайский р-н, окрестности с. Каракол, пойма р. Урсул, пойменный остепненно-злаковый деградированный луг, 50,80762 ° с.ш., 85,92813° в.д., высота – 886 м над ур. м.	<i>P. fruticosa</i> , злаки +++++, <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Geranium pratense</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg., <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Campanula altaica</i> Ledeb., <i>Veronica incana</i> L., <i>Medicago sativa</i> L., <i>Trifolium repens</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4
6	<i>P. davurica</i> * ЦП 65 21.08.2013г.	Дальний Восток, Приморский край, хребет Чандалаз (Лозовый). Скальный фитоценоз, открытые известковые скалы, встречается разреженно. 43.02492° с.ш., 133.02176° в.д., высота – 454 м над ур. м.	<i>P. davurica</i> (Nestl.) Ikonn., <i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb., <i>Tilia amurensis</i> Rupr., <i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt, <i>Physocarpus amurensis</i> (Maxim.) Maxim., <i>Rosa pimpinellifolia</i> L., <i>Juniperus rigida</i> Siebold et Zucc., <i>Rhododendron mucronulatum</i> Turcz., <i>Sanguisorba magnifica</i> I. Schischk. et Kom., <i>Aruncus parvulus</i> Kom., <i>Hedysarum ussuriense</i> I. Schischk. et Kom., <i>Patrinia rupestris</i> (Pall.) Dufr., <i>Allium condensatum</i> Turcz., <i>Sedum sichotense</i> Worosch., <i>Thymus komarovii</i> Serg., <i>Scabiosa lachnophylla</i> Kitag. (собрал Е.В. Андышевой)
7	<i>P. davurica</i> ЦП 66 21.08.2013г.	Дальний Восток, Приморский край, хребет Чандалаз (Лозовый), известковые обнажения. 43.02151° с.ш., 133.01724° в.д., высота – 516 м над ур. м.	<i>P. davurica</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Tilia amurensis</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Physocarpus amurensis</i> , <i>Rosa pimpinellifolia</i> , <i>Juniperus rigida</i> , <i>Rhododendron mucronulatum</i> , <i>Sanguisorba magnifica</i> , <i>Aruncus parvulus</i> , <i>Hedysarum ussuriense</i> , <i>Patrinia rupestris</i> , <i>Allium condensatum</i> , <i>Sedum sichotense</i> , <i>Thymus komarovii</i> , <i>Scabiosa lachnophylla</i> . (собрал Е.В. Андышевой)
8	<i>P. davurica</i> ЦП 67 14.08.2013г.	Дальний Восток, Приморский край, Партизанский район, скальный фитоценоз, вершина горы Брат, известковые обнажения. 42.86032° с.ш., 133.01849° в.д., высота – 212 м над ур. м.	<i>P. davurica</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Fraxinus rhynchophylla</i> Hance, <i>Lespedeza bicolor</i> Turcz., <i>Rosa pimpinellifolia</i> , <i>Deutzia parviflora</i> Bunge, <i>Sedum aizoon</i> L., <i>Dianthus chinensis</i> L. (собрал Е.В. Андышевой)
9	<i>P. davurica</i> ЦП 68 14.08.2013г.	Дальний Восток, Приморский край, Партизанский район, скалы между селами Екатериновка и Боец Кузнецов, известковый риф, скальный фитоценоз. 42.01522° с.ш., 133.0551° в.д., высота – 79 м над ур. м.	<i>P. davurica</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Quercus dentata</i> Thunb., <i>Betula davurica</i> , <i>Ulmus japonica</i> (Rehd.) Sarg., <i>Acer mono</i> Maxim., <i>Tilia amurensis</i> , <i>Lespedeza bicolor</i> Turcz., <i>Juniperus rigida</i> Siebold et Zucc., <i>Paeonia lactiflora</i> Pall., <i>Sedum aizoon</i> , <i>Vicia japonica</i> A. Gray., <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Sanguisorba magnifica</i> (собрал Е.В. Андышевой)

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4
10	<i>P. mandshurica</i> ЦП 69 18.08.2013г.	Дальний Восток, Приморский край, Сихотэ-алинский биосферный заповедник, утес Замок, урочище Голубичное, скальный фитоценоз, крупноглыбистая заросшая осыпь. 44.90299° с.ш., 136.54314° в.д., высота 163 м над ур. м.	<i>Pentaphylloides mandshurica</i> (Maxim.) Soják., <i>Betula davurica</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Rhododendron sichotense</i> Pojark., <i>Artemisia stelleriana</i> Besser, <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Sanguisorba magnifica</i> , <i>Lupinaster pacificus</i> (Bobrov) Latsch. (собран Е.В. Андышевой)
11	<i>P. mandshurica</i> ЦП 70 17.08.2013г.	Дальний Восток, Приморский край, Сихотэ-алинский биосферный заповедник, окрестности пос. Терней в устье реки Уссури. Скальный фитоценоз, скальные обнажения. 45.03856° с.ш., 136.63263° в.д. Высота 10 м над ур. м.	<i>P. mandshurica</i> , <i>Betula davurica</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Acer mono</i> , <i>Rhododendron sichotense</i> , <i>Lespedeza bicolor</i> Turcz., <i>Rosa davurica</i> (собран Е.В. Андышевой)
12	<i>P. parvifolia</i> ЦП51 2.08.2009	Республика Алтай, Онгудайский район, место слияния рек Чуя и Катунь, вторая надпойменная терраса, почва щебнистая, участок подвержен сильной антропогенной нагрузке (туристический маршрут), каменистая кустарниково-разнотравная степь, высота – 900 м над ур. м.	<i>Pentaphylloides parvifolia</i> (Fisch. Ex Lehm.) Soják, <i>Astra alpinus</i> L., <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill., <i>P. turczaninovii</i> Kryl. Et Serg., <i>Diplachne squarrosa</i> , <i>Koeleria gracilis</i> , <i>Festuca sulcata</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. orientalis</i> , <i>Agropiron cristatum</i> , <i>Convolvulus ammanii</i> Desr., <i>Allium tenuissimum</i> L., <i>Ptilotrichum canescens</i> (DC.) C. A. Mey.
12-1	<i>P. parvifolia</i> ЦП 59 9.07.2011г.	Республика Алтай, Онгудайский район, долина р.Катунь, устье р. Малый Яломан, вторая терраса, кустарниково-разнотравная степь, почва светло-каштановая, высота – 750 м над ур. м.	<i>P. parvifolia</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Festuca pseudovina</i> , <i>Hedysarum gmelinii</i> , <i>Allium tenuissimum</i> , <i>Veronica incana</i> L. (собран С.Я. Сыевой)

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4
12-2	<i>P. parvifolia</i> ЦП 57 9.07.2011г.	Республика Алтай, Онгудайский район, устье р. Чуя, вторая надпойменная терраса, каменистая кустарниково-разнотравная степь, заросли, высота – 850 м над ур. м.	<i>P. parvifolia</i> , <i>Diplachne squarrosa</i> , <i>Koeleria gracilis</i> , <i>Festuca sulcata</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. orientalis</i> , <i>Agropiron cristatum</i> , <i>Convolvulus ammannii</i> , <i>Allium tenuissimum</i> , <i>Ptilotrichum canescens</i> (собиран С.Я. Сыевой)
12-3	<i>P. parvifolia</i> ЦП 58 9.07.2011г.	Республика Алтай, Онгудайский район, окр. с. Иня, устье р. Чуя, лог Ак-Узюк, вторая надпойменная терраса, южный скалистый склон, петрофитнокустарниково–ковыльно-разнотравная степь, почва каштановая, высота – 940 м над ур.м..	<i>P. parvifolia</i> , <i>Caragana pigmaea</i> , <i>Brahantemum baranovii</i> , <i>Spiraea trilobata</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. pennata</i> L., <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Hedysarum gmelinii</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Gueldenstaedtia monophylla</i> Fisch. (собиран С.Я. Сыевой)
12-4	<i>P. parvifolia</i> ЦП 60 9.07.2011г.	Республика Алтай, Онгудайский район, долина р. Катунь, устье р. Малый Яломан. Выходы скал, каменистый склон юго-западной экспозиции, почва щебнистая, кустарниково-злаково-разнотравная каменистая степь высота -800 м над ур.м.	<i>P. parvifolia</i> , <i>Caragana pigmaea</i> , <i>Berberis sibirica</i> , <i>Rhododendron dauricum</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Festuca pseudovina</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Hedysarum gmelinii</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Thymus altaicus</i> , <i>Pimpinella saxifraga</i> L., <i>Echinops meyeri</i> (DC.) Iljin (собиран С.Я. Сыевой)
17	<i>Dasyphora davurica</i> (Nestl.) Kom	Восточное Забайкалье, Нервосточный тракт, дер. Доно,	гербарный образец (собиран Пешковой Г.А., Мартыновой 13.07.1963г.)
18	<i>P. fruticosa</i> ЦП 71 19.06.2013г.	Забайкальский край, Тунгокоченский район, березово-лиственничный лес, берег р. Кучегер, между с. Ульдурга и с. Усугли	<i>Betula davurica</i> , <i>Larix gmelini</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Rosa davurica</i> , <i>Salix rorida</i> , <i>Spiraea media</i> (собиран Е.В. Андышевой)
19	<i>P. fruticosa</i> ЦП 72 21.06.2013г.	Забайкальский край, Шилкинский р-н, березово-ивовый лес, окр. д. Гырхила, обочина дороги вдоль ручья	<i>Betula davurica</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Rosa davurica</i> , <i>Larix gmelini</i> , <i>Salix</i> sp., <i>Spiraea media</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> L. (собиран Е.В. Андышевой)

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4
20	<i>P. fruticosa</i> ЦП 73 18.06.2013г.	Забайкальский край, Читинская обл., Тунгокоченский район, окр. с. Усугли, у ручья Кабаржен. Под пологом березового леса.	<i>Betula davurica</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Rosa davurica</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Spiraea salicifolia</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Paeonia lactiflofa</i> Pall., <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Salix rorida</i> (собран Е.В. Андышевой)
21	<i>P. fruticosa</i> ЦП 76 20.08.2013г.	Дальний Восток, Приморский край, из коллекции БСИ ДВО РАН (г.Владивосток), куда растения были пересажены с хребта Чандалаз	из коллекции БСИ ДВО РАН (собран Е.В. Андышевой)
22	<i>P. fruticosa</i> ЦП 74 12.07.10г.	Хакасия, предгорье Абаканского хр., Аскизский р-н, окр. с. Казановка, долинный остепненный луг, высота 937 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, <i>Nepeta sibirica</i> L., <i>Trifolium repens</i> L., <i>Potentilla anserine</i> L., <i>Potentilla bifurca</i> L., <i>Geranium sibirica</i> L., <i>Sanquisorba officinalis</i> L., <i>P. fruticosa</i> , <i>Myosotis suaveolens</i> auct. non Waldest. et Kit., <i>Iris biglumis</i> Vahl, <i>Fragaria viridis</i> (собран М.А. Мяделец)
23	<i>P. fruticosa</i> ЦП 75 12.07.10г.	Хакасия, предгорье Абаканского хр., Аскизский р-н, окр. с. Вершина Теи, лиственничный лес, высота 1467 м над ур.м.	<i>Larix gmelini</i> , <i>P. fruticosa</i> (собран М.А. Мяделец)
24	<i>P. fruticosa</i> ЦП 77 15.06.2010г.	Дальний Восток, Амурская область, Бурейский район, правый берег р. Бурея, окр. плотины Бурейской ГЭС, каменистые выходы, сопочник, березово-еловый лес.	<i>P. fruticosa</i> (собран В.А. Костиковой)
25	<i>P. fruticosa</i> ЦП 43 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, окр. с. Улаган, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, подъем на Улаганский перевал, заболоченный закустаренный луг, 50,55315 ° с.ш., 87,79583° в.д., высота 1530 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Spiraea chamaedryfolia</i> L., <i>Lonicera</i> <i>caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , злаки, <i>Trifolium repens</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Delphinium elatum</i> L., <i>Bistorta vivipara</i> (L.) Delarbe, <i>Alchimilla vulgaris</i> (L.)

Продолжение Приложения 1

1	2	3	4
26	<i>P. fruticosa</i> ЦП 44 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, дорога на Акташ, 38 км по Улаганскому тракту Улаган-Акташ, подъем на Улаганский перевал, заболоченный закустаренный луг, 50,54194° с.ш., 87,77781° в.д., высота 1637 м над ур.м.,	<i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>S. chamaedryfolia</i> , <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Gentianella aurea</i> L., <i>Epilobium angustifolium</i> (L.), <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.
27	<i>P. parvifolia</i> ЦП 78 07.2014г.	Республика Бурятия, Кяхтинский район, окр. п. Калинишна	<i>P. parvifolia</i> (собиран Е.В. Андышевой)
28	<i>P. mandshurica</i> ЦП 79 08.2014г.	Дальний Восток, Приморский край, Ольгинский р-н, окр. п. Рудная пристань	<i>P. mandshurica</i> (собиран Е.В. Андышевой)
29	<i>P. gorovoi</i> ЦП 80 17.08.2014г.	Дальний Восток, Приморский край, Ольгинский р-н, в трещинах отвесных скал Милоградовских водопадов, 43.45915° с.ш., 134.31278° в.д., высота 288 м над ур. м.	<i>P. gorovoi</i> (собиран Е.В. Андышевой)

Содержание элементов в почвах из местообитаний растений рода *Pentaphylloides*
(К, Са, Ti, Fe даны в мг·г⁻¹ от воздушно-сухой массы, остальные элементы - мг·кг⁻¹)

Эле- мент	<i>P. fruticosa</i>					<i>P. parvifolia</i>		<i>P. davurica</i>			<i>P. mandshurica</i>	<i>P.gorovoi</i>	ЦСБС ¹	
	№ образцов													
	1*	4*	5	25	26	27*	12	6*	8*	9*	10*	28*	29*	13
K	24±2 ²	18±2	15±1	18±2	16±1	17±2	26±2	16±2	14±1	18±2	17±2	13±1	19±2	15±1
Ca	11±1	17±2	16±2	32±4	24±3	23±3	29±3	66±7	534±59	237±26	208±23	6±1	4±0.5	24±3
Ti	4±1	6±1	3.7±1	7±1	5±1	2±0.4	11±2	3±1	0.9±0.1	2.8±0.4	2.9±0.5	2.5±0.4	1.8±0.3	7±1
Fe	21±1	40±2	38±2	46±2	33±2	17±1	62±3	31±2	8±0.4	23±1	25±5	25±1	17±1	28±1
V	80±15	129±24	— ³	174±32	92±17	59±11	345±63	65±12	21±4	57±11	53±10	69±13	70±13	218±40
Cr	20±13	51±33	39±25	133±88	92±61	20±13	321±212	42±28	7±5	32±21	35±23	42±28	36±24	158±105
Mn	703±56	1181±93	1011±80	941±74	654±52	326±26	2449±193	1300±103	243±19	878±69	651±51	392±31	3006±237	1206±95
Co	10±3	16±5	16±5	18±6	14±4	8±2	33±10	13±4	4±1	10±3	11±3	11±3	8±3	17±5
Ni	11±7	29±17	33±20	75±45	54±32	13±8	71±43	33±20	14±8	25±15	22±13	17±10	7±4	25±15
Cu	11±1	37±3	27±2	29±3	20±2	16±1	65±6	28±2	13±1	24±2	18±2	21±2	15±1	16±1
Zn	51±4	100±8	104±8	50±4	38±3	46±4	91±7	157±12	70±5	95±7	87±7	130±10	191±15	44±3
As	4±1	4±1	—	5±1	3±1	1.8±0.4	5±1	11±2	7±1	14±3	16±3	4±1	4±1	3±1
Se	0.01±0.002	0.01±0.002	н.о. ⁴	н.о.	н.о.	н.о.	—	0.11±0.03	0.03±0.01	0.06±0.02	0.01±0.003	н.о.	н.о.	—
Br	1.9±0.2	8±1	11±1	2.2±0.2	1.2±0.1	1.1±0.1	25±3	23.2±2	5±1	16±2	11.2±1	13±1	50±5	4±0.4
Rb	122±7	93±5	78±4	59±3	58±3	84±5	99±6	67±4	19±1	55±3	48±3	75±4	118±7	56±3
Sr	159±12	348±26	188±14	230±17	242±18	483±36	151±11	72±5	179±13	128±10	129±10	84±6	105±8	174±13
Y	24±2	28±2	44±3			21±1	н.о.	38±3	11±1	19±1	20±1	110±8	109±8	25±2
Zr	601±55	505±46	288±27	114±10	168±15	479±44	н.о.	189±17	46±4	137±13	174±16	127±12	252±23	276±25
Nb	10±4	13±5	18±8	10±4	9±4	11±5	н.о.	20±8	3.4±1	9.8±4	9±4	16±7	18±8	8±3
Mo	1.9±0.2	2.5±0.3	1.2±0.1	0.7±0.1	1.3±0.1	1.2±0.1	н.о.	0.7±0.1	0.2±0.02	0.5±0.1	0.7±0.1	1.8±0.2	0.5±0.1	0.5±0.1
Pb	34±10	30±9	23±7	14±4	14±4	39±12	16±5	47±14	17±5	35±11	30±9	111±34	221±68	6±2

Примечание: ¹ – интродукционный участок ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск); ² – среднее значение ± стандартное отклонение; ³ – прочерк означает, что элемент не определяли; ⁴ – н.о. – содержание элемента ниже предела обнаружения (0.01 мг/кг).

* - образцы почв № 1, 4, 6, 8-10, 27-29 собраны Е.В. Андышевой.

Содержание элементов в надземных органах растений видов
рода *Pentaphylloides* (К, Са даны в мг·г⁻¹ от сухого веса, остальные элементы - мг·кг⁻¹)

Элемент	<i>P. fruticosa</i>	<i>P. davurica</i>	<i>P. mandshurica</i>	<i>P. parvifolia</i>	<i>P. gorovoii</i>
	$n^1 = 9$	$n = 4$	$n = 2$	$n = 2$	$n = 1$
1	2	3	4	5	6
листья					
К	11 ± 2^2	9 ± 2	6 ± 0.1	6 ± 2	9 ± 1
Ca	11 ± 2	21 ± 5	7 ± 0.4	17 ± 9	15 ± 2
Ti	29 ± 26	21 ± 10	14 ± 8	29 ± 16	15 ± 2
V	0.8 ± 0.3	0.6 ± 0.3	0.7 ± 0.5	0.4 ± 0.02	0.5 ± 0.1
Cr	0.9 ± 0.6	0.06 ± 0.04	1.3 ± 1.3	н.о. ³	20 ± 13
Mn	247 ± 220	71 ± 43	391 ± 192	84 ± 24	623 ± 49
Fe	295 ± 256	195 ± 71	116 ± 22	257 ± 53	165 ± 8
Co	0.10 ± 0.1	0.08 ± 0.03	0.03 ± 0.02	0.06 ± 0.02	0.08 ± 0.03
Ni	2 ± 1	1.2 ± 1.0	0.4 ± 0.3	2 ± 0.1	2 ± 1
Cu	5 ± 0.5	3.3 ± 0.6	4.1 ± 0.5	4 ± 0.005	4.5 ± 0.4
Zn	21 ± 5	18 ± 2	28 ± 6	13 ± 2	43 ± 2
Br	1.5 ± 1.3	1.6 ± 0.7	13 ± 8	0.4 ± 0.2	7 ± 1
Rb	15 ± 22	4.4 ± 2.1	5 ± 4	3 ± 1	22 ± 1
Sr	78 ± 50	51 ± 52	111 ± 55	87 ± 11	48 ± 4
Y	1.9 ± 2.1	0.6 ± 0.5	5 ± 7	4 ± 0.3	80 ± 6
Zr	4.7 ± 5.1	1.2 ± 0.4	1.5 ± 0.4	6 ± 1	1.2 ± 0.1
Nb	3.3 ± 5.0	0.9 ± 0.5	0.5 ± 0.2	1.4 ± 0.3	0.5 ± 0.2
Mo	1.0 ± 1.4	0.4 ± 0.3	1.4 ± 1.9	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.02
Pb	3.4 ± 3.6	4.3 ± 3.5	1.2 ± 0.7	2.7 ± 0.4	6 ± 2
стебли					
К	10 ± 4	4.5 ± 5.0	5 ± 0.4	8 ± 3	3 ± 0.2
Ca	8 ± 2	11 ± 6	10 ± 4	11 ± 0.04	14 ± 2
Ti	43 ± 24	65 ± 12	87 ± 54	45 ± 44	123 ± 20
V	1.5 ± 0.5	1.3 ± 0.05	2 ± 0.3	0.7 ± 0.4	2 ± 0.4
Cr	0.8 ± 0.6	1.8 ± 1.6	8 ± 11	51 ± 69	24 ± 159
Mn	114 ± 61	61 ± 2	453 ± 60	61 ± 18	385 ± 30

Примечание: ¹ n – число ценопопуляций; ²среднее $\pm$ стандартное отклонение; ³ н.о. – концентрация элемента ниже предела обнаружения (0.01 мг/кг); ⁴ прочерк означает, что элемент не определяли

Продолжение приложения 3

1	2	3	4	5	6
Fe	268±89	450±273	803±856	308±117	676±34
Co	0.09±0.05	0.1±0.03	0.3±0.31	0.1±0.01	0.15±0.05
Ni	4.3±3.6	2.4±1.7	2.8±2.6	4.2±3.1	3±2
Cu	6±1	4±3	10±2	4.9±0.4	6±1
Zn	37±6	37±0.4	91±72	26±1	46±20
Br	2.2±2.5	1.4±0.04	11±8	0.6±0.6	3±0.3
Rb	8±4	3±4	5±2	3.9±2.4	10±1
Sr	77±24	55±23	147±9	95±53	73±6
Y	2.4±1.1	2.0±2.7	6±7	1.4±	155±12
Zr	4.7±1.9	6.1±6.3	31±39	7±3	18±2
Nb	1.3±0.9	4.7±0.4	5.4±6.9	2.2±0.1	2.0±0.8
Mo	0.3 ± 0.3	0.2±0.02	0.05±0.01	0.08 ± 0.09	0.09±0.01
Pb	1.1 ± 0.4	2.2±0.5	32±41	2.9±1.0	54±17
цветки					
K	12±3	16±7	10±1	10±1	-
Ca	7±2	9±1	4±0.4	51±	-
Ti	15±5	15±14	6±1	13±2	-
V	0.6±0.3	0.5±0.3	0.3±0.1	0.3±0.1	-
Cr	1.6±1.6	0.4±0.03	0.7±0.5	27±18	-
Mn	186±171	51±19	347±27	61±5	-
Fe	193±94	87±27	58±3	311±16	-
Co	0.09±0.03	0.05±0.02	0.1±0.02	0.1±0.03	-
Ni	3.1±2.0	1.7±1.2	1.2±0.7	1.5±1	-
Cu	6±2	6±3	5±0.5	7±1	-
Zn	31±5	26±2	25±2	21±2	-
Br	0.6±0.5	0.6±0.5	2±0.2	0.3±0.03	-
Rb	14±6	14±9	12±1	7±0.4	-
Sr	47±26	26±27	52±4	37±3	-
Y	0.6±0.4	0.2±0.02	н.о.	0.5±0.04	-
Zr	3.1±2.2	0.8±0.6	0.2±0.02	2.5±0.2	-
Nb	2.41±2.39	4.5±	н.о.	1.3±0.5	-
Mo	0.6±0.8	0.5±0.2	н.о.	0.1±0.01	-
Pb	2.2±1.9	0.5±0.2	0.6±0.2	2±1	-

Содержание элементов в растениях рода *Pentaphylloides*, выращиваемых в ЦСБС
(К и Са даны в мг/г, остальные элементы – мг/кг сухой массы)

Элемент	<i>P. fruticosa</i>		<i>P. x mandshurica</i>		<i>P. davurica</i>	
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
K	13 ± 1	6 ± 0.6	14±1	9±1	9±0.8	5.5±0.5
Ca	15±1	4±0.4	13±1	10±1	15±2	5±0.6
Ti	49±8	4±1	24±4	17±3	10±2	4±1
V	2.7±0.5	1.5±0.3	0.89±0.2	2.1±0.4	0.8±0.1	н.о. ²
Cr	н.о.	н.о.	0.3±0.2	н.о.	н.о.	н.о.
Mn	46±4	23±2	104±8	45±4	126±10	50±4
Fe	487±24	117±6	274±14	126±6	166±8	125±6
Co	0.11±0.04	0.04±0.01	0.09±0.03	0.06±0.02	0.07±0.02	0.02±0.01
Ni	1.6±1.0	1.1±0.7	2.1±1.3	3.8±2.3	1.5±0.9	0.8±0.5
Cu	7.1±0.6	3.8±0.3	7.0±0.6	7.7±0.7	6.4±0.6	5.3±0.5
Zn	21±2	29±2	26±2	33±3	11±1	22±2
As	0.15±0.03	0.09±0.02	н.о.	0.05±0.01	0.11±0.02	0.03±0.01
Se	0.08±0.02	0.10±0.02	0.04±0.01	н.о.	н.о.	0.07±0.01
Br	0.8±0.08	0.9±0.09	1.04±0.10	2.3±0.23	0.9±0.09	0.2±0.02
Rb	1.7±0.1	1.0±0.1	15.7±1	9.5±0.6	2.3±0.1	1.3±0.1
Sr	71±6	46±4	57±5	66±5	64±5	38±3
Y	0.62±0.05	0.42±0.03	0.97±0.08	1.04±0.08	н.о.	0.40±0.03
Zr	9.6±0.9	2.4±0.2	4.25±0.4	1.3±0.1	4.2±0.4	2.0±0.2
Nb	н.о.	н.о.	5.23±2.2	н.о.	н.о.	н.о.
Mo	1.61±0.18	0.26±0.03	0.59±0.07	0.10±0.01	0.49±0.05	0.04±0.004
Pb	8.9±2.8	11.8±3.7	6.98±2.2	4.1±1.3	4.3±1.3	4.5±1.4
сумма макро- элементов (K + Ca)	28	10	27	19	24	10.5
сумма микро- элементов	709	241	531	319	398	254

Примечание: ¹Среднее значение ± стандартное отклонение;

² н.о. – концентрация элемента ниже предела обнаружения (0.1 мг/кг)

Описание ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

№ ЦП, дата сбора	Место расположения	Доминанты
1	2	3
Степной пояс		
каменистая степь		
ЦП 26 22.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, отроги Северо-Чуйского хр., окр. с.Бельтир, долина р.Талдура, между Северо-Чуйским и Южно-Чуйским хр., южный макросклон Северо-Чуйского хр., высота 2200 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Artemisia frigida</i> Willd., <i>Scutellaria altaica</i> Fischer ex Sweet, <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin s. str., <i>Orostachys spinosa</i> (L.) C. A. Meyer, <i>Oxytropis strobilacea</i> Bunge, <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Hedysarum gmelinii</i> Ledeb. s. str.
ЦП 29 26.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, окр. с.Кокоря, высохшее русло ручья, высота 2350 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Thymus serpyllum</i>
закустаренный высокогорный луг		
ЦП 27 22.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, окр. с.Бельтир, отроги Северо-Чуйского хр., долина р.Талдура, 49°57,726' с.ш., 87°55,38' в.д., высота 2084 м над ур.м.	<i>Carex orbicularis</i> subsp. <i>altaica</i> (Boott) Egor., <i>Carex aterrima</i> Hoppe, <i>Polygonum viviparum</i>
Лесостепной перистепной пояс		
криофитная луговая степь		
ЦП 28 24.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, окр. с.Бельтир, отроги Северо-Чуйского хр., гребневая часть хребтика, кусок с оползнем и трещинами, почвы: 10-15см, дерново-перегнойные, минерализованные, 49° 57.099' с.ш., 88° 05.134' в.д., высота 2414 м над ур.м.	<i>Helictotrichon mongolicum</i> (Roshev.) Henrard., <i>P. fruticosa</i> , <i>Saussurea schanginiana</i> (Wydł.) Fisch. ex Herd., <i>Papaver</i> sp., <i>Carex pediformis</i> C.A. Meyer, <i>Carex macroura</i> Meinsh. subsp. <i>kirilovii</i> (Turcz.) Malyshev, <i>Bistorta major</i> , <i>Poa attenuata</i> Trin., <i>Myosotis asiatica</i> (Vestergren) Schischkin et Serg., <i>Leontopodium leontopodioides</i> (Willd.) Beauverd., <i>Potentilla nivea</i> L., <i>Galium verum</i>

Продолжение приложения 5

1	2	3
лиственничный лес		
ЦП 31 26.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, окр. с.Кокоря, берег р.Сайлюгем, 50,01932° с.ш., 89,23361° в.д., высота 2207 м над ур.м.	<i>Larix sibirica</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Lonicera caerulea</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Gentiana aquatica</i> L., <i>Galium verum</i> , <i>Euphrasia stricta</i> D. Wolff ex J.F. Lehm., <i>Aster alpinus</i> L., <i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray
деградированный настоящий луг		
ЦП 38 30.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, подножье Сев-Чуйского хр., долина р. Ак-Туру, оросительный канал, лесостепной участок, рекреационный злаково-разнотрав-ный луг 50,15541° с.ш., 87,82492° в.д., высота 1671 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , злаки, <i>Achillea millefolium</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Bidens tripartita</i> L.
лиственничное редколесье		
ЦП 49 02.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, окр. с. Кокоря, долина р. Сайлюгем, речная терраса, почвы 10см, дерново-песчано-щебнистые, гумусированные, осоково-злаковое разнотравье, 50°01.128' с.ш., 89°13.483' в.д., высота 2173 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Astragalus danicus</i> Retz., <i>Silene jeniseensis</i> Willd. subsp. <i>popovii</i> Zuev, <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Aster alpinus</i> , <i>Carex kirilowii</i> Turcz. (<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey), <i>Potentilla nivea</i> L., <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Dianthus versicolor</i> Fischer ex Link, <i>Artemisia tanacetifolia</i> L., <i>Thesium repens</i> Ledeb., <i>Myosotis asiatica</i> (Vestergren) Schischkin et Serg.
Лесостепной подтаежный пояс		
заросли кустарников		
ЦП 1 04.07.2008г.	Северный Алтай, Солонешенский район, окр. с. Елиново, берег р.Щебета, 50°24' с.ш., 84°23' в.д., высота 860 м над ур.м.	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O.Schwarz, <i>Plantago media</i> L., <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Trifolium pratense</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg., <i>Sonchus arvensis</i> L., <i>Polygonum aviculare</i> L.

Продолжение приложения 5

1	2	3
ЦП 7 05.07.2008г.	Центральный Алтай, Усть-Канский район, подножие Ябоганского перевала, 50°51' с.ш., 85°15' в.д., высота 1150 м над ур.м.	<i>Sibiraea laevigata</i> (L.) Maxim., <i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea hypericifolia</i> L., <i>Spiraea media</i> Schmidt., <i>Lonicera tatarica</i> L., <i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt, <i>Festuca rubra</i> L., <i>Carex pediformis</i> C.A. Meyer subsp. <i>reventa</i> (V. Krecz.) Malyshev, <i>Iris ruthenica</i> Ker-Gavler, <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg., <i>Thalictrum minus</i> L., <i>Trifolium lupinaster</i> L., <i>Vicia cracca</i> L., <i>Campanula glomerata</i> L.
разреженный березовый лес		
ЦП 4 05.07.2008г.	Центральный Алтай, Усть-Канский р-он, окр. д. Верх-Мута, по краю березового леса, единично – лиственница, злаково-разнотравный луг, 51°12' с.ш., 84°42' в.д., высота 912 м над ур.м.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb., <i>Betula pendula</i> Roth., <i>P. fruticosa</i> , <i>Festuca rubra</i> L., <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Helictotrichon pubescens</i> , <i>Trifolium lupinaster</i> L., <i>Vicia cracca</i> L.
кустарниковая луговая степь		
ЦП 5 05.07.2008г.	Центральный Алтай, Усть-Канский район, окр. с. Усть-Кан, деградированная пятилистниково-разнотравно-тимофеевковая степь, высота 1032 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten, <i>Fragaria viridis</i> Duch., <i>Geranium pratense</i> L., <i>Galium verum</i> L.
ЦП 6 05.07.2008г.	Центральный Алтай, Усть-Канский район, окр. с. Усть-Кан, берег р. Чарыш, кустарниковая луговая степь, высота 1032 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Galium verum</i>
ЦП 19 17.07.2009г.	Центральный Алтай, Усть-Канский район, сев-вост. склон, окр. с.Ябоган, 50°56,719' с.ш., 85°00' в.д., высота 1140 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Stipa pennata</i> L., <i>Iris ruthenica</i> , <i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC., <i>Fragaria viridis</i> , <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib. <i>Geranium pratense</i> , <i>Veronica incana</i> L., <i>Medicago sativa</i> L., <i>Bupleurum multinerve</i> DS., <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Galium verum</i> , <i>Allium nutans</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Campanula altaica</i> Ledeb.
ЦП 21 19.07.2009г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, окр. с.Боочи, курганный захоронение Башадарской системы, сев. макросклон Теректинского хр., подножье сев.-зап. склона, по краю лиственничного леса, луг, 50°42,380' с.ш., 85°49,610' в.д., высота 1079 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , злаки +++++, <i>Phleum phleoides</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Oxytropis campanulata</i> Vass, <i>Veronica incana</i> , <i>Onobrychis arenaria</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb., <i>Achillea millefolium</i> , <i>Allium nutans</i>

Продолжение приложения 5

1	2	3
ЦП 22 19.07.2009г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, окр. с.Кулады, подножье г.Текпенек, сев. макросклон Теректинского хр., курганный комплекс, южный склон, злаково-разнотравный луг, 50°39,880' с.ш., 85°48,207' в.д., высота 1100 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Grossularia acicularis</i> (Smith) Spach., <i>Phleum phleoides</i> , <i>Medicago sativa</i> L., <i>Veronica incana</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Geranium pratense</i>
ЦП 24 19.07.2009г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, окр. с. Кулады, Каракольский природный парк «Уч-энгмек», урочище Нижний Сору, сев. макросклон Теректинского хр., злаково-разнотравное сообщество, 50°39,946' с.ш., 85 48,811' в.д., высота 1126 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Grossularia acicularis</i> , <i>Veronica incana</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Thymus serpyllum</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Echinops ritro</i> L., <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib., <i>Myosotis imitata</i> Serg., <i>Agrimonia pilosa</i> , <i>Plantago media</i>
злаковый остепненный деградированный луг		
ЦП 20 19.07.2009г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, окр. с. Каракол, пойма р.Урсул, пойменный остепненно-злаковый деградированный луг, 50,80762 ° с.ш., 85,92813° в.д., 886 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , злаки +++++, <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Geranium pratense</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Campanula altaica</i> Ledeb., <i>Veronica incana</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.
закустаренный настоящий луг		
ЦП 23 19.07.2009г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, окр. с. Кулады, долина р. Каракол, лиственнично-парковый лес, 50°39,880' с.ш., 85°48,207' в.д., высота 1112 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i> L., <i>Geranium pratense</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Equisetum arvense</i> L.
остепненный закустаренный луг		
ЦП 54 21.07.1999г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский р-н, окр. с. Улаган, долина р. Кубадру, северный макросклон Курайского хр., разнотравно-злаковый луг, высота 1600 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten., <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth., <i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler, <i>Aconitum barbatum</i> Pers
закустаренный лесной луг		
ЦП 16 17.07.2009г.	Центральный Алтай, Усть-Коксинский район, окр. с. Амур, отроги Теректинского хр., южный макросклон, подножье южного склона, разнотравно-злаковый луг, 50°24,818' с.ш., 85°08,334' в.д., высота 1092 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Sibiraea laevigata</i> , <i>Tragopogon orientalis</i> L., <i>Trifolium pratense</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Bupleurum longifolium</i> ssp. <i>aureum</i> (Fisch. ex Hoffm.) Soo, <i>Plantago media</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>

Продолжение приложения 5

1	2	3
ЦП 18 17.07.2009г.	Центральный Алтай, Усть-Канский район, окр. с.Мендур-Соккон, 238 км, р. Чарыш, подножье Башцелакского хр., сев-вост.склон, разнотравно-злаковый луг, пойма реки, 50°50,882' с.ш., 84°53,089' в.д., высота 1091 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Campanula altaica</i> , <i>Plantago media</i> , <i>Vicia cracca</i> L., <i>Galium verum</i> , <i>Leonurus quinquelobatus</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Thalictrum minus</i> L., <i>Artemisia vulgaris</i> , <i>Fragaria viridis</i>
криофитная луговая степь		
ЦП 30 26.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, окр. с. Кокоря, по краю лиственничного леса, высота 2300 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Artemisia tanacetifolia</i> L., <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Aconogonon alpinum</i> (All.) Schur
Лесной пояс		
заросли кустарников		
ЦП 3 04.07.2008г.	Северный Алтай, Солонешенский район, пойма р. Ануй, окр. Денисовой пещеры, заболоченный злаково-осоковый луг, высота 703 м над ур.м.	<i>Betula pendula</i> Roth. <i>Pinus silvestris</i> L., <i>P. fruticosa</i>
ЦП 32 27.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, сев-вост. макросклон Сев-Чуйского хр., окр. с.Курай, долина р.Ак-Туру, просека в лиственнично-кедровом лесу, злаково-осоковый закустаренный луг, 50,11378° с.ш., 87,380400° в.д., высота 2020 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Lonicera caerulea</i> L., <i>Spiraea hypericifolia</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i>
ЦП 33 27.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, сев-вост. макросклон Сев-Чуйского хр., окр. с. Курай, долина р. Ак-Туру, разнотравно-осоковое сообщество, граница лиственнично-кедрового леса, высота 2070 м над у.м.	<i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea hypericifolia</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray, <i>Bupleurum multinerve</i>
ЦП 34 27.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, сев-вост. макросклон Сев-Чуйского хр., окр. сКурай, долина р.Ак-Туру, просека в кедрово-лиственничном лесу, 1994 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Ribes nigrum</i> L., <i>Lonicera caerulea</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>Epilobium montanum</i> L., <i>Galium verum</i>
ЦП 36 28.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, сев-вост. макросклон Сев.-Чуйского хр., окр. с. Курай, долина р. Ак-Туру, просека в кедрово-лиственничном лесу, 1805 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i>

Продолжение приложения 5

1	2	3
ЦП 39 30.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, окр. с.Акташ, Курайский хр., южный макросклон, устье р. Корумбуайры – левого притока р. Чибитка, пересечение рек (р.Чибитка, р. Ярлыамры, р. Корумбуайры), каменистая осыпь, по краю лиственнично-кедрового леса, 50,33323° с.ш., 87,65299° в.д., высота 1572 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> (Pall.) Gladkova, <i>Ribes hispidulum</i> (Jancz.) Pojark., <i>Caragana arborescens</i> Lam., <i>Ribes nigrum</i> L., <i>Trifolium repens</i> L., злаки ++
закустаренный заболоченный луг		
ЦП 8 05.07.2008г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, окр. с. Ело, пойма р. Урсул, по краю леса, заболоченный луг, пятилистниково-разнотравно-щучковый луг, 50°47' с.ш., 85°35' в.д., высота 1060 м над ур.м.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb., <i>P. fruticosa</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv., <i>Poa palustris</i> L.
ЦП 9 06.07.2008г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, Чуйский тракт, подъем на Семинский перевал, южный склон, пойма ручья, кочки, заболоченный луг, 51°00' 57,75"с.ш., 85°37'18,24" в.д., высота 1530 м над ур.м.	<i>Pinus silvestris</i> L., <i>Picea obovata</i> Ledeb., <i>P. fruticosa</i> , <i>Alchemilla xanthochlora</i> Rothm., <i>Deschampsia cespitosa</i>
ЦП 11 06.07.2008г. 26.07.1999г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, Чуйский тракт, северный макросклон Семинского хр., окр. с.Топучая, ивово-пятилистниковые заросли с разнотравно-злаковым травостоем, 51°07'33,18" с.ш., 85°35'26,41" в.д., высота 1170 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Salix rosmarinifolia</i> L., <i>S. bebbiana</i> Sarg., <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Carex cespitosa</i> L.
ЦП 40 31.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, окр. с.Улаган, Тонгулакский хр., северо-восточный макросклон, долина р. Башкаус, 50,58548 ° с.ш., 87,98758° в.д., высота 1244 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>L. caerulea</i> subsp. <i>pallasii</i> (Ledeb.), <i>Caragana arborescens</i> Lam., <i>Ribes hispidulum</i> , <i>Ribes nigrum</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Geranium pratense</i> , <i>Ranunculus repens</i> L.
ЦП 43 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, окр. с.Улаган, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, подъем на Улаганский перевал, 50,55315 ° с.ш., 87,79583° в.д., высота 1530 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Spiraea chamaedryfolia</i> , <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , злаки, <i>Trifolium repens</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Delphinium elatum</i> , <i>Bistorta vivipara</i> , <i>Alchimilla vulgaris</i>

Продолжение приложения 5

1	2	3
ЦП 44 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, дорога на Акташ, 38 км по Улаганскому тракту Улаган-Акташ, подъем на Улаганский перевал, 50,54194° с.ш., 87,77781° в.д., высота 1637 м над ур.м.,	<i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>S. chamaedryfolia</i> , <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Gentianella aurea</i> L., <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Stellaria media</i> (L.) Vill.
ЦП 45 01.08.2009г..	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, дорога на Акташ, подъем на Улаганский перевал, 50,54084° с.ш., 87,76652° в.д., высота 1721 м над ур.м. закустаренный заболоченный луг	<i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>S. chamaedryfolia</i> , <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>Alchimilla vulgaris</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Bistorta major</i> , <i>B. vivipara</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Parnassia palustris</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i>
ЦП 46 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, дорога на Акташ, подъем на Улаганский перевал, закустаренный заболоченный луг, высота 1850 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>S. chamaedryfolia</i> , <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , злаки, <i>Alchimilla vulgaris</i> , <i>Bistorta major</i> , <i>Aconitum napellus</i> , <i>Achillea millefolium</i>
закустаренный настоящий луг		
ЦП 2 04.07.2008г.	Северный Алтай, Солонешенский район, устье р. Щебета, долина р. Ануй, между с. Елиново и с. Топольное, деградированное пастбище, высота 530 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Plantago media</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Sonchus arvensis</i> , <i>Polygonum aviculare</i>
ЦП 13 12.07.2009г.	Центральный Алтай, Усть-Коксинский район, окр. с. Верхний Уймон, берег р. Катунь, закустаренный настоящий луг, 50°13'49,82"с.ш., 85°43'29,81" в.д., высота 941 м над ур.м.	<i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Plantago media</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Matricaria recutita</i> L., <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb., <i>Geranium pratense</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i> , <i>Sonchus arvensis</i> , <i>Polygonum aviculare</i>
закустаренный лесной луг		
ЦП 17 17.07.2009г.	Центральный Алтай, Усть-Коксинский район, 204 км от с. Абай, р. Елагда, погранзаства, восточный склон, подножье Теректинского хр., парковый лиственный лес, 50°36' с.ш., 84°56,911' в.д., высота 1198 м над ур.м.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb., <i>P. fruticosa</i> , <i>Sibiraea laevigata</i> , <i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill., <i>Geranium pratense</i> , <i>Stellaria media</i> (L.) Vill., <i>Bupleurum longifolium</i> ssp. <i>aureum</i> (Fisch. ex Hoffm.) Soo, <i>Vicia cracca</i> L., <i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl., <i>Galium verum</i>

Продолжение приложения 5

1	2	3
ЦП 52 20.07.1999 г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, южный макросклон Курайского хр., опушка лиственничника по юго-восточному каменистому склону, пятилистниково-злаково-разнотравный луг, высота 1800 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Vicia sepium</i> L., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Larix sibirica</i> Ledeb.
ЦП 53 21.07.1999 г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, северо-западный крутой склон южного макросклона Курайского хребта, по каменистому водотоку р. Курайка, влажный низкотравный пятилистниково-манжеткового-субальпийский луг, граничащий с лиственничным лесом, высота 2000 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Salix glauca</i> L., <i>S. saposhnikovii</i> A. Skvorts, <i>Poa sibirica</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Alchemilla sibirica</i> Zam., <i>Aconitum volubile</i> Pall. ex Koelle, <i>Aconogonon alpinum</i> (All.) Schur, <i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.
ЦП 55 22.07.1999 г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский р-н, южный макросклон Курайского хр., окр. с. Курай, верховье р. Ортолык, злаково-разнотравный луг, заросли <i>P. fruticosa</i> по пересохшему водотоку, высота 2100 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Vicia sepium</i> L., <i>Bupleurum longifolium</i> ssp. <i>aureum</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Dactylis glomerata</i>
ЦП 56 22.07.1999г.	Злаково-разнотравный луг, окр. с. Курай, южный макросклон Курайского хр., Кош-Агачский р-н, верховье р. Ортолык, заросли <i>P. fruticosa</i> по водотоку, высота 2100 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Vicia sepium</i> , <i>Bupleurum longifolium</i> ssp. <i>aureum</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Dactylis glomerata</i>
каменистая осыпь		
ЦП 12 06.07.2008г.	Северный Алтай, Чемальский район, правый берег Катунь, между с. Узнезя и с. Элекмонар, 51°28'22,96" с.ш., 85°59'35,51" в.д., высота 410 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Thymus serpyllum</i>
березово-лиственнично-еловый лес		
ЦП 14 16.07.2009г.	Центральный Алтай, Усть-Коксинский район, окр. с. Замульта, берег р. Катунь, 50°11'08,70"с.ш., 85°59'59,18"в.д., высота 910 м над ур.м.	<i>Betula pendula</i> Roth., <i>Larix sibirica</i> , <i>Picea obovata</i> Ledeb., <i>Salix caprea</i> L., <i>P. fruticosa</i> , <i>Rosa canina</i> L., <i>Ribes hispidulum</i> (Jancz.) Pojark., <i>Paeonia anomala</i> L., <i>Alchemilla vulgaris</i> L., <i>Trifolium repens</i> L., <i>Artemisia vulgaris</i> L.

Продолжение приложения 5

1	2	3
лиственнично-еловый лес		
ЦП 15 17.07.2009г.	Центральный Алтай, Усть-Коксинский район, между с. Усть-Кокса и с. Тюгурюк, деградированный разнотравно-осоковый луг, долинный лиственнично-еловый лес, 50,30721 ° с.ш., 85,4128° в.д., высота 1015 м над ур.м.	<i>Betula pendula</i> Roth., <i>Larix sibirica</i> , <i>Picea obovata</i> Ledeb., <i>P. fruticosa</i> , <i>Rosa canina</i> , <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Fragaria viridis</i> , <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb., <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Matricaria recutita</i> L., <i>Trifolium pratense</i> , <i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Alchemilla xanthochlora</i> Rothm., <i>Galium boreale</i> L., <i>Plantago media</i> L., <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim., <i>Vicia cracca</i> , <i>Aconitum septentrionale</i> Koelle, <i>Bupleurum longifolium</i> ssp. <i>aureum</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>
лиственнично-кедровый лес		
ЦП 25 20.07.2009г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, Теректинский хр., южный макросклон, юго-зап. склон, заброшенный ртутный рудник Калагаш, 50°38,363' с.ш., 85°39,719' в.д., высота 1833 м над ур.м.	<i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> F.Schmidt., <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>Alchimilla vulgaris</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Geranium pratense</i> , <i>Polygonum bistorta</i>
ЦП 37 29.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, сев-вост. макросклон Сев-Чуйского хр., окр. с. Курай, пойма р.Ак-Туру, 50,14601°с.ш., 87,80905° в.д., высота 1760 м над ур.м.	<i>Larix sibirica</i> , <i>Picea obovata</i> , <i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>P. fruticosa</i> , <i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch
закустаренный остепненный луг		
ЦП 41 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, окр. с.Улаган, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, подножье Улаганского перевала дорога на Акташ, 50°59,333' с.ш., 87°88,000' в.д., высота 1298 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Trifolium pannonicum</i> Jacq., <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Geranium pratense</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Plantago media</i> , <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Phleum phleoides</i> , <i>Potentilla anserine</i> L., <i>Leontopodium alpinum</i>
ЦП 42 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, окр. с.Улаган, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, подъем на Улаганский перевал, северный склон, 50°56,824' с.ш., 87°84,135' в.д., высота 1368 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Spiraea chamaedryfolia</i> , <i>Alchimilla vulgaris</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Aconitum napellus</i> , <i>Bistorta major</i> S. F. Gray, <i>Gentianella aurea</i> L.

Продолжение приложения 5

1	2	3
россыпи камней		
ЦП 48 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, Улаганский перевал, южный склон, 50°44,191' с.ш., 87°60,039' в.д., высота 1931 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>Spiraea hypericifolia</i> L., <i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> , <i>Aconitum napellus</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Crepis biennis</i> L.
подгольцовый кедрово-лиственничный лес		
ЦП 47 01.08.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Улаганский район, Курайский хр., долины р. Кубадру и ее левого притока Сарыанчик, вершина Улаганского перевала, разнотравно-злаковый луг, 50°49,883' с.ш., 87°64,275' в.д., высота 2062 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>Spiraea hypericifolia</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Alchimilla vulgaris</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Bistorta major</i> , <i>Juniperus sabina</i> , лишайники
Высокогорный пояс		
закустаренный альпийский луг		
ЦП 10 25.07.1999г. 06.07.2008г.	Центральный Алтай, Онгудайский район, Чуйский тракт, вершина Семинского перевала, 51°03' 27,59"с.ш., 85°35'51,3" в.д., высота 2000 м над ур.м.,	<i>Trollius altaicus</i> C.A. Meyer, <i>Aquilegia glandulosa</i> Fischer ex Link, <i>Dracocephalum grandiflorum</i> L., <i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> , <i>P. fruticosa</i> , <i>Trisetum altaicum</i> Roshev., <i>Phleum alpinum</i> L., <i>Festuca kryloviana</i> Reverd., <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Bistorta vivipara</i> , <i>Bistorta major</i> , <i>Alchemilla xanthochlora</i> Rothm.
ЦП 35 27.07.2009г.	Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский район, сев-вост. макросклон Сев-Чуйского хр., окр. с.Курай, долина р. Ак-Туру, подножье ледника г.Ак-Туру, 50,08247° с.ш., 87,77991° в.д., высота 2145 м над ур.м.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Achillea millefolium</i> L., <i>Parnassia palustris</i> L.

Содержание фенольных соединений в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающей в Горном Алтае (мг/г от абс.сух.массы)

ЦП	Фенольные соединения													ΣФС	Qu-Gly	Km-Gly
	K.1	K.2	K.3	Hy	Isqtr	El	El-gly	Avik	K.10	Qtr	Astr	Qu	Km			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
листья																
ЦП 1	0.22	4.09	0.86	1.42	1.66	2.54	7.46	5.42	2.81	1.51	0.34	0.19	0.21	28.7	15.9	0.8
ЦП 2	0.66	2.02	1.99	2.43	2.87	1.79	9.56	5.71	2.91	0.16	0.13	0.42	0.24	30.9	14.5	0.5
ЦП 3	0.38	2.95	1.42	2.36	2.74	1.26	11.19	13.08	2.38	0.53	0.51	0.23	0.18	39.2	22.7	1.0
ЦП 4	0.36	0.64	1.22	0.57	0.75	0.94	6.43	4.39	0.53	0.29	0.44	0.23	0.10	16.9	14.3	0.6
ЦП 5	0.40	2.69	1.33	3.88	4.23	0.85	9.11	8.10	1.02	0.23	0.53	0.91	0.08	33.4	16.8	1.9
ЦП 6	0.45	4.38	1.56	2.35	2.66	2.31	9.86	7.24	2.30	0.09	0.33	0.48	0.09	34.1	16.0	1.2
ЦП 7	1.23	4.23	2.01	2.37	4.28	1.24	11.98	7.68	1.63	0.07	0.56	0.43	0.07	37.8	32.9	2.8
ЦП 8	0.12	1.40	0.94	0.62	0.85	4.26	12.14	1.93	0.65	0.35	0.28	0.25	0.05	23.8	16.1	1.9
ЦП 9	1.15	6.24	1.16	4.22	4.56	1.40	16.20	3.53	1.33	0.15	0.14	0.46	0.02	40.6	33.6	1.7
ЦП 10	2.07	5.52	1.27	7.70	5.27	15.19	5.52	1.48	0.09	0.31	0.81	2.34	0.11	48.9	44.1	1.9
ЦП 11	1.43	10.60	1.71	4.69	3.59	4.06	12.44	4.10	0.69	0.15	0.15	1.48	0.08	45.2	29.1	1.3
ЦП 12	0.54	4.97	1.15	2.08	1.86	2.02	8.31	7.77	0.88	0.17	0.29	0.40	0.03	30.5	24.0	1.4
ЦП 13	0.87	0.65	1.58	2.18	4.34	0.50	19.31	9.76	2.01	3.22	0.62	0.34	0.19	45.6	31.2	2.7
ЦП 14	0.35	0.83	0.78	0.48	1.31	0.20	17.76	7.41	0.47	0.79	0.35	0.17	0.12	31.0	19.2	2.7
ЦП 15	1.01	0.98	1.94	3.16	4.86	0.87	8.32	16.87	1.59	3.84	0.65	0.64	0.25	45.0	26.8	1.1
ЦП 16	0.74	0.86	0.44	1.60	2.87	0.85	23.70	6.07	1.07	1.60	0.73	0.98	0.30	41.8	35.3	3.4
ЦП 17	0.72	1.33	2.23	1.73	3.13	0.24	11.39	7.85	1.15	0.83	0.41	0.27	0.61	31.9	17.7	0.4
ЦП 18	1.28	1.31	4.00	8.89	7.50	0.81	16.48	10.54	1.69	0.37	0.79	0.78	0.31	54.8	37.9	1.7

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ЦП 19	1.35	3.50	0.26	2.88	5.38	0.42	14.43	9.99	1.84	0.41	0.48	0.80	0.15	41.9	27.6	1.6
ЦП 20	0.78	0.61	1.76	2.53	4.18	0.12	6.92	15.25	3.60	2.00	0.47	0.55	0.18	38.9	25.4	1.4
ЦП 21	0.53	0.52	1.60	1.21	3.83	0.66	1.59	12.01	2.46	4.35	0.55	0.34	0.12	29.8	10.1	0.7
ЦП 22	0.90	0.86	2.59	2.07	2.52	0.06	4.13	9.86	1.57	2.17	0.46	0.44	0.46	28.1	15.6	1.4
ЦП 23	0.53	0.47	1.31	1.31	2.13	0.63	4.07	9.57	4.08	2.64	0.46	0.60	0.16	28.0	21.4	1.9
ЦП 24	0.03	0.86	1.50	0.65	3.34	0.83	10.46	12.39	2.03	0.38	0.38	0.59	0.08	33.5	17.1	0.9
ЦП 25	0.50	1.23	1.96	0.75	4.88	0.98	3.32	9.07	9.93	7.63	0.66	0.47	0.15	41.5	33.8	1.9
ЦП 26	1.36	2.23	3.69	7.27	3.55	1.59	17.31	1.38	0.61	0.96	0.29	0.73	0.06	41.0	23.2	1.7
ЦП 27	0.65	3.78	0.55	5.99	3.53	4.11	14.11	4.60	0.59	1.31	0.44	1.10	0.03	40.8	23.6	2.0
ЦП 28	0.99	3.33	5.57	4.64	3.14	1.12	13.03	5.86	0.75	0.25	0.42	1.11	0.14	40.3	12.9	2.2
ЦП 29	2.77	5.16	3.10	5.40	13.47	4.31	19.22	14.80	2.87	0.66	1.06	1.20	0.31	74.3	28.6	2.3
ЦП 30	1.80	3.18	2.62	4.91	4.95	2.31	13.39	2.50	0.99	0.72	0.22	3.15	0.28	41.0	8.6	0.9
ЦП 31	2.16	4.39	1.13	4.72	4.61	1.77	16.28	2.83	2.63	0.53	0.37	1.08	0.08	42.6	21.6	1.5
ЦП 32	2.67	2.13	0.88	9.14	9.66	8.04	12.91	6.57	2.28	0.32	0.59	1.98	0.36	57.5	34.0	0.9
ЦП 33	0.20	2.17	3.14	3.08	14.05	5.24	15.93	8.65	1.61	0.24	0.46	1.45	0.17	56.4	47.7	2.7
ЦП 34	1.24	2.97	5.97	4.27	4.33	4.92	13.93	3.69	1.82	0.58	0.28	1.36	0.13	45.5	36.9	1.9
ЦП 35	1.63	2.86	0.58	6.85	5.06	1.61	10.24	7.72	1.50	0.33	0.46	3.90	0.27	43.0	16.2	1.2
ЦП 36	1.54	2.44	1.08	4.84	6.41	0.40	16.15	5.32	1.93	0.55	0.26	1.74	0.13	42.8	30.3	1.7
ЦП 37	1.00	2.88	3.67	4.57	3.02	0.07	15.22	3.41	1.84	0.31	0.17	1.04	0.11	37.3	13.2	1.0
ЦП 38	2.08	2.41	1.72	2.43	7.67	0.58	9.31	9.84	0.55	0.26	0.09	3.95	0.05	40.9	15.8	1.7
ЦП 49	0.97	2.00	4.24	5.32	4.08	10.03	14.21	5.67	1.74	1.05	0.53	1.09	0.15	51.1	45.5	1.2
ЦП 39	0.33	0.81	1.71	3.50	3.70	12.45	1.81	5.33	1.34	0.56	0.40	1.12	0.24	33.3	23.6	2.1

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ЦП 40	0.78	1.20	3.24	4.54	6.06	1.87	15.79	5.29	1.82	0.16	0.48	2.14	0.17	43.5	20.8	1.7
ЦП 41	1.13	0.82	1.76	1.29	3.92	0.67	12.37	2.76	4.00	0.11	0.12	3.52	0.14	32.6	21.2	1.3
ЦП 42	1.00	1.91	0.36	2.99	6.36	0.16	9.82	5.92	2.34	0.72	0.20	2.52	0.19	34.5	21.8	1.0
ЦП 43	0.91	3.49	1.44	3.28	5.24	0.23	15.35	2.99	0.81	0.31	0.61	0.82	0.10	35.6	32.4	1.3
ЦП 44	0.98	2.68	1.11	3.87	4.63	4.70	8.84	4.03	1.89	0.60	0.23	2.43	0.13	36.2	27.9	1.2
ЦП 45	0.15	1.09	1.87	1.17	5.11	0.20	9.94	6.58	1.61	0.15	0.58	0.33	0.06	28.8	24.0	1.2
ЦП 46	1.18	2.45	1.34	2.53	6.25	1.08	15.79	5.68	2.32	0.60	0.52	2.05	0.28	42.1	34.7	1.7
ЦП 47	0.83	0.77	1.38	2.78	6.89	0.79	12.83	4.27	0.52	0.70	0.46	1.44	0.15	33.8	21.1	0.9
ЦП 48	1.84	2.71	2.31	3.56	11.34	2.56	17.58	4.83	1.74	0.16	0.48	0.76	0.15	50.0	39.7	1.9
min	0.03	0.47	0.26	0.48	0.75	0.06	1.59	1.38	0.09	0.07	0.09	0.17	0.02	16.9	8.6	0.4
max	2.77	10.6	5.97	9.14	14.05	15.19	23.7	16.87	9.93	7.63	1.06	3.95	0.61	74.3	47.7	3.4
X	1.00	2.52	1.90	3.41	4.75	2.36	11.91	6.89	1.85	0.95	0.43	1.16	0.17	39.3	25.0	1.6
δ	0.64	1.89	1.24	2.13	2.77	3.16	4.80	3.64	1.49	1.37	0.20	0.98	0.11	9.7	9.5	0.6
C_V	64	75	65	62	58	134	40	53	80	144	46	84	68	25	38	41
<i>цветки</i>																
ЦП 1	0.29	2.18	1.19	3.30	6.64	2.83	10.22	1.74	2.16	0.16	0.33	0.14	0.42	31.6	14.6	0.1
ЦП 2	0.58	3.45	2.26	4.70	7.22	6.82	6.78	6.41	0.29	0.69	0.45	0.37	0.32	40.3	17.1	0.4
ЦП 3	0.46	3.37	1.44	3.14	4.25	4.84	3.67	3.36	0.91	0.22	0.25	0.20	0.24	26.3	13.4	0.7
ЦП 4	0.30	0.92	1.74	1.66	3.86	1.74	4.41	2.03	1.24	0.07	0.21	0.08	0.06	18.3	17.2	0.6
ЦП 5	0.43	1.37	1.84	2.44	3.67	3.35	5.52	4.10	1.21	0.19	0.35	0.49	0.17	25.1	17.7	1.1
ЦП 6	0.34	2.87	1.14	5.36	5.00	4.91	4.78	4.14	1.17	0.17	0.77	0.25	0.25	31.1	17.6	1.5
ЦП 7	0.78	3.31	1.61	4.13	7.93	2.41	6.88	2.83	1.02	0.21	0.61	0.35	0.19	32.3	29.4	2.2

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ЦП 8	0.41	3.73	1.52	4.94	6.88	2.23	8.55	1.91	0.95	0.08	0.44	0.21	0.09	31.9	27.0	3.5
ЦП 9	0.69	4.70	3.39	8.58	9.27	2.41	22.11	2.04	1.14	0.33	0.75	0.42	0.09	55.9	41.7	2.6
ЦП 10	1.19	3.20	2.84	5.39	7.98	3.16	14.04	2.17	0.83	0.32	0.91	1.28	0.12	43.4	35.0	4.1
ЦП 11	0.43	7.18	2.62	6.48	5.34	8.32	6.81	1.50	0.65	0.32	0.56	0.48	0.07	40.8	24.7	1.9
ЦП 12	0.20	1.28	1.26	3.26	2.17	1.18	1.72	1.48	0.48	0.05	0.26	0.16	0.01	13.5	10.0	0.8
ЦП 13	0.30	2.37	2.46	6.64	11.38	5.51	8.36	7.74	2.72	1.06	0.93	0.03	0.10	49.6	35.1	3.6
ЦП 14	0.47	1.33	1.38	5.16	3.54	3.01	8.37	2.39	0.53	0.12	0.54	0.33	0.21	27.4	20.1	2.7
ЦП 15	0.23	0.60	2.95	2.45	9.21	3.09	3.96	6.64	2.80	0.61	0.48	0.41	0.23	33.7	19.4	1.8
ЦП 16	0.78	1.56	1.51	3.96	4.73	4.41	15.06	2.95	1.12	0.20	0.63	0.28	0.20	37.4	26.1	2.3
ЦП 17	0.37	0.42	5.69	4.98	9.00	2.44	7.63	3.98	2.05	0.52	0.58	0.19	0.18	38.0	28.1	2.0
ЦП 18	0.82	1.00	3.44	5.20	8.03	2.14	5.74	3.53	1.24	0.24	0.60	0.27	0.24	32.5	29.3	0.4
ЦП 19	0.77	1.01	2.94	9.27	5.69	4.45	5.80	3.84	1.23	0.11	1.47	0.20	0.15	36.9	31.2	3.4
ЦП 20	0.37	0.91	1.79	3.02	6.87	1.96	4.32	3.54	1.76	0.39	0.45	0.26	0.18	25.8	23.1	2.2
ЦП 21	0.48	1.00	1.87	1.63	8.61	5.39	1.74	7.65	2.64	0.68	0.67	0.31	0.18	32.8	20.0	2.5
ЦП 22	1.18	1.57	3.41	1.81	7.14	2.65	1.47	8.11	1.19	1.18	0.24	0.25	0.07	30.3	18.8	0.8
ЦП 23	0.50	0.88	2.14	2.66	7.90	4.75	3.00	5.82	3.12	0.36	0.40	0.32	0.25	32.1	23.0	2.5
ЦП 24	0.76	1.39	2.24	2.46	6.46	5.02	4.68	7.45	2.12	0.34	0.36	0.23	0.20	33.7	24.1	2.3
ЦП 25	1.82	1.21	3.51	4.21	15.07	4.20	3.15	9.11	1.74	0.69	0.65	0.35	0.13	45.8	36.2	2.4
ЦП 26	0.72	6.39	0.97	7.78	5.77	2.46	17.00	1.66	0.55	0.18	0.15	0.45	0.02	44.1	39.1	3.5
ЦП 27	0.92	3.65	1.47	9.44	6.80	2.21	16.81	2.18	0.54	0.15	0.68	0.30	0.26	45.4	38.1	2.7
ЦП 28	0.61	4.00	1.10	6.37	5.00	0.48	12.04	2.29	1.93	0.62	0.57	0.36	0.09	35.5	30.8	2.7
ЦП 29	0.51	1.79	5.08	5.55	7.76	1.97	7.59	3.65	1.81	0.16	0.74	0.63	0.32	37.6	31.3	3.3

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ЦП 30	1.03	2.65	4.96	6.30	7.06	1.81	14.00	0.84	0.24		0.57	0.78	0.16	40.4	21.1	2.9
ЦП 31	0.84	4.00	2.17	5.14	6.85	2.84	10.96	2.88	1.79	0.81	0.29	0.36	0.22	39.1	17.9	2.1
ЦП 32	2.52	1.74	0.41	6.48	11.64	3.23	15.71	2.35	1.41		0.78	0.64	0.26	47.2	40.0	2.5
ЦП 33	0.43	2.88	3.40	4.32	13.12	3.82	13.00	2.84	0.80	0.04	0.62	0.44	0.25	46.0	27.2	2.1
ЦП 35	0.76	1.73	1.95	4.88	8.11	4.04	5.79	3.71	0.81		0.81	1.73	0.33	34.7	29.9	2.5
ЦП 37	1.24	2.62	3.04	7.05	3.21	1.95	12.28	1.19	0.56	0.29	0.45	0.32	0.12	34.3	19.1	2.8
ЦП 38	0.53	1.64	3.73	4.20	9.29	2.26	9.59	2.15	3.07	0.40	0.47	0.62	0.10	38.1	19.2	1.9
ЦП 49	0.37	3.28	1.60	4.81	4.36	3.37	11.49	1.93	0.94	0.56	0.59	0.66	0.54	34.5	21.3	3.3
ЦП 39	0.28	1.33	1.61	4.09	5.51	2.22	13.02	1.57	0.36		0.72	0.37	0.23	31.3	23.8	2.3
ЦП 40	0.35	1.52	2.50	3.09	4.72	2.92	13.39	1.87	1.16	0.04	0.51	0.50	0.24	32.8	21.5	2.5
ЦП 41	0.26	1.07	1.34	1.43	3.93	3.44	13.07	1.45	1.02	0.31	0.25	0.56	0.32	28.5	20.0	1.0
ЦП 42	0.22	0.91	2.04	1.75	5.76	0.28	8.25	2.00	1.21	0.15	0.17	0.32	0.25	23.3	20.5	1.1
ЦП 43	0.59	1.29	2.96	2.01	3.64	0.08	10.58	1.66	0.53	0.11	0.17	0.24	0.13	24.0	21.1	2.2
ЦП 44	1.06	1.18	0.67	2.69	3.94	2.91	11.18	0.27	2.24	0.42	0.14	0.53	0.15	27.4	19.2	2.2
ЦП 45	0.87	0.56	0.64	0.54	6.14	0.07	6.06	3.08	0.35	0.12	0.38	0.38	0.27	19.4	17.8	1.0
ЦП 47	0.15	2.28	1.20	3.02	8.34	2.81	13.11	2.22	0.48	0.03	0.55	0.72	0.52	35.4	32.2	2.0
ЦП 48	0.88	1.87	2.41	5.07	8.39	2.98	13.41	3.39	3.30	1.25	0.63	0.34	0.33	44.2	38.7	3.1
min	0.15	0.42	0.41	0.54	2.17	0.07	1.47	0.27	0.24	0.03	0.14	0.03	0.01	13.5	10.0	0.1
max	2.52	7.18	5.69	9.44	15.07	8.32	22.11	9.11	3.30	1.25	1.47	1.73	0.54	55.9	41.7	4.1
X	0.65	2.20	2.25	4.41	6.81	3.07	9.07	3.30	1.33	0.36	0.52	0.42	0.21	34.6	25.0	2.1
δ	0.44	1.47	1.16	2.10	2.66	1.64	4.74	2.12	0.82	0.31	0.25	0.29	0.11	8.5	7.8	1.0
C_v	67	67	52	48	39	54	52	64	62	86	48	70	55	25	31	45

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>стебли</i>																
ЦП1	0.04	0.11	0.14	0.48	0.97	0.84	1.15	0.65	0.67	0.05	0.08	0.19	0.21	5.6	2.5	0.06
ЦП2	0.07	0.24	0.23	0.31	0.74	1.03	0.84	0.45	0.51	0.07	0.09	0.05	0.14	4.8	1.8	0.04
ЦП4	0.08	0.18	0.30	0.31	0.72	0.29	1.03	0.54	0.82	0.10	0.03	0.03	0.04	4.5	1.2	0.1
ЦП5	0.06	0.13	0.10	0.32	0.57	0.80	0.42	0.49	0.26	0.02	0.04	0.30	0.12	3.6	1.4	0.2
ЦП6	0.06	0.17	0.34	0.51	0.46	1.89	0.75	0.51	0.59	0.04	0.06	0.11	0.03	5.5	2.3	0.2
ЦП7	0.24	0.41	0.15	0.32	0.90	1.27	0.64	0.30	0.43	0.05	0.06	0.09	0.01	4.9	1.7	0.3
ЦП8	0.04	0.21	0.17	0.15	0.18	1.36	1.21	0.08	0.10	0.01	0.01	0.05	0.01	3.6	1.1	0.1
ЦП9	0.13	0.40	0.34	0.62	1.19	1.52	1.75	0.38	0.26	0.03	0.03	0.24	0.02	6.9	4.0	0.3
ЦП10	0.50	1.18	0.47	2.20	1.96	1.53	3.96	0.93	0.55	0.07	0.18	0.73	0.05	14.3	9.1	1.4
ЦП11	0.09	0.42	0.23	0.89	0.54	1.43	0.98	0.34	0.15	0.04	0.03	0.43	0.03	5.6	3.5	0.2
ЦП12	0.01	0.05	0.02	0.14	0.21	0.17	0.20	0.13	0.12	0.01	0.01	0.03	0.00	1.1	0.6	0.0
ЦП 13	0.06	0.19	0.11	0.44	0.80	1.14	1.86	0.51	0.58	0.11	0.05	0.04	0.04	5.9	2.7	0.2
ЦП 14	0.06	0.15	0.03	0.07	0.21	0.43	0.80	0.29	0.15	0.05	0.06	0.03	0.03	2.4	1.4	0.1
ЦП 15	0.05	0.10	0.14	0.15	0.73	0.69	0.53	1.10	0.56	0.09	0.05	0.09	0.05	4.3	2.5	0.2
ЦП 16	0.13	0.10	0.12	0.11	0.67	1.05	1.61	0.96	0.85	0.23	0.08	0.03	0.05	6.0	4.1	0.3
ЦП 17	0.05	0.18	0.28	0.37	1.09	1.21	0.47	0.58	0.61	0.09	0.09	0.12	0.05	5.2	4.2	0.3
ЦП 18	0.15	0.25	0.28	0.65	1.62	1.33	1.18	1.10	0.55	0.12	0.15	0.66	0.15	8.2	4.8	0.3
ЦП 19	0.07	0.05	0.12	0.43	0.84	0.54	0.90	0.64	0.94	0.08	0.14	0.40	0.07	5.2	2.6	0.2
ЦП 20	0.06	0.09	0.12	0.15	0.57	0.61	0.21	0.59	0.82	0.09	0.05	0.12	0.04	3.5	2.3	0.1
ЦП 21	0.05	0.10	0.15	0.08	0.39	0.14	0.17	0.49	0.56	0.10	0.02	0.12	0.08	2.4	1.4	0.0
ЦП 22	0.08	0.20	0.10	0.28	0.53	1.12	0.56	0.77	0.32	0.10	0.02	0.19	0.04	4.3	1.0	0.0

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ЦП 23	0.05	0.14	0.10	0.18	0.48	1.06	0.40	0.41	0.56	0.05	0.05	0.19	0.04	3.7	1.4	0.2
ЦП 24	0.19	0.21	0.20	0.21	0.93	1.09	0.58	1.02	0.58	0.02	0.02	0.10	0.02	5.2	0.8	0.0
ЦП 25	0.14	0.06	0.24	0.20	1.12	0.75	0.24	1.57	0.22	0.43	0.08	0.10	0.04	5.2	1.7	0.1
ЦП 26	0.24	0.35	0.45	1.01	0.69	0.57	2.11	0.29	0.12	0.05	0.04	0.09	0.03	6.0	3.9	0.1
ЦП 27	0.14	0.57	0.29	0.62	0.43	1.74	1.05	0.36	0.22	0.10	0.03	0.54	0.02	6.1	0.8	0.1
ЦП 28	0.11	0.48	0.55	0.49	0.57	1.80	0.70	0.30	0.31	0.10	0.06	0.60	0.07	6.1	1.3	0.1
ЦП 29	0.28	0.20	0.36	0.43	1.48	0.53	0.94	0.73	0.37	0.07	0.08	0.36	0.03	5.9	4.2	0.4
ЦП 30	0.25	0.28	0.42	0.31	0.56	0.19	0.57	0.41	0.11	0.03	0.04	0.98	0.03	4.2	0.3	0.1
ЦП 31	0.17	0.44	0.42	0.59	0.56	1.56	1.06	0.57	0.13	0.06	0.11	0.32	0.02	6.0	1.6	0.3
ЦП 32	0.10	0.48	0.19	0.53	1.35	0.65	1.47	0.53	0.38	0.06	0.09	0.90	0.18	6.9	2.8	0.2
ЦП 33	0.08	0.31	0.21	0.36	1.76	0.89	1.18	0.50	0.21	0.02	0.02	0.84	0.11	6.5	3.3	0.4
ЦП 34	0.16	0.24	0.47	0.72	0.72	0.98	1.78	0.27	0.24	0.11	0.07	0.86	0.04	6.7	1.2	0.2
ЦП 35	0.10	0.17	0.08	0.18	0.71	0.86	1.33	0.22	0.28	0.02	0.06	0.80	0.13	4.9	1.4	0.3
ЦП 37	0.16	0.21	0.24	0.66	0.45	0.44	1.44	0.25	0.27	0.06	0.03	0.15	0.02	4.4	2.2	0.2
ЦП 38	0.31	0.18	0.24	0.30	1.48	0.81	2.07	0.30	0.66	0.06	0.04	0.33	0.06	6.8	3.1	0.2
ЦП 49	0.07	0.32	0.56	0.54	0.55	0.60	1.41	0.24	0.35	0.09	0.09	0.32	0.08	5.2	1.2	0.2
ЦП 39	0.25	0.09	0.12	0.16	0.32	0.46	1.77	0.31	0.17	0.04	0.06	0.21	0.04	4.0	1.3	0.2
ЦП 40	0.05	0.13	0.16	0.26	0.46	0.16	1.83	0.15	0.12	0.02	0.07	0.20	0.05	3.7	2.2	0.2
ЦП 41	0.03	0.02	0.09	0.11	0.33	0.69	1.23	0.21	0.14	0.09	Н.о.	0.42	0.06	3.4	1.4	0.2
ЦП 42	0.02	0.09	0.08	0.16	0.52	0.37	0.63	0.27	0.25	0.02	0.02	0.21	0.03	2.7	1.8	0.1
ЦП 43	0.15	0.30	0.15	0.40	0.70	0.08	1.02	0.35	0.14	0.07	0.07	0.36	0.03	3.8	2.7	0.1
ЦП 44	0.08	0.21	0.19	0.38	0.55	0.28	1.26	0.23	0.07	0.02	0.02	0.44	0.06	3.8	1.2	0.1

Продолжение приложения 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ЦП 45	0.07	0.05	0.04	0.08	0.15	Н.о.	0.07	0.29	0.15	Н.о.	0.05	0.45	0.11	1.5	1.1	
ЦП 46	0.08	0.22	0.15	0.16	0.99	1.01	2.00	0.38	0.17	0.04	0.07	0.34	0.11	5.7	3.0	0.1
ЦП 47	0.06	0.11	0.22	0.12	0.93	1.22	1.26	0.39	0.05	0.02	0.04	0.50	0.15	5.1	3.1	0.3
ЦП 48	0.11	0.23	0.29	0.26	1.06	0.05	1.97	0.29	0.13	0.03	0.07	0.51	0.11	5.1	2.1	0.2
min	0.01	0.02	0.02	0.07	0.15	0.05	0.07	0.08	0.05	0.01	0.01	0.03	0.00	1.1	0.3	0.01
max	0.50	1.18	0.94	2.20	1.96	1.89	3.96	1.57	0.94	0.43	0.20	0.98	0.21	14.3	9.1	1.4
X	0.12	0.23	0.23	0.39	0.76	0.83	1.14	0.48	0.36	0.07	0.06	0.33	0.06	5.1	2.4	0.2
δ	0.09	0.19	0.17	0.35	0.42	0.50	0.74	0.30	0.24	0.07	0.04	0.27	0.05	2.0	1.6	0.2
C_V	79	82	72	89	55	60	64	62	67	97	70	81	77	40	66	90

Примечание: Σ ФС – суммарное содержание фенольных соединений; Qu-Gly – сумма гликозидов кверцетина; Km-Gly – сумма гликозидов кемпферола; X – среднее содержание; δ – стандартное отклонение; C_V – коэффициент вариации; Н.о. - содержание компонента ниже предела обнаружения (0.01 мг/г)

Фрагмент корреляционной матрицы для листьев *Pentaphylloides fruticosa* из природных ценопопуляций Горного Алтая
(коэффициенты линейной корреляции Пирсона r)

ЦП	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49
31	1	0,78	0,76	0,87	0,80	0,96	0,96	0,66	0,21	0,92	0,87	0,77	0,98	0,32	0,81	0,95	0,89	0,87	0,71
32		1	0,86	0,78	0,85	0,82	0,70	0,71	0,69	0,83	0,64	0,76	0,75	0,29	0,73	0,78	0,82	0,83	0,84
33			1	0,79	0,77	0,85	0,73	0,86	0,50	0,88	0,75	0,88	0,82	0,38	0,91	0,87	0,93	0,95	0,74
34				1	0,70	0,85	0,91	0,62	0,61	0,91	0,79	0,65	0,87	0,29	0,79	0,85	0,83	0,83	0,89
35					1	0,88	0,79	0,88	0,29	0,86	0,72	0,89	0,80	0,42	0,83	0,84	0,84	0,77	0,65
36						1	0,95	0,81	0,18	0,97	0,90	0,89	0,98	0,40	0,91	0,99	0,97	0,92	0,69
37							1	0,67	0,03	0,95	0,87	0,75	0,96	0,36	0,84	0,93	0,88	0,84	0,69
38								1	0,21	0,80	0,70	0,93	0,72	0,41	0,90	0,82	0,84	0,79	0,52
39									1	0,37	0,04	0,14	0,08	-0,01	0,23	0,25	0,25	0,32	0,95
40										1	0,90	0,87	0,95	0,46	0,92	0,97	0,97	0,93	0,77
41											1	0,82	0,88	0,42	0,83	0,92	0,87	0,83	0,60
42												1	0,82	0,59	0,92	0,89	0,91	0,89	0,54
43													1	0,39	0,87	0,97	0,94	0,92	0,67
44														1	0,40	0,37	0,47	0,48	0,23
45															1	0,94	0,93	0,89	0,65
46																1	0,96	0,93	0,70
47																	1	0,97	0,69
48																		1	0,70
49																			1

Примечание: зеленым цветом выделены $r \geq 0,90$; коричневым – $r \leq 0,48$

Фрагмент корреляционной матрицы для цветков *Pentaphylloides fruticosa* из природных ценопопуляций Горного Алтая
(коэффициенты линейной корреляции Пирсона r)

[illegible]

Фрагмент корреляционной матрицы для стеблей *Pentaphylloides fruticosus* из природных ценопопуляций Горного Алтая
(коэффициенты линейной корреляции Пирсона r)

[illegible]

Содержание фенольных соединений в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa* в
зависимости от высотного пояса
(мг/г от абсолютно сухой массы $\pm$ стандартное отклонение)

Компоненты	Высотные пояса растительности			
	степной	лесостепной	лесной	высокогорный
1	2	3	4	5
листья				
1	1.59 $\pm$ 1.08	0.76 $\pm$ 0.53	0.90 $\pm$ 0.57	1.85 $\pm$ 0.25
2	3.73 $\pm$ 1.47	1.97 $\pm$ 1.50	2.45 $\pm$ 2.13	4.19 $\pm$ 1.54
3	2.45 $\pm$ 1.67	1.84 $\pm$ 1.31	1.85 $\pm$ 1.14	0.92 $\pm$ 0.40
Гиперозид	6.22 $\pm$ 0.96	2.64 $\pm$ 2.01	3.08 $\pm$ 1.80	7.27 $\pm$ 0.49
Изокверцитрин+рутин	6.85 $\pm$ 5.73	3.74 $\pm$ 1.88	5.08 $\pm$ 2.95	5.17 $\pm$ 0.12
Эллаговая кислота	3.34 $\pm$ 1.52	1.65 $\pm$ 2.95	2.17 $\pm$ 2.89	1.44 $\pm$ 0.20
Гликозид эллаговой к-ты	16.88 $\pm$ 2.58	9.42 $\pm$ 5.74	12.65 $\pm$ 4.18	15.48 $\pm$ 6.05
Авикулярин	6.93 $\pm$ 7.01	8.72 $\pm$ 3.00	6.24 $\pm$ 3.31	4.60 $\pm$ 3.60
10	1.36 $\pm$ 1.31	1.83 $\pm$ 1.03	1.99 $\pm$ 1.80	0.79 $\pm$ 0.81
Кверцитрин	0.97 $\pm$ 0.32	1.07 $\pm$ 1.21	0.92 $\pm$ 1.63	0.32 $\pm$ 0.01
Астрагалин	0.60 $\pm$ 0.41	0.46 $\pm$ 0.16	0.39 $\pm$ 0.18	0.63 $\pm$ 0.20
Кверцетин	1.01 $\pm$ 0.24	0.84 $\pm$ 0.88	1.15 $\pm$ 0.89	3.12 $\pm$ 0.90
Кемпферол	0.13 $\pm$ 0.15	0.17 $\pm$ 0.11	0.17 $\pm$ 0.12	0.19 $\pm$ 0.09
Суммарное содержание ФС	52.0 $\pm$ 19.3	35.1 $\pm$ 8.4	39.0 $\pm$ 8.3	46.0 $\pm$ 3.4
<i>В том числе:</i>				
Гликозиды				
кверцетина	28.1 $\pm$ 13.4	20.9 $\pm$ 6.7	20.9 $\pm$ 6.5	23.8 $\pm$ 0.1
кемпферола	2.0 $\pm$ 0.3	1.7 $\pm$ 0.8	1.5 $\pm$ 0.6	1.5 $\pm$ 0.4
цветки				
1	0.72 $\pm$ 0.21	0.62 $\pm$ 0.26	0.64 $\pm$ 0.57	0.98 $\pm$ 0.25
2	3.94 $\pm$ 2.31	1.97 $\pm$ 1.10	2.13 $\pm$ 1.57	2.46 $\pm$ 0.85
3	2.51 $\pm$ 2.24	2.25 $\pm$ 1.05	2.20 $\pm$ 1.20	2.40 $\pm$ 0.51
Гиперозид	7.59 $\pm$ 1.95	4.10 $\pm$ 2.00	4.18 $\pm$ 2.01	5.14 $\pm$ 0.29
Изокверцитрин+рутин	6.78 $\pm$ 1.00	6.39 $\pm$ 1.67	7.03 $\pm$ 3.44	8.04 $\pm$ 0.08
Эллаговая кислота	2.21 $\pm$ 0.24	3.15 $\pm$ 1.39	3.08 $\pm$ 1.97	3.60 $\pm$ 0.51
Гликозид эллаговой к-ты	13.80 $\pm$ 5.38	7.32 $\pm$ 4.16	9.75 $\pm$ 4.72	9.91 $\pm$ 4.77
Авикулярин	2.50 $\pm$ 1.03	3.77 $\pm$ 2.15	3.06 $\pm$ 2.27	2.94 $\pm$ 0.89
10	0.97 $\pm$ 0.73	1.62 $\pm$ 0.77	1.20 $\pm$ 0.87	0.82 $\pm$ 0.01

Продолжение приложения 8

1	2	3	4	5
Кверцитрин	0.16 ±0.01	0.37±0.30	0.32±0.34	0.16±0.19
Астрагалин	0.52 ±0.32	0.53±0.28	0.49±0.21	0.86±0.06
Кверцетин	0.46 ±0.17	0.34±0.18	0.37±0.16	1.51±0.26
Кемпферол	0.20 ±0.16	0.20±0.12	0.21±0.11	0.23±0.12
Суммарное содержание ФС	42.4 ±4.2	32.6±5.4	34.7±10.5	39.1±5.1
<i>В том числе:</i>				
Гликозиды				
кверцетина	22.6 ±1.0	18.5±3.4	18.7±7.3	20.6±1.0
кемпферола	3.2 ± 0.4	1.9±1.0	2.0±0.9	3.3±0.9
стебли				
1	0.22 ±0.07	0.12±0.08	0.09±0.05	0.30±0.23
2	0.37 ±0.18	0.22±0.12	0.20±0.12	0.68±0.59
3	0.36 ±0.08	0.28±0.22	0.18±0.10	0.27±0.23
Гиперозид	0.69 ±0.30	0.36±0.17	0.32±0.22	1.19±1.17
Изокверцитрин+рутин	0.87 ±0.54	0.74±0.33	0.71±0.41	1.34±0.72
Эллаговая кислота	0.95 ±0.69	0.93±0.50	0.71±0.47	1.20±0.39
Гликозид эллаговой к-ты	1.37 ±0.64	0.87±0.65	1.15±0.60	2.64±1.52
Авикулярин	0.46 ±0.24	0.56±0.26	0.41±0.32	0.57±0.41
10	0.23 ±0.12	0.52±0.24	0.24±0.16	0.41±0.16
Кверцитрин	0.07 ±0.02	0.08±0.05	0.07±0.08	0.04±0.03
Астрагалин	0.05 ±0.02	0.07±0.05	0.05±0.03	0.12±0.07
Кверцетин	0.33 ±0.23	0.29±0.26	0.31±0.27	0.77±0.05
Кемпферол	0.03 ±0.01	0.06±0.04	0.06±0.05	0.09±0.04
Суммарное содержание ФС	6.0 ±0.1	5.2±1.4	4.5±1.6	9.6±5.4
<i>В том числе:</i>				
Гликозиды				
кверцетина	2.9 ±0.5	2.5±0.7	2.0±0.9	4.2±3.3
кемпферола	0.2 ±0.2	0.2±0.1	0.2±0.1	0.8±0.6

Описание мест естественного произрастания растений *Pentaphylloides fruticosa*, выращиваемых на интродукционном участке ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск)

ЦП	Место расположения, высота над ур.м.	Доминанты
1	2	3
Остепненный лесной луг (иркутская)	Иркутская обл., окр. г. Иркутска, остепненный лесной луг, кустарниково-разнотравные остепненные террасы реки, юго-западный склон, высота – 600 - 800 м над ур.м. Почва пойменно-аллювиальная, супесчаная. $2n=42$.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Galium verum</i> L., <i>Vicia unijuga</i> A. Br., <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Festuca pratensis</i> Huds., <i>Crepis sibirica</i> L., <i>Thalictrum minus</i> L.
Лугово-степная (усть-канская)	Центральный Алтай, Канская степь, окр. с. Усть-Кан, кустарниковая луговая степь, высота – 1200-1300 м над ур.м.). Почвы лугово-степные каштановые с примесью щебня, умеренно влажные. $2n=14$.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Festuca pseudovina</i> Hackel ex Wiesb., <i>Agropyron repens</i> (L.) P. Beauv., <i>Carlina biebersteinii</i> Bernh. ex Hornem., <i>Achillea millefolium</i> (L.), <i>Artemisia frigida</i> Willd.
Луговая (теректинская)	Центральный Алтай, отроги Теректинского хребта, ущелье Тутыгем, нижние террасы пологих склонов, долина р. Тутыгем, манжетково-разнотравный моховый луг. Высота – 1300-1500 м над ур.м. Почвы черноземовидные, луговые, умеренно увлажненные. $2n=14$.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten, <i>Festuca pseudovina</i> , <i>Alchemilla xanthochlora</i> Rothm., <i>Gentiana macrophylla</i> Pall.
Заболоченно-луговая (семинская)	Центральный Алтай, Онгудайский район, северный макросклон Семиного хр., окр. с. Топучая, ивово-пятилистниковые заросли с разнотравно-злаковым травостоем, высота 1170 м над ур.м. Почвы луговые, влажные. $2n=42$.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Salix rosmarinifolia</i> L., <i>S. bebbiana</i> Sarg., <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Carex cespitosa</i> L.
Лугово-степная (курайская)	Юго-Восточный Алтай, окр. с. Курай, верхние террасы горно-степных котловин, южный склон Курайского хр., мелкотравно-разнотравно-злаковая луговая степь, высота – 1700–1800 м над ур.м. Почвы горно-степные каштановые с примесью щебня, сырые в местах произрастания. $2n=42$.	<i>P. fruticosa</i> , <i>Festuca rubra</i> L., <i>Carlina biebersteinii</i> , <i>Potentilla bifurca</i> L., <i>Ranunculus</i> sp.
Субальпийская луговая	Юго-Восточный Алтай, Курайский хр., окр. с. Курай, субальпийский манжетково-разнотравный луг, высота – 2200 м над ур.м. Почвы горно-луговые, влажные. $2n=42$	<i>P. fruticosa</i> , <i>Alchemilla xanthochlora</i> , <i>Saussurea frolovii</i> Ledeb., <i>Gentiana pneumonante</i> , <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin, <i>Thollius asiaticus</i> , <i>Rhodiola rosea</i> L.

Продолжение приложения 9

1	2	3
Остепненно-луговая	Юго-Восточный Алтай, западный склон хр. Чихачева, галечниковая пойма ручья, высота – 2100 м над ур.м.). Почвы плохо выражены, галечник. $2n=42$	<i>P. fruticosa</i> , <i>Salix arbuscula</i> , <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Galium boreale</i> L., <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Festuca rubra</i> .

Основные статистические характеристики *Pentaphylloides fruticosa* разных экотипов по биохимическим показателям в фазе бутонизации

Биохимический признак	Статистические данные	Орган растения	Ценопопуляции						
			лесная (иркутская) (n = 21)	лугово-степная (усть-канская) (n = 20)	луговая (теректинская) (n = 19)	заболоченно-луговая (семинская) (n = 19)	лугово-степная (курайская) (n = 21)	субальпийская луговая (n = 15)	остепненно-луговая (n = 8)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Кверцетин	X _i	Листья	2.88	2.05 *	1.60*	0.66	1.96*	1.13**	1.16**
	X _{min}		1.48	1.00	0.84	0.26	1.02	0.60	0.72
	X _{max}		6.08	3.46	2.14	1.23	3.55	1.86	1.84
	δ		1.23	0.68	0.35	0.27	0.74	0.36	0.40
	C _V		43	33	22	41	38	32	35
	X _i	Бутоны	1.15	0.70	0.60	0.81	0.90	1.04	0.86
	X _{min}		0.52	0.27	0.32	0.48	0.54	0.29	0.45
	X _{max}		2.53	1.07	0.86	1.35	1.41	2.21	1.25
	δ		0.55	0.21	0.16	0.19	0.23	0.58	0.30
	C _V		48	31	27	23	26	55	35

Примечание. n – количество особей в выборке; X_i – среднее арифметическое значение содержания флавонолов (% абс.сух.массы); X_{min} – минимальное значение; X_{max} – максимальное значение; δ – стандартное отклонение; C_V – коэффициент вариации, %.

значения статистически не значимы между:

*- лугово-степной курайской и лугово-степной усть-канской, лугово-степной курайской и луговой теректинской выборками,

** - остепненно-луговой и субальпийской луговой выборками,

*** - остепненно-луговой и заболоченно-луговой семинской выборками;

**** - лесной иркутской и лугово-степной усть-канской выборками;

***** - лесной иркутской и луговой теректинской выборками;

***** - лугово-степной усть-канской и луговой теректинской выборками

Продолжение приложения 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Кемпферол	X _i	Листья	3.63*****	3.04*****	2.61	0.90****	1.97	1.26**	1.05**
	X _{min}		1.76	1.40	1.76	0.37	1.04	0.70	0.85
	X _{max}		7.06	4.27	3.60	1.65	3.04	2.36	1.79
	δ		1.23	0.58	0.56	0.30	0.53	0.42	0.30
	C _V		39	19	22	33	27	33	29
	X _i	Бутоны	1.43	1.08	0.90	1.15	1.12	1.28	0.98
	X _{min}		0.85	0.43	0.51	0.64	0.72	0.53	0.58
	X _{max}		2.53	1.44	1.29	1.41	1.68	2.44	1.80
	δ		0.43	0.25	0.23	0.20	0.26	0.56	0.38
	C _V		29	23	25	18	23	44	39
Гликозиды	X _i	Листья	7.52	8.56	8.45*****	5.11****	6.74	6.48**	5.99**
	X _{min}		5.31	5.07	5.57	3.62	4.44	4.24	4.00
	X _{max}		10.12	11.67	13.53	7.43	9.48	8.95	7.65
	δ		1.10	1.51	2.18	1.10	1.40	1.19	1.22
	C _V		15	18	26	22	21	18	20
	X _i	Бутоны	5.57	4.40	4.51	4.21	4.92	5.73	5.24
	X _{min}		3.94	1.86	2.77	2.66	3.36	2.47	3.37
	X _{max}		9.62	7.02	7.46	5.49	8.95	10.02	8.19
	δ		1.32	1.10	1.31	0.84	1.48	3.41	1.79
	C _V		24	25	29	20	30	42	34
Флавонолы	X _i	Листья	14.03*****	13.66*****	12.66*****	6.67*	10.68	8.88**	8.21**
	X _{min}		8.70	8.99	9.01	4.65	6.79	6.15	6.41
	X _{max}		21.00	17.29	18.55	9.32	15.25	13.17	10.96

Продолжение приложения 10

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	δ		2.96	2.15	2.58	1.49	2.14	1.73	1.48
	C_V		21	16	20	22	20	19	18
	X_i	Бутоны	8.15	6.18	6.02	6.16	6.93	8.05	7.08
	$X_{\min}$		5.80	2.56	3.60	4.30	4.98	3.29	4.59
	$X_{\max}$		14.68	9.44	9.18	7.67	11.23	13.49	11.24
	δ		2.16	1.48	1.50	1.04	1.62	3.41	2.4
	C_V		26	24	25	17	23	42	34
	X_i	Стебли	1.37	0.81	0.94	1.57	1.01	1.38	1.21
	$X_{\min}$		0.74	0.37	0.52	1.12	0.72	0.87	0.84
	$X_{\max}$		1.94	1.13	1.46	2.52	1.73	1.85	1.92
	δ		0.32	0.22	0.27	0.35	0.25	0.30	0.36
	C_V		23	27	29	22	24	22	30

Содержание фенольных соединений в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa* разных экотипов при интродукции в ЦСБС в течение вегетационного периода 2005 г. (мг/г от абсолютно-сухой массы)

Фенольные соединения	Выборки							X	σ	C _v
	1	2	3	4	5	6	7			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
24 апреля										
Листья										
Компонент 1	0.17	0.16	0.25	0.15	0.15	0.11	0.17	0.17	0.04	26
Компонент 2	0.74	0.83	0.79	0.74	0.60	0.93	0.18	0.68	0.24	36
Компонент 3	1.36	1.55	0.52	0.54	0.64	0.67	0.71	0.86	0.42	49
Гиперозид	0.28	0.32	0.23	0.21	0.23	0.18	0.27	0.25	0.05	20
Изокверцитрин + рутин	0.74	0.42	1.06	1.11	1.49	0.80	1.82	1.06	0.48	45
Эллаговая к-та	5.78	5.25	5.01	4.44	3.25	2.72	2.87	4.19	1.24	30
Гликозид эллаговой к-ты	2.52	3.52	1.27	2.86	2.09	3.61	2.47	2.62	0.81	31
Авикулярин	0.11	0.20	0.96	0.98	0.78	0.36	0.71	0.59	0.36	61
Компонент 10	0.05	0.22	0.54	0.28	0.56	0.53	0.42	0.37	0.20	52
Кверцитрин	0.02	0.03	0.04	0.05	0.10	0.01	0.03	0.04	0.03	78
Астрагалин	0.20	0.09	0.09	0.12	0.06	0.08	0.07	0.10	0.05	46
Кверцетин	0.09	0.11	0.12	0.14	0.15	0.15	0.15	0.13	0.02	19
Компонент 24	1.13	1.19	0.98	1.47	0.61	1.05	1.12	1.08	0.26	24
Кемпферол	0.25	0.09	0.22	0.10	0.13	0.10	0.07	0.14	0.07	52
Компонент 26	0.25	0.23	0.08	0.16	0.07	0.09	0.15	0.15	0.07	49
Суммарное содержание ФС	13.7	14.2	12.2	13.3	10.9	11.4	11.2	12.4	1.3	11
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	3.5	3.7	4.4	4.1	5.5	4.0	4.3	4.2	0.7	16
кемпферола	1.3	1.3	1.1	1.6	0.7	1.1	1.2	1.2	0.3	23

Примечание: 1 – лесная (иркутская), 2 – заболоченно-луговая (семирская), 3 – лугово-степная (усть-канская), 4 - луговая (теректинская), 5 - лугово-степная (курайская), 6 – остепненно-луговая, 7 – субальпийская луговая. X – среднее значение, σ – стандартное отклонение, C_v – коэффициент вариации. Н.о. – содержание компонента ниже предела обнаружения (0.01 мг/г). Прочерк означает, что данных нет.

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
15 мая										
Листья										
Компонент 1	0.10	0.22	0.28	0.12	0.16	0.21	0.42	0.22	0.11	50
Компонент 2	1.85	2.08	1.44	1.39	1.42	2.27	1.25	1.67	0.40	24
Компонент 3	1.94	4.26	1.82	2.49	1.72	3.27	4.30	2.83	1.12	40
Гиперозид	0.58	0.98	1.22	1.01	1.16	1.06	2.08	1.16	0.46	39
Изокверцитрин + рутин	2.09	1.88	1.92	3.09	2.58	2.24	2.96	2.39	0.49	20
Эллаговая к-та	3.65	11.19	3.51	3.40	2.40	10.39	8.51	6.15	3.74	61
Гликозид эллаговой к-ты	7.46	20.94	9.64	11.58	6.80	15.68	25.37	13.92	7.07	51
Авикулярин	2.83	0.84	5.41	2.13	1.18	0.40	0.48	1.90	1.79	94
Компонент 10	1.54	0.57	2.59	2.56	3.03	0.41	0.60	1.62	1.11	69
Кверцитрин	1.19	0.49	1.14	1.42	1.47	0.20	0.36	0.90	0.53	59
Астрагалин	0.16	0.27	0.20	0.13	0.15	0.15	0.11	0.17	0.05	31
Компонент 13	0.13	0.11	0.15	0.08	0.09	0.09	0.07	0.10	0.03	28
Компонент 16	0.16	0.41	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.32	Н.о.	0.13	0.18	138
Компонент 17	0.20	0.36	0.06	Н.о.	Н.о.	0.27	0.18	0.15	0.14	91
Кверцетин	0.26	0.32	0.35	0.55	0.27	0.39	0.51	0.38	0.11	30
Компонент 20	0.56	0.49	0.55	0.27	0.07	0.00	0.12	0.29	0.24	81
Компонент 24	0.27	0.27	0.45	0.92	0.73	0.39	0.31	0.48	0.25	53
Кемпферол	0.04	0.05	0.22	0.18	0.25	0.05	0.02	0.12	0.10	84
Компонент 26	0.44	0.60	0.34	0.37	1.04	0.00	0.14	0.42	0.34	80
Суммарное содержание ФС	25.4	46.4	31.3	31.7	24.5	37.8	47.8	35.0	9.4	27
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	12.3	13.0	16.0	14.4	13.6	10.4	13.0	13.2	1.7	13
кемпферола	0.6	0.8	0.6	1.1	0.8	0.8	0.4	0.7	0.2	34
29 мая										
Листья										
Компонент 1	0.17	0.33	0.91	0.29	0.19	0.79	0.18	0.41	0.31	76
Компонент 2	1.01	1.09	0.71	1.60	0.96	1.47	1.31	1.17	0.31	27
Компонент 3	1.35	2.72	0.44	2.98	1.31	0.23	2.64	1.67	1.12	67
Гиперозид	1.71	1.12	0.81	0.88	1.23	4.15	3.27	1.88	1.31	70

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Изокверцитрин + рутин	1.89	1.34	0.65	1.87	3.02	2.48	2.05	1.90	0.76	40
Эллаговая к-та	6.66	4.17	1.32	2.75	1.48	2.40	1.24	2.86	1.97	69
Гликозид эллаговой к-ты	11.32	18.26	8.18	14.39	5.76	22.62	28.02	15.51	7.98	51
Авикулярин	0.56	1.58	3.35	2.62	2.67	2.27	1.38	2.06	0.94	46
Компонент 10	0.33	1.11	3.90	2.40	5.66	0.41	1.74	2.22	1.96	88
Кверцитрин	0.12	0.10	0.63	1.14	1.16	0.31	0.34	0.54	0.45	83
Астрагалин	0.08	0.14	0.08	0.21	0.31	0.12	0.15	0.16	0.08	52
Компонент 13	0.00	0.20	0.09	0.22	0.00	0.12	0.00	0.09	0.09	105
Кверцетин	0.05	0.17	0.13	0.17	0.35	0.64	0.19	0.24	0.20	81
Компонент 20	0.00	0.80	0.61	1.44	0.00	0.00	0.12	0.42	0.56	131
Компонент 24	0.40	1.26	1.36	0.26	0.00	0.12	0.14	0.50	0.56	112
Кемпферол	0.06	0.01	0.06	0.25	0.00	0.15	0.09	0.09	0.09	97
Компонент 26	0.20	0.00	0.12	1.08	0.00	0.06	0.24	0.24	0.38	156
Суммарное содержание ФС	25.9	34.4	23.4	34.5	24.1	38.4	43.1	32.0	7.6	24
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	7.3	10.3	11.5	14.8	16.2	12.2	13.1	12.2	2.9	24
кемпферола	0.5	1.5	1.5	1.4	0.3	0.3	0.4	0.9	0.6	69
14 июня										
Листья										
Компонент 1	0.11	0.31	0.18	0.18	0.20	0.26	0.18	0.20	0.06	32
Компонент 2	1.60	2.24	1.50	2.91	1.68	2.07	1.37	1.91	0.54	28
Компонент 3	1.87	2.81	1.63	1.14	1.11	3.93	1.92	2.06	1.01	49
Гиперозид	0.63	0.52	0.45	0.44	0.35	0.51	0.46	0.48	0.09	18
Изокверцитрин + рутин	3.52	0.93	2.01	0.52	0.79	1.97	1.43	1.60	1.02	64
Эллаговая к-та	6.13	3.11	1.67	4.78	0.72	3.64	0.94	3.00	2.02	68
Гликозид эллаговой к-ты	7.12	7.44	2.33	1.05	8.85	12.22	7.32	6.62	3.81	58
Авикулярин	2.02	2.22	1.55	2.51	2.00	5.60	1.57	2.50	1.41	57
Компонент 10	5.64	5.84	7.47	4.46	2.45	4.50	7.89	5.46	1.88	34
Кверцитрин	0.79	1.90	7.10	6.46	5.89	3.22	2.11	3.92	2.52	64
Астрагалин	0.11	0.00	4.15	2.58	1.75	1.27	2.51	1.77	1.47	83
Компонент 13	0.11	0.33	1.18	Н.о.	0.67	0.14	0.62	0.44	0.42	95

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Компонент 14	0.08	0.08	0.19	0.16	1.36	0.12	0.11	0.30	0.47	157
Компонент 16	0.44	0.50	0.25	0.20	0.33	0.18	0.23	0.30	0.13	41
Компонент 17	0.07	0.30	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.21	Н.о.	0.08	0.12	148
Компонент 18	0.37	0.00	0.00	0.00	0.43	0.35	0.17	0.19	0.19	102
Кверцетин	0.97	0.25	1.44	0.21	1.98	1.53	1.59	1.14	0.69	60
Компонент 20		Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.06	0.07	0.02	0.04	156
Компонент 23	0.89	0.00	0.39	0.22	0.38	0.00	0.61	0.35	0.32	91
Компонент 24	0.41	0.23	0.40	0.68	0.81	0.47	0.40	0.49	0.20	40
Кемпферол	0.05	0.04	0.16	0.12	0.14	0.03	0.28	0.12	0.09	74
Компонент 26	0.65	0.17	0.37	0.19	0.24	0.06	1.05	0.39	0.35	89
Суммарное содержание ФС	33.6	29.2	34.4	28.8	32.1	42.4	32.8	33.3	4.5	14
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	16.3	16.8	26.0	21.2	16.2	23.3	19.4	19.9	3.8	19
кемпферола	1.3	1.1	1.8	1.3	2.8	0.8	1.1	1.5	0.7	46
				Стебли						
Компонент 1	0.06	0.13	0.03	0.08	0.04	0.02	0.05	0.06	0.04	65
Компонент 2	0.19	0.31	0.07	0.28	0.11	0.07	0.10	0.16	0.10	62
Компонент 3	0.08	0.23	0.07	0.23	0.06	0.02	0.12	0.12	0.09	73
Гиперозид	0.13	0.08	0.11	0.11	0.06	0.25	0.27	0.14	0.08	57
Изокверцитрин + рутин	0.72	0.42	0.27	0.49	0.07	0.35	0.42	0.39	0.20	51
Эллаговая к-та	1.14	1.43	0.11	1.01	0.53	1.28	1.36	0.98	0.48	49
Гликозид эллаговой к-ты	1.37	2.02	0.25	3.85	1.34	0.00	1.53	1.48	1.27	86
Авикулярин	0.18	0.46	0.10	0.42	0.08	0.25	0.32	0.26	0.15	57
Компонент 10	0.47	0.24	0.52	0.12	0.11	0.64	0.51	0.37	0.21	58
Кверцитрин	0.06	0.11	0.49	0.28	0.32	0.21	0.16	0.23	0.15	62
Астрагалин	0.07	0.05	0.64	0.48	0.27	0.38	0.39	0.33	0.22	66
Компонент 13	0.03	Н.о.	Н.о.	0.04	Н.о.	0.03	0.04	0.02	0.02	96
Кверцетин	0.06	0.07	0.04	0.06	0.05	0.05	0.18	0.07	0.05	63
Компонент 20	0.11	0.13	0.05	0.41	0.12	0.11	0.25	0.17	0.12	72
Кемпферол	0.01	0.00	0.02	0.04	Н.о.	0.01	0.01	0.01	0.01	95
Компонент 26	0.04	0.01	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.01	0.01	0.01	161

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Суммарное содержание ФС	4.7	5.7	2.8	7.9	3.2	3.7	5.7	4.8	1.8	37
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	1.96	2.03	2.30	2.49	1.12	2.19	2.33	2.1	0.5	22
кемпферола	0.14	0.13	0.05	0.45	0.12	0.14	0.29	0.2	0.1	71
29 июня										
Листья										
Компонент 1	0.17	0.18	0.23	0.80	0.01	0.25	0.28	0.27	0.25	90
Компонент 2	0.88	1.57	1.32	2.12	1.12	1.13	1.38	1.36	0.40	30
Компонент 3	2.15	4.65	2.46	0.58	0.52	2.18	1.89	2.06	1.38	67
Гиперозид	1.12	0.92	1.23	1.01	0.21	0.32	0.32	0.73	0.43	59
Изокверцитрин + рутин	2.24	1.58	1.40	0.63	1.29	0.95	0.71	1.26	0.56	44
Эллаговая к-та	3.42	2.74	4.51	2.33	2.84	0.42	4.27	2.93	1.37	47
Гликозид эллаговой к-ты	9.01	10.11	1.78	3.40	1.52	5.04	2.81	4.81	3.46	72
Авикулярин	6.14	3.61	0.64	3.33	1.79	5.03	3.19	3.39	1.85	54
Компонент 10	3.29	5.62	2.73	4.60	2.00	2.29	3.70	3.46	1.30	37
Кверцитрин	0.29	1.79	7.15	3.02	2.80	0.72	2.97	2.68	2.26	84
Астрагалин	0.16	0.82	3.18	3.58	4.26	1.94	1.39	2.19	1.52	69
Компонент 13	0.00	0.00	0.00	1.58	0.49	0.26	0.29	0.37	0.56	151
Компонент 14	0.21	0.25	1.31	Н.о.	0.83	Н.о.	0.13	0.39	0.50	127
Компонент 15	0.17	0.07	0.27	0.18	0.12	Н.о.	0.14	0.13	0.08	63
Компонент 16	0.49	0.23	0.16	0.33	0.26	Н.о.	0.13	0.23	0.16	69
Компонент 17	0.17	Н.о.	0.14	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.04	0.08	171
Компонент 18	0.11	0.24	0.19	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.09	0.09	0.10	109
Кверцетин	2.41	1.13	0.99	0.65	1.79	2.44	2.43	1.69	0.77	45
Компонент 22	1.47	0.00	0.57	0.20	Н.о.	Н.о.	0.31	0.36	0.53	146
Компонент 24	0.39	0.24	0.22	0.48	0.47	0.43	0.33	0.37	0.11	29
Кемпферол	0.07	0.02	0.05	0.07	0.05	0.06	0.09	0.06	0.02	34
Компонент 26	1.16	Н.о.	0.79	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.46	0.34	0.47	138
Суммарное содержание ФС	35.5	35.8	31.3	28.9	22.4	23.5	27.3	29.2	5.3	18

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	16.5	20.8	20.3	19.7	14.0	14.8	15.8	17.4	2.8	16
кемпферола	1.0	0.9	1.5	2.1	1.8	0.7	0.7	1.3	0.5	43
Стебли										
Компонент 1	0.07	0.02	0.09	0.04	0.03	0.05	0.01	0.04	0.03	65
Компонент 2	0.14	0.22	0.14	0.11	0.05	0.18	0.06	0.13	0.06	47
Компонент 3	0.16	0.23	0.08	0.07	0.10	0.10	0.06	0.11	0.06	52
Гиперозид	0.08	0.17	0.17	0.07	0.06	0.05	0.03	0.09	0.06	62
Изокверцитрин + рутин	0.28	0.26	0.20	0.07	0.15	0.31	0.09	0.20	0.10	49
Эллаговая к-та	0.45	1.92	0.64	0.33	0.27	0.42	0.79	0.69	0.57	83
Гликозид эллаговой к-ты	1.79	1.92	1.59	1.10	1.35	2.05	1.60	1.63	0.33	20
Авикулярин	0.44	0.29	0.16	0.08	0.10	0.34	0.20	0.23	0.13	57
Компонент 10	0.17	0.31	0.07	0.04	0.09	0.17	0.26	0.16	0.10	63
Кверцитрин	0.03	0.12	0.24	0.12	0.25	0.09	0.12	0.14	0.08	57
Астрагалин	0.02	0.14	0.99	0.28	0.36	0.10	0.26	0.31	0.32	105
Компонент 13	0.00	0.02	0.08	0.06	0.00	0.00	0.07	0.03	0.03	106
Кверцетин	0.10	0.06	0.13	0.11	0.07	0.07	0.13	0.10	0.03	33
Компонент 24	0.17	0.07	0.09	0.07	0.08	0.08	0.14	0.10	0.04	39
Кемпферол	0.01	0.00	0.02	0.02	0.01	Н.о.	0.01	0.01	0.01	80
Суммарное содержание ФС	3.9	5.8	4.7	2.6	3.0	4.0	3.8	4.0	1.1	27
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	1.4	1.8	2.1	0.9	1.2	1.4	1.1	1.4	0.4	30
кемпферола	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.0	37
17 июля										
Листья										
Компонент 1	0.42	0.17	0.77	0.42	1.00	2.82	2.30	1.13	1.03	91
Компонент 2	0.92	2.41	1.66	1.81	1.50	1.21	0.87	1.48	0.54	37
Компонент 3	1.45	1.76	1.49	0.65	0.97	1.63	1.39	1.33	0.39	29
Гиперозид	1.36	0.52	0.51	0.13	0.88	0.98	0.94	0.76	0.40	53
Изокверцитрин + рутин	1.96	0.51	1.02	0.16	0.51	1.36	1.03	0.93	0.61	65

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Эллаговая к-та	5.56	1.52	2.52	2.05	1.22	3.43	3.33	2.80	1.48	53
Гликозид эллаговой к-ты	7.23	0.50	2.93	3.18	2.36	2.63	0.82	2.81	2.21	79
Авикулярин	1.89	5.49	1.58	6.98	2.86	12.68	5.73	5.31	3.85	72
Компонент 10	3.09	3.55	17.21	8.93	7.46	6.24	7.75	7.75	4.70	61
Кверцитрин	1.18	0.09	1.41	0.32	0.69	0.67	0.70	0.72	0.46	63
Астрагалин	0.60	0.17	0.12	Н.о.	0.10	0.18	Н.о.	0.17	0.21	123
Компонент 13	0.01	0.23	0.08	0.22	0.04	0.60	0.23	0.20	0.20	99
Компонент 14	0.13	0.25	0.08	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.20	0.09	0.10	109
Компонент 15	0.19	Н.о.	0.08	Н.о.	0.04	0.11	Н.о.	0.06	0.07	119
Компонент 18	0.08	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.04	0.00	Н.о.	0.02	0.03	181
Кверцетин	0.34	0.18	0.24	0.31	0.34	0.23	0.29	0.28	0.06	22
Компонент 20	0.22	Н.о.	0.25	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.07	0.12	171
Компонент 21	0.59	0.26	0.80	Н.о.	0.15	Н.о.	Н.о.	0.26	0.32	124
Компонент 22	0.75	0.19	0.19	Н.о.	0.22	Н.о.	Н.о.	0.19	0.26	138
Компонент 23	0.07	0.10	0.23	0.17	0.13	0.14	Н.о.	0.12	0.07	60
Компонент 24	0.63	0.38	0.23	0.09	0.41	0.07	0.14	0.28	0.20	74
Кемпферол	0.13	0.03	0.03	0.03	0.17	0.01	0.02	0.06	0.06	107
Компонент 26	0.15	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.13	Н.о.	0.06	0.05	0.07	139
Суммарное содержание ФС	29.0	18.3	33.4	25.4	21.2	35.0	25.8	26.9	6.1	23
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	12.9	14.7	25.8	19.4	16.0	27.8	20.7	19.6	5.6	29
кемпферола	0.8	0.9	0.4	0.5	0.5	0.8	1.2	0.7	0.3	37
Цветки										
Компонент 1	0.88	1.75	0.62	0.36	0.46	0.86	0.28	0.74	0.50	67
Компонент 2	1.26	1.37	0.88	0.90	2.01	3.00	0.70	1.44	0.81	56
Компонент 3	0.86	2.19	7.10	7.54	3.84	0.51	1.87	3.42	2.88	84
Гиперозид	1.65	1.21	1.25	1.14	1.38	0.51	0.27	1.06	0.49	46
Изокверцитрин + рутин	9.36	1.83	1.09	0.88	1.53	1.08	0.36	2.31	3.14	136
Эллаговая к-та	2.00	3.94	11.52	13.62	3.44	6.02	1.93	6.07	4.69	77
Гликозид эллаговой к-ты	3.24	7.79	3.18	5.02	6.30	2.15	2.03	4.24	2.19	52
Авикулярин	0.75	6.65	1.72	2.30	1.80	2.15	4.31	2.81	2.01	71

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Компонент 10	1.55	1.61	5.98	4.92	4.36	4.91	1.02	3.48	2.02	58
Кверцитрин	0.28	0.21	0.62	0.73	0.40	0.23	0.24	0.39	0.21	55
Астрагалин	0.21	0.38	0.12	0.00	0.14	0.10	Н.о.	0.14	0.13	97
Компонент 13	Н.о.	0.25	Н.о.	0.14	0.09	0.10	0.31	0.13	0.12	92
Компонент 15	Н.о.	0.00	Н.о.	Н.о.	0.12	Н.о.	Н.о.	0.02	0.05	265
Компонент 16	Н.о.	0.17	0.45	0.65	0.32	Н.о.	Н.о.	0.23	0.26	113
Компонент 17	Н.о.	0.00	Н.о.	Н.о.	0.24	0.38	Н.о.	0.09	0.16	177
Компонент 18	Н.о.	0.19	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.03	0.07	265
Кверцетин	0.10	0.10	0.20	0.16	0.13	0.05	0.12	0.12	0.05	41
Компонент 20	0.91	0.14	0.79	2.13	0.00	Н.о.	Н.о.	0.57	0.79	139
Компонент 21	0.24	Н.о.	Н.о.	Н.о.	1.52	Н.о.	Н.о.	0.25	0.57	225
Компонент 22	Н.о.	Н.о.	0.79	1.68	0.37	0.13	0.92	0.56	0.62	111
Компонент 23	Н.о.	Н.о.	1.63	0.37	0.00	1.07	Н.о.	0.44	0.66	150
Компонент 24	1.42	1.27	0.17	0.50	2.53	2.25	Н.о.	1.16	0.99	85
Кемпферол	0.14	0.14	0.04	0.05	0.31	0.13	0.11	0.13	0.09	69
Компонент 26	Н.о.	0.33	Н.о.	Н.о.	0.42	Н.о.	Н.о.	0.11	0.18	172
Суммарное содержание ФС	24.8	31.5	38.1	43.1	31.7	25.6	14.5	29.9	9.4	31
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	16.8	17.2	19.4	18.8	15.9	13.4	9.1	15.8	3.6	23
кемпферола	1.4	1.5	1.0	1.0	2.6	2.4	0.8	1.5	0.7	45
Стебли										
Компонент 1	0.04	0.07	0.04	0.02	0.07	0.02	0.04	0.04	0.02	47
Компонент 2	0.05	0.79	0.25	0.02	0.03	0.01	0.17	0.19	0.28	149
Компонент 3	0.04	0.00	0.35	0.18	0.11	0.09	0.06	0.12	0.12	97
Гиперозид	0.10	0.04	0.09	0.09	0.11	0.05	0.11	0.08	0.03	34
Изокверцитрин + рутин	0.31	0.06	0.12	0.11	0.08	0.08	0.11	0.13	0.09	68
Эллаговая к-та	0.21	0.89	0.37	0.39	0.17	0.15	0.24	0.34	0.26	74
Гликозид эллаговой к-ты	0.42	0.89	0.13	0.18	0.08	0.09	0.12	0.27	0.30	108
Авикулярин	0.16	0.25	0.15	0.22	0.17	0.28	0.22	0.21	0.05	24
Компонент 10	0.20	0.23	0.96	0.60	0.45	0.18	0.48	0.44	0.28	63
Кверцитрин	0.05	0.03	0.05	0.03	0.03	0.03	0.04	0.04	0.01	27

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Астрагалин	0.04	0.07	0.08	0.04	0.06	0.07	0.06	0.06	0.01	24
Компонент 13	0.00	0.03	0.04	0.03	0.03	0.02	0.05	0.03	0.02	58
Кверцетин	0.02	0.02	0.08	0.08	0.01	0.04	0.03	0.04	0.03	70
Компонент 24	0.06	0.11	0.03	0.04	0.02	0.02	0.03	0.04	0.03	75
Кемпферол	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	Н.о.	0.01	0.01	0.00	65
Суммарное содержание ФС	1.7	3.5	2.7	2.0	1.4	1.1	1.8	2.0	0.8	40
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	1.0	1.5	2.1	1.3	1.1	0.8	1.3	1.3	0.4	32
кемпферола	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	46
31 июля										
Листья										
Компонент 1	0.21	0.00	0.15	1.41	1.69	0.15	0.76	0.63	0.68	109
Компонент 2	1.10	0.71	0.90	0.86	1.33	0.90	0.71	0.93	0.22	24
Компонент 3	0.72	1.40	0.66	1.07	2.20	0.58	0.60	1.03	0.60	58
Гиперозид	0.84	1.27	0.19	0.44	0.35	0.70	0.21	0.57	0.39	68
Изокверцитрин + рутин	2.07	0.76	0.87	1.91	1.82	2.54	0.61	1.51	0.75	50
Эллаговая к-та	3.60	2.25	2.34	4.16	3.55	2.20	1.94	2.86	0.88	31
Гликозид эллаговой к-ты	1.37	3.83	0.61	1.16	1.02	3.54	0.85	1.77	1.33	75
Авикулярин	1.43	1.87	1.71	3.08	1.40	1.68	1.16	1.76	0.63	36
Компонент 10	4.02	4.26	3.86	7.61	4.05	5.33	3.59	4.67	1.41	30
Кверцитрин	3.10	1.89	1.70	8.24	6.03	1.99	5.70	4.09	2.57	63
Астрагалин	8.07	0.72	4.67	1.82	2.80	0.63	2.40	3.01	2.62	87
Компонент 13	1.65	0.14	2.03	0.25	0.48	0.15	Н.о.	0.67	0.82	122
Компонент 14	2.04	Н.о.	Н.о.	0.39	0.13	0.09	0.13	0.40	0.74	186
Компонент 15	0.09	0.44	Н.о.	0.19	0.16	0.29	0.13	0.19	0.14	77
Кверцетин	1.99	0.43	0.52	0.73	0.30	0.40	0.33	0.67	0.60	89
Компонент 22	0.42	Н.о.	Н.о.	0.79	Н.о.	Н.о.	0.21	0.20	0.30	151
Компонент 23	0.49	Н.о.	Н.о.	0.45	Н.о.	Н.о.	0.22	0.17	0.22	134
Компонент 24	0.33	0.18	0.23	0.18	0.44	0.21	0.45	0.29	0.12	41
Кемпферол	0.14	0.03	0.25	0.09	0.07	0.06	0.23	0.12	0.09	69
Суммарное содержание ФС	33.67	20.19	20.70	34.83	27.82	21.43	20.24	25.6	6.5	25

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	21.55	12.89	14.72	26.44	21.66	14.49	15.74	18.2	5.0	28
кемпферола	4.02	0.64	2.26	1.11	1.07	0.67	0.58	1.5	1.3	85
Цветки										
Компонент 1	0.20	1.47	0.12	0.11	1.27	1.68	0.13	0.71	0.72	101
Компонент 2	0.52	1.37	1.34	0.76	0.96	2.12	0.96	1.15	0.52	46
Компонент 3	1.28	1.68	1.55	0.97	1.78	1.33	1.37	1.42	0.27	19
Гиперозид	2.28	2.99	1.28	0.56	1.16	5.04	1.47	2.11	1.52	72
Изокверцитрин + рутин	5.93	3.25	3.97	3.04	3.54	6.69	5.65	4.58	1.47	32
Эллаговая к-та	4.14	2.62	3.90	5.17	7.60	4.51	5.60	4.79	1.56	33
Гликозид эллаговой к-ты	5.94	3.93	4.81	2.65	4.83	6.55	5.23	4.85	1.28	26
Авикулярин	1.31	1.29	1.03	0.37	0.23	2.66	0.96	1.12	0.80	71
Компонент 10	5.00	6.97	3.87	2.84	2.83	8.34	2.44	4.61	2.28	49
Кверцитрин	0.64	0.34	1.60	0.48	0.68	0.56	1.86	0.88	0.60	68
Астрагалин	0.09	0.25	0.31	0.28	0.19	0.16	0.30	0.23	0.08	36
Компонент 13	0.30	0.18	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.46	Н.о.	0.13	0.19	139
Компонент 14	0.09	Н.о.	Н.о.	0.07	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.02	0.04	175
Компонент 18	0.24	0.09	Н.о.	Н.о.	0.26	0.25	Н.о.	0.12	0.12	105
Кверцетин	0.42	0.14	0.16	0.06	0.10	0.18	0.12	0.17	0.12	69
Компонент 20	0.00	1.08	2.31	0.00	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.48	0.90	186
Компонент 21	0.43	Н.о.	0.10	1.34	1.61	0.14	1.19	0.69	0.67	98
Компонент 22	0.00	Н.о.	0.09	Н.о.	Н.о.	0.12	Н.о.	0.03	0.05	173
Компонент 23	1.59	Н.о.	0.00	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.23	0.60	265
Компонент 24	0.51	2.00	0.81	0.56	1.56	3.59	1.36	1.49	1.08	73
Кемпферол	0.04	0.16	0.07	0.04	0.41	0.18	0.11	0.14	0.13	90
Суммарное содержание ФС	31.0	29.8	27.3	19.3	29.0	44.6	28.8	30.0	7.5	25
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	17.3	19.6	15.1	9.4	12.7	28.6	15.2	16.8	6.1	36
кемпферола	0.9	2.2	0.8	0.6	1.6	4.1	1.4	1.6	1.2	72

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Стебли										
Компонент 1	0.02	0.04	0.05	0.02	0.00	0.05	0.03	0.03	0.02	60
Компонент 2	0.02	0.06	0.14	0.02	0.03	0.10	0.02	0.06	0.05	86
Компонент 3	0.02	0.07	0.11	0.02	0.05	0.11	0.06	0.06	0.04	60
Гиперозид	0.08	0.19	0.30	0.06	0.15	0.34	0.11	0.17	0.11	63
Изокверцитрин + рутин	0.16	0.17	0.36	0.17	0.10	0.26	0.25	0.21	0.09	40
Эллаговая к-та	0.25	0.33	0.98	0.18	0.56	0.69	0.94	0.56	0.32	58
Гликозид эллаговой к-ты	0.45	0.95	1.60	0.33	0.38	1.05	1.05	0.83	0.47	56
Авикулярин	0.01	0.15	0.14	0.05	0.03	0.12	0.10	0.09	0.06	64
Компонент 10	0.06	0.35	0.18	0.07	0.07	0.35	0.11	0.17	0.13	77
Кверцитрин	0.18	0.23	0.48	0.22	0.16	0.15	0.27	0.24	0.11	48
Астрагалин	0.10	0.23	0.40	0.05	0.13	0.05	0.18	0.16	0.12	75
Компонент 13	0.01	0.15	Н.о.	0.02	0.02	0.04	0.02	0.04	0.05	128
Компонент 14	0.02	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.00	0.01	265
Кверцетин	0.07	0.10	0.07	0.03	0.04	0.10	0.02	0.06	0.03	55
Компонент 24	0.02	0.15	0.17	0.06	0.07	0.07	0.09	0.09	0.05	59
Кемпферол	0.00	0.04	0.03	0.01	0.01	0.02	0.01	0.02	0.02	82
Суммарное содержание ФС	1.5	3.2	5.0	1.3	1.8	3.5	3.3	2.8	1.3	48
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	0.6	1.5	2.1	0.7	0.7	1.5	1.1	1.2	0.6	47
кемпферола	0.1	0.3	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	61
14 августа										
Листья										
Компонент 1	0.13	0.95	0.25	1.08	0.33	0.31	0.17	0.46	0.39	84
Компонент 2	0.54	1.47	0.30	2.36	1.73	1.92	1.58	1.42	0.74	52
Компонент 3	0.94	0.68	1.65	0.84	2.64	2.00	2.13	1.55	0.75	48
Гиперозид	0.71	2.42	0.24	1.11	1.19	3.29	1.80	1.54	1.05	68
Изокверцитрин + рутин	1.37	1.84	0.40	3.02	2.73	1.36	0.80	1.65	0.96	58
Эллаговая к-та	5.41	4.48	2.01	16.08	7.61	5.27	5.95	6.69	4.47	67
Гликозид эллаговой к-ты	3.26	1.89	1.99	12.08	4.14	20.21	8.21	7.40	6.76	91
Авикулярин	4.89	3.76	5.75	6.60	4.50	4.77	3.92	4.88	1.00	21

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Компонент 10	1.66	4.26	11.83	5.31	3.68	1.55	4.11	4.63	3.46	75
Кверцитрин	1.42	1.16	0.30	0.46	0.53	0.23	0.56	0.66	0.45	68
Астрагалин	0.46	0.14	0.32	0.66	0.27	0.15	0.11	0.30	0.20	67
Компонент 13	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.14	Н.о.	0.09	Н.о.	0.03	0.06	175
Кверцетин	1.12	0.90	1.44	1.03	0.27	0.31	0.91	0.86	0.42	50
Компонент 22	0.00	Н.о.	Н.о.	0.68	0.45	Н.о.	0.33	0.21	0.28	134
Компонент 24	0.14	0.06	0.11	0.47	0.23	0.15	0.50	0.24	0.18	74
Кемпферол	0.05	0.06	0.24	0.25	0.13	0.09	0.42	0.18	0.13	75
Компонент 26	0.16	Н.о.	Н.о.	0.48	0.29	Н.о.	0.20	0.16	0.18	112
Суммарное содержание ФС	22.3	24.1	26.8	52.6	30.7	41.7	31.7	32.8	10.8	33
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	12.1	16.4	21.0	22.4	18.3	15.6	15.2	17.3	3.6	21
кемпферола	0.3	0.4	0.2	0.7	0.2	0.2	0.7	0.4	0.2	60
Репродуктивные органы										
Компонент 1	0.09	0.94	Н.о.	1.26	0.28	-	Н.о.	0.43	0.54	126
Компонент 2	0.15	3.58	Н.о.	1.36	1.46	-	0.00	1.09	1.39	127
Компонент 3	0.16	2.01	Н.о.	2.38	2.36	-	0.18	1.18	1.18	100
Гиперозид	0.27	2.26	1.75	6.22	2.55	-	0.13	2.20	2.21	101
Изокверцитрин + рутин	0.80	7.14	0.00	2.47	2.33	-	0.08	2.14	2.68	125
Эллаговая к-та	0.89	15.43	6.99	14.21	4.07	-	0.03	6.94	6.60	95
Гликозид эллаговой к-ты	2.86	18.09	2.72	8.05	8.44	-	0.03	6.70	6.47	97
Авикулярин	0.58	0.74	1.54	3.01	1.29	-	0.07	1.21	1.03	85
Компонент 10	0.23	0.65	3.67	1.02	0.38	-	0.09	1.00	1.35	134
Кверцитрин	0.07	0.28	0.67	0.09	1.01	-	0.07	0.37	0.39	107
Астрагалин	0.23	0.55	0.20	0.58	1.68	-	0.03	0.55	0.60	109
Компонент 13	0.11	0.21	0.05	0.22	Н.о.	-	Н.о.	0.10	0.10	101
Компонент 14	0.07	0.00	Н.о.	0.29	0.17	-	Н.о.	0.09	0.12	134
Компонент 15	Н.о.	0.31	Н.о.	0.44	0.34	-	Н.о.	0.18	0.20	112
Компонент 18	0.06	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.00	-	Н.о.	0.01	0.03	245
Кверцетин	0.42	0.25	0.12	0.18	0.19	-	0.05	0.20	0.13	63

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Компонент 20	Н.о.	0.41	Н.о.	1.58	Н.о.	-	Н.о.	0.33	0.63	191
Компонент 21	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.44	0.24	-	Н.о.	0.11	0.19	164
Компонент 22	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	1.44	-	Н.о.	0.24	0.59	245
Компонент 23	Н.о.	Н.о.	Н.о.	2.68	Н.о.	-	Н.о.	0.45	1.09	245
Компонент 24	Н.о.	Н.о.	0.65	Н.о.	1.78	-	Н.о.	0.41	0.72	179
Кемпферол	0.54	1.14	0.12	0.26	0.23	-	0.01	0.38	0.41	108
Компонент 26	0.51	0.53	Н.о.	0.06	Н.о.	-	Н.о.	0.18	0.26	144
Суммарное содержание ФС	8.1	54.5	18.5	46.8	30.3	-	0.8	26.5	21.4	81
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	2.9	18.2	7.8	18.4	13.4	-	0.6	10.2	7.6	75
кемпферола	0.4	0.2	0.7	0.2	1.8	-	0.10	0.6	0.6	110
Стебли										
Компонент 1	0.03	0.05	0.01	Н.о.	0.08	0.06	0.03	0.04	0.03	78
Компонент 2	0.07	0.05	0.01	0.03	0.08	0.06	0.04	0.05	0.03	53
Компонент 3	0.06	0.07	0.08	0.03	0.06	0.07	0.07	0.06	0.02	27
Гиперозид	0.06	0.10	0.04	0.11	0.29	0.21	0.18	0.14	0.09	62
Изокверцитрин + рутин	0.15	0.23	0.05	0.12	0.45	0.42	0.19	0.23	0.15	67
Эллаговая к-та	0.23	0.47	0.10	0.09	0.98	0.18	0.14	0.31	0.32	102
Гликозид эллаговой к-ты	0.53	0.27	0.07	0.04	1.34	0.29	0.38	0.42	0.44	106
Авикулярин	0.10	0.10	0.13	0.03	0.70	0.07	0.10	0.18	0.23	131
Компонент 10	0.07	0.20	0.55	0.02	0.22	0.16	0.25	0.21	0.17	82
Кверцитрин	0.11	0.04	0.01	0.03	0.05	0.16	0.03	0.06	0.05	87
Астрагалин	0.09	0.04	0.06	0.04	0.05	0.04	0.04	0.05	0.02	38
Компонент 13	0.02	Н.о.	0.01	Н.о.	Н.о.	0.02	Н.о.	0.01	0.01	132
Компонент 14	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.12	Н.о.	0.02	0.04	265
Кверцетин	0.19	0.07	0.03	0.03	0.18	0.10	0.03	0.09	0.07	76
Компонент 24	0.07	0.01	Н.о.	0.04	0.13	0.08	0.05	0.06	0.04	78
Кемпферол	0.02	Н.о.	0.01	0.01	0.04	0.03	0.02	0.02	0.01	66
Компонент 25	0.06	0.01	0.00	0.03	Н.о.	Н.о.	0.04	0.02	0.02	111
Суммарное содержание ФС	1.9	1.7	1.2	0.7	4.6	2.1	1.6	2.0	1.3	65

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	1.0	0.8	0.9	0.4	1.9	1.2	0.9	1.0	0.5	46
кемпферола	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	70
4 сентября										
Листья										
Компонент 1	0.73	0.33	0.23	0.35	0.37	0.33	0.51	0.41	0.17	41
Компонент 2	2.30	1.92	0.73	0.99	0.88	0.94	0.99	1.25	0.60	48
Компонент 3	1.43	6.30	1.85	1.52	2.73	3.65	3.01	2.93	1.70	58
Гиперозид	0.49	1.03	0.21	0.17	0.43	0.50	1.01	0.55	0.35	64
Изокверцитрин + рутин	0.72	1.07	0.26	0.35	0.59	0.47	0.39	0.55	0.28	50
Эллаговая к-та	3.36	2.96	2.50	1.84	3.13	2.31	3.47	2.80	0.60	21
Гликозид эллаговой к-ты	1.22	2.96	0.40	5.46	4.07	0.90	3.82	2.69	1.89	70
Авикулярин	2.35	3.65	10.71	12.33	12.19	2.42	4.90	6.93	4.61	66
Компонент 10	6.05	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	8.73	1.82	2.37	3.58	151
Кверцитрин	2.62	0.09	0.90	0.51	0.69	Н.о.	0.55	0.77	0.88	115
Астрагалин	Н.о.	0.26	0.31	0.13	1.36	Н.о.	0.21	0.32	0.47	146
Компонент 13	Н.о.	0.12	0.10	0.34	0.26	Н.о.	0.25	0.15	0.13	87
Компонент 15	Н.о.	0.66	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.22	0.13	0.25	198
Компонент 16	Н.о.	0.13	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.27	Н.о.	0.06	0.10	185
Компонент 17	Н.о.	0.16	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.17	Н.о.	0.05	0.08	171
Кверцетин	3.25	4.24	1.17	2.06	1.09	1.60	1.06	2.07	1.23	60
Компонент 24	0.44	0.78	0.52	0.54	0.85	0.38	0.31	0.54	0.20	37
Кемпферол	0.48	0.12	0.21	0.30	0.52	0.27	0.21	0.30	0.15	48
Компонент 26	0.00	0.00	0.27	Н.о.	0.89	Н.о.	Н.о.	0.17	0.34	202
Суммарное содержание ФС	25.4	26.8	20.4	26.9	30.0	22.9	22.7	25.0	3.2	13
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	16.7	14.6	15.2	16.3	19.2	17.0	13.4	16.1	1.9	12
кемпферола	0.4	0.9	0.6	0.9	1.1	0.4	0.6	0.7	0.3	39
Плоды										
Компонент 1	0.13	0.07	0.13	0.05		-	0.11	0.10	0.04	37

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Компонент 2	0.12	0.09	0.16	0.06		-	0.04	0.09	0.05	52
Компонент 3	0.86	1.37	0.77	1.32		-	0.63	0.99	0.33	34
Гиперозид	0.02	0.08	0.32	0.06		-	0.10	0.11	0.12	105
Изокверцитрин + рутин	0.03	0.04	0.21	0.05		-	0.08	0.08	0.08	92
Эллаговая к-та	0.10	0.25	0.75	Н.о.		-	0.09	0.24	0.30	125
Гликозид эллаговой к-ты	0.25	0.08	0.27	Н.о.		-	Н.о.	0.12	0.13	109
Авикулярин	0.07	0.12	0.32	0.10		-	0.51	0.22	0.18	82
Компонент 10	0.05	0.38	1.40	1.04		-	0.26	0.63	0.57	91
Кверцитрин	Н.о.	0.09	0.09	0.07		-	0.03	0.06	0.04	71
Астрагалин	Н.о.	0.07	Н.о.	0.06		-	0.05	0.04	0.03	93
Компонент 13	Н.о.	0.07	Н.о.	Н.о.		-	Н.о.	0.01	0.03	224
Компонент 15	Н.о.	0.09	Н.о.	Н.о.		-	Н.о.	0.02	0.04	224
Компонент 18	Н.о.	0.07	Н.о.	Н.о.		-	Н.о.	0.01	0.03	224
Кверцетин	0.42	0.70	0.41	0.42		-	0.70	0.53	0.15	29
Компонент 21	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.23		-	Н.о.	0.05	0.10	224
Компонент 24	0.05	0.63	1.04	0.85		-	0.28	0.57	0.40	71
Кемпферол	1.42	0.75	0.37	0.89		-	1.06	0.90	0.39	43
Компонент 26	Н.о.	0.07	Н.о.	Н.о.		-	Н.о.	0.01	0.03	224
Суммарное содержание ФС	3.5	5.0	6.2	5.2		-	3.9	4.8	1.1	23
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	1.3	2.3	3.4	2.8		-	1.8	2.3	0.8	36
кемпферола	0.1	0.7	1.0	0.9		-	0.3	0.6	0.4	68
Стебли										
Компонент 1	0.05	0.04	0.04	0.02	0.03	0.02	0.03	0.03	0.01	39
Компонент 2	0.03	0.04	0.17	0.04	0.04	0.02	0.03	0.05	0.05	100
Компонент 3	0.09	0.37	0.45	0.70	0.15	0.12	0.30	0.31	0.22	70
Гиперозид	0.03	0.02	0.10	0.02	0.02	0.02	0.05	0.04	0.03	80
Изокверцитрин + рутин	0.03	0.04	0.06	0.02	0.02	0.03	0.08	0.04	0.02	55
Эллаговая к-та	0.12	0.10	0.38	0.12	0.08	0.03	0.11	0.13	0.11	85
Гликозид эллаговой к-ты	0.11	0.10	0.22	0.27	0.12	0.02	0.07	0.13	0.08	65
Авикулярин	0.06	0.08	0.47	0.20	0.06	0.07	0.09	0.15	0.15	103

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Компонент 10	0.36	0.12	0.49	0.57	0.22	0.14	0.23	0.30	0.17	57
Кверцитрин	0.05	0.03	0.05	0.08	0.02	0.09	0.07	0.05	0.03	47
Астрагалин	0.03	0.09	0.07	0.07	0.10	0.00	0.02	0.05	0.04	72
Компонент 13	0.02	0.00	0.07	0.00	0.03	0.00	0.01	0.02	0.02	142
Кверцетин	0.08	0.24	0.27	0.21	0.05	0.05	0.01	0.13	0.11	81
Компонент 23	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.03	Н.о.	0.03	0.01	0.01	172
Компонент 24	0.04	0.21	0.04	0.04	0.03	Н.о.	0.03	0.05	0.07	124
Кемпферол	0.06	0.03	0.07	0.08	0.04	0.02	0.05	0.05	0.02	43
Компонент 26	Н.о.	Н.о.	0.05	Н.о.	0.04	Н.о.	0.04	0.02	0.02	127
Суммарное содержание ФС	1.2	1.5	3.0	2.4	1.1	0.6	1.2	1.6	0.8	53
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	0.7	0.8	1.9	1.7	0.6	0.5	0.9	1.0	0.5	53
кемпферола	0.1	0.2	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	94
2 октября										
Листья										
Компонент 1	1.80	2.55	0.90	0.50	1.59	1.28	1.98	1.51	0.69	46
Компонент 2	2.26	0.78	0.42	1.01	1.10	1.05	0.87	1.07	0.57	53
Компонент 3	1.27	2.51	0.79	1.04	2.10	2.07	3.52	1.90	0.95	50
Гиперозид	1.23	0.48	0.24	0.13	0.70	0.32	1.03	0.59	0.42	71
Изокверцитрин + рутин	1.57	0.77	0.39	0.14	0.68	0.42	0.96	0.70	0.47	67
Эллаговая к-та	3.75	4.69	1.93	1.62	8.14	3.25	4.61	4.00	2.18	55
Гликозид эллаговой к-ты	2.92	1.42	0.50	2.97	2.59	2.76	2.51	2.24	0.93	41
Авикулярин	7.15	6.87	2.24	4.34	4.14	3.34	11.29	5.63	3.07	55
Компонент 10	2.59	3.69	8.19	6.66	9.66	1.52	4.61	5.27	3.00	57
Кверцитрин	0.29	0.49	2.07	0.15	0.43	0.27	0.27	0.56	0.67	119
Астрагалин	0.45	0.22	Н.о.	0.18	0.09	0.36	0.23	0.22	0.15	69
Компонент 13	0.13	0.56	0.13	0.13	0.20	0.79	Н.о.	0.28	0.28	103
Компонент 15	0.31	0.10	0.14	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.21	0.11	0.12	111
Компонент 16	0.10	0.15	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.27	0.07	0.10	141
Кверцетин	1.76	0.51	0.87	1.23	1.55	2.01	1.46	1.34	0.52	39
Компонент 21	0.43	0.24	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.20	0.12	0.17	137

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Компонент 22	0.53	0.31	0.24	Н.о.	0.22	Н.о.	0.11	0.20	0.19	93
Компонент 23	Н.о.	Н.о.	0.23	1.09	0.30	Н.о.	0.00	0.23	0.40	172
Компонент 24	0.79	0.62	0.57	1.36	0.51	0.24	0.24	0.62	0.38	62
Кемпферол	0.36	0.04	0.08	0.41	0.22	0.09	0.24	0.21	0.14	69
Компонент 26	Н.о.	Н.о.	0.02	0.88	0.65	Н.о.	0.20	0.25	0.36	146
Суммарное содержание ФС	29.7	27.0	19.9	23.8	34.9	19.8	34.8	27.1	6.4	23
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	18.6	18.4	15.2	14.1	20.5	10.6	24.8	17.5	4.6	26
кемпферола	0.9	1.2	0.7	1.5	0.7	1.0	0.2	0.9	0.4	44
Плоды										
Компонент 1	0.14	0.25	0.06	0.02	-	0.10	3.20	0.63	1.26	201
Компонент 2	1.86	0.26	0.33	0.35	-	0.24	0.56	0.60	0.63	105
Компонент 3	0.00	0.09	0.37	0.35	-	0.24	0.00	0.17	0.17	96
Гиперозид	0.09	0.00	0.05	0.01	-	0.13	0.03	0.05	0.05	94
Изокверцитрин + рутин	0.14	0.00	0.07	0.01	-	0.09	0.09	0.07	0.05	77
Эллаговая к-та	0.27	3.24	0.32	0.08	-	0.15	0.36	0.74	1.23	167
Гликозид эллаговой к-ты	Н.о.	1.13	Н.о.	Н.о.	-	0.00	Н.о.	0.19	0.46	245
Авикулярин	0.41	0.15	0.10	0.07	-	0.32	0.45	0.25	0.16	65
Компонент 10	0.20	0.06	1.07	0.25	-	0.35	0.84	0.46	0.40	87
Кверцитрин	0.16	0.08	0.10	0.07	-	0.10	0.10	0.10	0.03	32
Астрагалин	0.06	0.06	0.03	0.07	-	0.06	0.07	0.06	0.02	26
Компонент 13	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	-	0.09	0.02	0.02	0.04	203
Компонент 15	0.22	0.29	0.06	0.03	-	Н.о.	Н.о.	0.10	0.12	125
Кверцетин	0.12	0.16	0.21	0.10	-	0.12	0.12	0.14	0.04	30
Компонент 20	0.14	0.00	0.00	0.09	-	0.00	0.00	0.04	0.06	161
Компонент 21	0.09	0.06	Н.о.	Н.о.	-	Н.о.	Н.о.	0.03	0.04	160
Компонент 22	0.00	0.14	0.00	Н.о.	-	Н.о.	Н.о.	0.02	0.06	245
Компонент 24	1.89	2.36	0.56	0.63	-	0.77	1.27	1.25	0.74	59
Кемпферол	0.29	0.51	0.13	0.41	-	0.28	0.36	0.33	0.13	39
Компонент 26	0.50	Н.о.	0.34	1.30	-	0.12	0.05	0.38	0.49	126
Суммарное содержание ФС	6.6	8.8	3.8	3.8	-	3.2	7.5	5.6	2.3	42

Продолжение приложения 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	3.1	0.9	2.2	1.2		1.6	5.3	2.4	1.6	68
кемпферола	1.9	2.4	0.6	0.6		0.9	1.3	1.3	0.7	58
Стебли										
Компонент 1	0.09	0.18	0.00	0.04	0.04	0.03	0.03	0.06	0.06	102
Компонент 2	0.07	0.13	0.00	0.19	0.06	0.02	0.13	0.09	0.07	80
Компонент 3	0.10	0.64	0.00	0.17	0.23	0.01	0.00	0.17	0.23	138
Гиперозид	0.02	0.12	0.03	0.02	0.05	0.04	0.03	0.04	0.04	82
Изокверцитрин + рутин	0.05	0.11	0.05	0.02	0.05	0.04	0.04	0.05	0.03	53
Эллаговая к-та	0.23	0.71	0.23	0.09	0.20	0.15	0.23	0.26	0.21	78
Гликозид эллаговой к-ты	0.11	0.28	0.09	0.15	0.37	0.21	0.11	0.19	0.10	55
Авикулярин	0.12	0.52	0.10	0.09	0.14	0.13	0.18	0.18	0.15	83
Компонент 10	0.08	0.12	0.56	0.35	0.35	0.22	0.19	0.27	0.16	62
Кверцитрин	0.02	0.04	0.04	0.02	0.02	0.01	0.03	0.03	0.01	44
Астрагалин	0.03	0.07	Н.о.	0.07	0.05	0.06	0.06	0.05	0.02	51
Компонент 13	Н.о.	0.03	Н.о.	0.03	Н.о.	0.01	0.04	0.02	0.02	109
Компонент 14	Н.о.	0.03	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	Н.о.	0.00	0.01	265
Кверцетин	0.10	0.08	0.12	0.16	0.07	0.04	0.05	0.09	0.04	47
Компонент 24	0.14	0.24	Н.о.	0.10	0.09	0.05	0.11	0.11	0.07	70
Кемпферол	0.10	0.04	0.04	0.06	0.01	0.02	0.04	0.04	0.03	64
Компонент 26	0.08	Н.о.	Н.о.	0.16	0.05	0.03	Н.о.	0.05	0.06	127
Суммарное содержание ФС	1.3	3.4	1.2	1.7	1.8	1.1	1.3	1.7	0.8	46
<i>В том числе:</i>										
Гликозиды										
кверцетина	0.8	1.9	0.8	1.0	1.0	0.6	0.7	1.0	0.5	48
кемпферола	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	62

Некоторыми климатическими показателями в течение вегетационного периода 2005 г.
по данным сайта Погода_в_мире (расписание погоды): <http://rp5.ru/>

Дата отбора образцов	Температура воздуха ($T_{\text{ср.}}$, °C)	Относительная влажность ($U_{\text{ср.}}$, %)	Сумма осадков ($R_{\text{ср.}}$, мм)	Инсоляция ясного неба на горизонтальной поверхности ($S'_{\text{ср.}}$, кВт/м ² /день)
Среднесуточные показатели				
24 апреля	7.5	65	—*	10.3
15 мая	9.5	59	—	12.0
29 мая	14.7	53	—	12.8
14 июня	20.2	72	—	12.1
29 июня	20.1	61	—	12.3
17 июля	19.01	69	—	11.5
31 июля	21.9	78	—	11.0
14 августа	12.0	74	—	10.6
04 сентября	17.7	65	—	9.0
02 октября	6.6	90	—	8.0
Среднедекадные показатели				
Апрель, III (21-30 апр.)	8.9	60	1	11.5
Май, II (11-20 май)	14.3	43	1	11.2
Май, III (21-31 мая)	12.6	57	25	12.3
Июнь, II (11-20 июн.)	19.5	63	18	11.5
Июнь, III (21-30 июн.)	19.9	69	35	11.8
Июль, II (11-20 июл.)	17.9	72	36	11.3
Июль, III (21-31 июл.)	19.9	84	45	10.8
Август, II (11-20 авг.)	16.7	69	0.1	10.2
Сентябрь, I (1-10 сент.)	15.2	73	7	9.1
Октябрь, I (1-10 окт.)	6.1	78	6.6	8.0

Примечание: * - прочерк означает, что осадков не было

Содержание фенольных соединений в течение суток в надземных органах *Pentaphylloides fruticosa*,
выращиваемой на интродукционном участке ЦСБС (мг/г от абс. сух.массы)

Компонент	Время выхода комп-та, мин.	Время суток, час.									X_i	δ	C_V
		0.00	3.00	6.00	9.00	12.00	15.00	18.00	21.00	24.00			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
листья													
1	11,1	0.55	0.42	0.61	0.43	0.45	0.46	0.48	0.6	0.59	0.51	0.08	15
2+3	12,7	1.29	1.84	0.77	0.94	1.31	1.35	1.18	1.91	0.86	1.27	0.40	31
Гиперозид	17,7	0.66	0.81	0.58	0.42	0.38	0.81	0.46	0.8	0.58	0.61	0.17	28
Изокверцитрин	18,6	2.35	2.6	1.19	1.75	2.26	1.74	2.46	2.86	1.95	2.13	0.52	24
+ рутин													
Эллаговая	20,7	2.46	1.65	1.13	1.45	1.95	1.98	1.65	2.57	1.66	1.83	0.46	25
кислота													
Гликозид	22,2	2.85	2.35	1.15	1.22	2.28	2.84	2.37	3.07	2.62	2.31	0.69	30
эллаговой к-ты													
Авикулярин	26,7	7.55	8.15	7.73	8.99	6.83	7.76	7.77	7.2	7.53	7.72	0.61	8
10	27,5	3.91	4.13	3.18	2.76	2.15	3.53	3.38	4.33	3.47	3.43	0.68	20
Кверцитрин	29,1	1.4	2.87	2.02	2.54	0.2	1.51	2.24	2.61	0.88	1.81	0.88	49
Астрагалин	30,9	0.45	0.39	н.о.	0.17	0.26	0.17	0.26	0.26	0.2	0.24	0.13	54
13	33,0	0.34	0.29	0.31	0.12	0.25	0.15	0.25	0.17	0.2	0.23	0.08	33
Кверцетин	41,4	1.96	1.00	3.07	1.72	1.00	1.75	1.17	1.42	1.98	1.67	0.65	39
15	44,5	0.28	н.о.	н.о.	0.25	0.24	0.24	0.18	0.15	0.12	0.16	0.11	65
16	46,6	0.44	0.28	0.4	0.48	0.4	0.27	0.31	0.45	0.30	0.37	0.08	22
17	48,1	1.12	0.75	0.56	1.52	0.99	0.7	0.7	0.75	0.65	0.86	0.30	35
Кемпферол	48,6	0.26	0.15	0.43	0.26	0.15	0.23	0.17	0.21	0.21	0.23	0.09	37

Примечание: X_i – среднее значение; δ – стандартное отклонение; C_V – коэффициент вариации;
н.о. – содержание компонента находится ниже предела обнаружения (0.01 мг/г).

Продолжение приложения 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Суммарное содержание ФС В том числе: гликозиды		27.9	27.7	23.1	25.0	21.1	25.5	25.0	29.4	23.8	25.4	2.6	10
кверцетина		17.7	20.8	16.1	17.8	13.6	17.2	18.0	20.3	15.7	17.5	2.2	13
кемпферола		0.8	0.7	0.3	0.3	0.5	0.3	0.5	0.4	0.4	0.5	0.2	37
цветки													
1	11,1	1.74	1.09	2.02	1.85	1.96	1.55	1.87	1.97	1.53	1.73	0.30	17
2+3	12,6	2.01	2.38	2.12	2.7	3.18	2.67	2.28	2.8	2	2.46	0.40	16
Гиперозид	17,7	3.66	5.58	2.74	4.86	4.73	3.9	4.32	4.54	3.37	4.19	0.86	21
Изокверцитрин + рутин	18,6	6.38	5.86	5.96	7.02	7.94	5.86	6.7	6.73	6.48	6.55	0.67	10
Эллаговая кислота	20,7	4.28	2.85	3.41	3.05	5.33	2.89	3.97	3.9	3.17	3.65	0.81	22
Гликозид эллаговой к-ты	22,2	5.24	4.91	5.29	7.7	7.08	4.27	5.65	6.97	3.72	5.65	1.34	24
Авикулярин	26,7	3.31	2.14	2.67	2.01	2.28	2.63	2.17	2.55	1.72	2.39	0.46	19
10	27,5	2.22	2.2	2.25	1.89	2.57	2.74	2.66	2.02	1.99	2.28	0.31	13
Кверцитрин	29,1	0.43	0.28	0.3	0.37	0.26	0.27	0.25	0.24	0.26	0.30	0.06	21
Астрагалин	30,9	0.42	0.34	0.46	0.49	0.3	0.62	0.16	0.33	0.3	0.38	0.13	35
13	33,0	0.5	0.12	0.31	0.18	0.2	0.24	0.16	0.26	0.15	0.24	0.12	49
19	37,5	1.35	1.25	1.48	1.35	1.62	1.24	1.58	1.55	1.5	1.44	0.14	10
Кверцетин	41,4	0.5	0.72	0.16	0.63	0.44	0.46	0.42	0.46	0.53	0.48	0.15	32
20	43,2	1.03	1.14	1.31	1.13	1.69	0.9	1.2	1.37	0.98	1.19	0.24	20
16	46,6	0.44	0.35	0.68	0.64	0.47	0.46	0.52	0.45	0.30	0.48	0.12	26
17	48,1	2.22	1.82	1.69	2.33	1.94	1.95	1.51	1.33	1.19	1.78	0.38	22
Кемпферол	48,6	0.2	0.17	0.19	0.21	0.15	0.18	0.16	0.16	0.29	0.19	0.04	22
Суммарное содержание ФС		35.9	33.2	33.0	38.4	42.1	32.8	35.6	37.6	29.5	35.4	3.7	11

Продолжение приложения 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
В том числе: гликозиды													
кверцетина		19.6	19.5	18.8	20.7	22.9	20.1	20.3	20.9	17.4	20.0	1.5	8
кемпферола		2.0	2.3	2.6	2.3	2.3	2.4	1.9	1.2	0.8	2.0	0.6	30
стебли													
1	11,1	0.16	0.19	0.21	0.12	0.15	0.11	0.26	0.14	0.08	0.16	0.06	35
2	12,6	0.1	0.17	0.14	0.06	0.09	0.08	0.21	0.05	0.22	0.12	0.06	51
3	12,7								0.04	0.12	0.02	0.04	
Гиперозид	17,7	0.15	0.29	0.3	0.16	0.18	0.23	0.28	0.14	0.24	0.22	0.06	29
Изокверцитрин + рутин	18,6	0.53	0.7	0.21	0.17	0.28	0.25	0.47	0.33	0.42	0.37	0.17	46
Эллаговая кислота	20,7	0.6	0.05	0.06	0.05	н.о.	0.04	0.1	0.04	0.04	0.11	0.19	171
Гликозид эллаговой к-ты	22,2	0.03	1.02	0.91	0.65	0.9	0.68	0.69	0.59	0.94	0.71	0.30	42
Авикулярин	26,7	0.84	0.58	0.34	0.52	0.43	0.38	0.46	0.42	0.38	0.48	0.15	32
10	27,5	0.04	0.95	0.53	0.74	0.95	1.08	0.8	0.68	1.15	0.77	0.34	44
Кверцитрин	29,1	0.06	0.11	0.07	0.12	0.11	0.1	0.09	0.12	0.14	0.10	0.03	25
Астрагалин	30,9	0.04	0.06	0.04	0.06	0.05	0.06	0.03	0.05	0.09	0.05	0.02	32
13	33,0	0.54	0.05	0.04	0.09	0.04	0.05	0.22	0.05	0.05	0.13	0.17	132
Кверцетин	41,4	0.02	0.33	0.46	0.43	0.53	0.39	0.33	0.34	0.49	0.37	0.15	41
Кемпферол	48,6	0.03	0.03	0.06	0.06	0.07	0.06	0.06	0.04	0.06	0.05	0.01	28
Суммарное содержание ФС		3.1	4.5	3.4	3.3	3.8	3.5	4.0	3.0	4.4	3.7	0.6	15
В том числе: гликозиды													
кверцетина		2.6	3.0	1.8	1.9	2.2	2.2	2.6	1.9	2.8	2.3	0.4	18
кемпферола		0.6	0.3	0.2	0.2	0.3	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.1	52

Содержание элементов у *Pentaphylloides fruticosa* различного эколого-географического происхождения, выращиваемых в культуре в г. Новосибирске в течение вегетационного сезона 2001 г. (К и Са даны в мг/г, остальные элементы – в мг/кг от воздушно-сухой массы)

Элемент	Выборка ¹	Вегетация		Бутонизация			Цветение			Плодоношение		
		листья	стебли	листья	стебли	бутоны	листья	стебли	цветки	листья	стебли	плоды
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
К	1	11 ±0.5 ²	4 ± 0.1	13±0.5	18±0.7	10±0.4	9±0.4	8±0.3	8±0.3	18±0.7	10±0.4	26±1
	2	9 ±0.4	4±0.2	12±0.5	14±0.5	10±0.4	9±0.3	7±0.3	9±0.4	20±0.8	12±0.5	19±1
	3	10 ±0.4	4±0.2	15±0.6	17±0.7	9±0.3	8±0.3	9±0.4	9±0.3	24±11	8±0.3	19±1
	4	11 ±0.4	4±0.2	14±0.6	10±0.4	11±0.4	10±0.4	6±0.3	9±0.4	26±11	8±0.3	22±1
	5	12±0.5	4±0.2	14±0.6	10±0.4	11±0.4	11±0.4	7±0.3	10±0.4	23±1	12±0.5	17±0.7
	6	10 ±0.4	5±0.2	15±0.6	12±0.5	11±0.4	13±0.5	7±0.3	7±0.3	23±1	14±0.6	20±1
	7	12 ±0.5	4.5±0.2	10±0.4	12±0.5	10±0.4	10 ±0.4	8±0.3	9±0.4	22±1	9±0.4	9±0.3
Са	1	13 ±0.5	9±0.4	16±0.6	7±0.3	11±0.5	20±0.8	10±0.4	9±0.4	21±0.8	14±0.5	23±1
	2	9 ±0.4	11±0.5	17±0.7	8±0.3	11±0.4	16±0.7	10±0.4	9±0.4	37±1.5	20±1	25±1
	3	9 ±0.3	9±0.4	12±0.5	11±0.4	12±0.5	20±0.8	8±0.3	8±0.3	37±1.5	17±0.7	21±1
	4	10 ±0.4	11±0.5	18±0.7	8±0.3	11±0.4	17±0.7	7±0.3	7±0.3	38±1.5	19±1	25±1
	5	10 ±0.4	10±0.4	13±0.5	8±0.3	12±0.5	17±0.7	10±0.4	7±0.3	33±1.3	19±1	15±0.6
	6	10±0.4	9±0.4	14±0.5	8±0.3	14±0.5	11±0.4	8±0.3	8±0.3	39±1.6	16±0.6	29±1
	7	15 ±0.6	9±0.4	16±0.6	8±0.3	13±0.5	18±0.7	8±0.3	7±0.3	44±1.8	16±0.6	17±0.7
Mn	1	264±8	80±2	255±8	77±2	244±7	371±11	77±2	124±4	248±7	131±4	274±8
	2	365±11	183±5	415±12	141±4	342±10	463±14	139±4	193±6	618±18	223±7	393±12
	3	324±10	124±4	262±8	139±4	260±8	315±9	101±3	132±4	452±14	136±4	232±7

¹ Выборки: 1 – заболоченно-луговая (семинская), 2 – лугово-степная (усть-канская), 3 – луговая (теректинская), 4 – остепненно-луговая, 5 – субальпийская луговая, 6 – лугово-степная (курайская), 7 – лесная (иркутская); ² Среднее значение ± стандартное отклонение.

Продолжение приложения 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Mn	4	230±7	150±4	346±10	135±4	269±8	284±8	100±3	192±6	420±13	159±5	358±11
	5	216±6	106±3	284±8	119±4	315±9	375±11	133±4	157±5	502±15	184±5	192±6
	6	273±8	124±4	281±8	82±2	307±9	204±6	109±3	96±3	345±10	177±5	305±9
	7	311±9	84±2	214±6	98±3	184±5	114±3	99±3	155±5	427±13	186±6	193±6
Fe	1	165±8	155±8	131±7	102±5	87±4.3	227±11	63±3	86±4	104±5	192±10	141±7
	2	174±9	234±12	187±9	72±4	66±3	126±6	79±4	106±5	317±16	118±6	181±9
	3	172±9	174±9	194±10	106±5	67±3.3	186±9	67±3	98±5	264±13	119±6	116±6
	4	176±9	319±16	134±7	69±3	97±5	163±8	90±4	98±5	337±17	101±5	274±14
	5	101±5	165±8	133±7	66±3	77±4	154±8	141±7	63±3	259±13	103±5	109±5
	6	180±9	231±11	230±11	72±4	106±5	192±10	78±4	63±3	263±13	204±10	160±8
	7	156±8	180±9	115±6	99±5	70±3	194±10	124±6	73±4	216±11	232±12	257±13
Ni	1	7.2±3.0	1.4±0.6	7.4±3.1	3.2±1.3	10.9±4.6	7.5±3.2	2.2±0.9	5.1±2.1	5.1±2.1	2.2±0.9	8.1±3.4
	2	18.9±7.9	8.3±3.5	8.7±3.6	5.5±2.3	9.7±4.1	11.0±4.6	5.1±2.1	10.4±4.4	8.0±3.4	5.0±2.1	10.3±4.3
	3	15.6±6.6	4.8±2.0	12.9±5.4	5.6±2.3	9.0±3.8	6.6±2.8	3.0±1.3	9.4±3.9	7.8±3.3	4.8±2.0	9.9±4.1
	4	7.3±3.1	3.9±1.6	8.7±3.7	4.0±1.7	12.2±5.1	7.5±3.1	2.0±0.8	6.1±2.6	6.0±2.5	1.8±0.8	5.2±2.2
	5	9.2±3.8	3.4±1.4	7.0±2.9	4.6±1.9	10.0±4.2	8.2±3.4	4.1±1.7	4.9±2.0	5.0±2.1	3.1±1.3	5.3±2.2
	6	13.8±5.8	4.1±1.7	13.3±5.6	2.5±1.1	17.7±7.4	14.6±6.1	2.4±1.0	2.4±1.0	8.3±3.5	5.3±2.2	9.2±3.9
	7	6.7±2.8	2.6±1.1	6.3±2.6	2.8±1.2	10.5±4.4	6.7±2.8	2.4±1.0	7.9±3.3	6.4±2.7	4.5±1.9	4.3±1.8
Cu	1	10.8±0.6	8.8±0.5	12.4±0.7	12.9±0.8	22.6±1.4	7.7±0.5	6.6±0.4	12.5±0.8	5.9±0.4	7.5±0.5	11.4±0.7
	2	17.3±1.0	10.3±0.6	8.9±0.5	10.4±0.6	12.8±0.8	10.4±0.6	9.0±0.5	11.7±0.7	8.1±0.5	8.3±0.5	10.2±0.6
	3	13.5±0.8	9.2±0.6	9.4±0.6	9.9±0.6	9.8±0.6	8.2±0.5	8.9±0.5	11.9±0.7	8.1±0.5	7.3±0.4	8.7±0.5
	4	11.0±0.7	11.2±0.7	7.4±0.4	10.5±0.6	17.4±1.0	6.6±0.4	5.9±0.4	6.3±0.4	8.8±0.5	7.9±0.5	11.6±0.7

Продолжение приложения 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Cu	5	10.4±0.6	9.2±0.6	7.9±0.5	10.3±0.6	17.1±1.0	9.3±0.6	11.3±0.7	7.9±0.5	8.4±0.5	7.3±0.4	8.0±0.5
	6	12.0±0.7	10.5±0.6	14.5±0.9	9.1±0.5	24.2±1.5	12.1±0.7	7.4±0.4	6.0±0.4	8.9±0.5	14.9±0.9	13.5±0.8
	7	12.0±0.7	10.9±0.7	9.6±0.6	10.0±0.6	17.4±1.0	8.7±0.5	9.2±0.6	16.4±1.0	6.7±0.4	9.1±0.5	9.9±0.6
Zn	1	46±2	42±2	38±1	43±2	54±2	25±1	23±1	25±1	16±1	39±2	28±1
	2	69±3	54±2	21±1	43±2	31±1	22±1	37±1	26±1	24±1	44±2	31±1
	3	41±2	45±2	22±1	36±1	34±1	23±1	43±2	28±1	25±1	44±2	27±1
	4	51±2	76±3	33±1	41±2	50±2	21±1	30±1	25±1	32±1	39±2	31±1
	5	37±1	61±2	27±1	41±2	47±2	23±1	36±1	23±1	25±1	35±1	21±1
	6	44±2	74±3	31±1.2	23±1	56±2	31±1	33±1	27±1	23±1	52±2	30±1
	7	37±1	40±2	22±1	36±1	37±1	19±1	35±1	31±1	30±1	34±1	40±2
Br	1	14.2±0.7	10.7±0.5	10.3±0.5	31.9±1.6	6.3±0.3	25.1±1.3	29.6±1.5	5.2±0.3	5.1±0.3	10.5±0.5	16.0±0.8
	2	4.5±0.2	5.7±0.3	4.7±0.2	11.9±0.6	2.2±0.1	6.7±0.3	23.4±1.2	6.7±0.3	17.5±0.9	17.0±0.9	9.9±0.5
	3	2.1±0.1	2.9±0.1	4.5±0.2	14.0±0.7	2.2±0.1	11.2±0.6	23.4±1.2	6.4±0.3	24.8±1.2	5.9±0.3	15.3±0.8
	4	2.8±0.1	4.7±0.2	3.1±0.2	7.5±0.4	2.3±0.1	5.2±0.3	4.9±0.2	3.2±0.2	38.1±1.9	4.1±0.2	31.5±1.6
	5	1.4±0.1	3.3±0.2	7.4±0.4	11.9±0.6	2.4±0.1	5.8±0.3	8.4±0.4	1.4±0.1	13.6±0.7	6.8±0.3	4.1±0.2
	6	3.6±0.2	4.6±0.2	10.5±0.5	35.2±1.8	7.8±0.4	13.4±0.7	16.7±0.8	13.3±0.7	27.0±1.4	33.5±1.7	25.0±1.3
	7	4.8±0.2	1.9±0.1	7.6±0.4	16.6±0.8	5.4±0.3	12.6±0.6	9.9±0.5	4.8±0.2	13.2±0.7	8.1±0.4	8.5±0.4
Rb	1	9.7±0.4	4.3±0.2	13.6±0.5	22.9±0.9	27.6±1.1	9.6±0.4	9.4±0.4	17.1±0.7	3.1±0.1	4.0±0.2	18.4±0.7
	2	7.4±0.3	2.2±0.1	4.8±0.2	6.0±0.2	6.8±0.3	5.2±0.2	3.5±0.1	8.1±0.3	3.2±0.1	3.3±0.1	6.5±0.3
	3	4.4±0.2	2.0±0.1	8.5±0.3	11.9±0.5	9.0±0.4	4.4±0.2	6.0±0.2	9.4±0.4	3.4±0.1	1.0±0.04	5.9±0.2
	4	4.2±0.2	2.7±0.1	5.5±0.2	5.8±0.2	9.8±0.4	4.7±0.2	3.0±0.1	9.2±0.4	4.5±0.2	1.1±0.04	5.4±0.2
	5	4.8±0.2	2.7±0.1	5.6±0.2	5.3±0.2	8.6±0.3	4.0±0.2	3.1±0.1	6.9±0.3	4.00.2±	2.0±0.1	3.7±0.1

Продолжение приложения 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Rb	6	11.1±0.4	5.6±0.2	11.8±0.5	9.7±0.4	15.5±0.6	23.5±0.9	13.6±0.5	10.8±0.4	10.7±0.4	6.0±0.2	13.2±0.5
	7	8.2±0.3	2.3±0.1	8.5±0.3	12.0±0.5	13.9±0.6	5.6±0.2	5.8±0.2	13.1±0.5	5.6±0.2	3.8±0.2	4.7±0.2
Sr	1	67±3	66±3	72±3	70±3	52±2	84±3	62±2	37±1	30±1	56±2	69±3
	2	45±2	63±2	67±3	65±3	46±2	59±2	61±2	35±1	85±3	76±3	61±2
	3	33±1	59±2	49±2	76±3	59±2	80±3	61±2	43±2	94±4	53±2	48±2
	4	42±2	75±3	64±3	59±2	45±2	68±3	43±2	31±1	97±4	53±2	60±2
	5	37±1	63±2	48±2	58±2	50±2	79±3	67±3	26±1	89±4	62±2	26±1
	6	37±1	55±2	60±2	41±2	65±3	34±1	49±2	39±2	100±4	64±3	65±3
	7	65±3	56±2	70±3	63±2	58±2	71±3	55±2	32±1	121±5	53±2	63±2

Содержание фенольных соединений (мг/г от абсолютно сухой массы) в разных органах растений *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающих в городских и фоновых условиях в течение вегетационного сезона 2001 г.

Соединение	Город			Контроль (ЦСБС)		
	бутонизация	цветение	плодоношение	бутонизация	цветение	плодоношение
1	2	3	4	5	6	7
Листья						
Компонент 1	0.07	0.05	0.09	0.29	0.27	0.08
Компонент 2	1.43	0.81	0.39	2.15	1.97	0.54
Компонент 3	0.71	0.29	0.32	0.53	0.30	0.23
Гиперозид	0.18	0.23	0.05	0.90	0.82	0.07
Изокверцитрин	0.56	0.50	0.24	1.12	1.14	0.46
Рутин	0.22	0.08	0.05	0.20	0.38	0.10
Эллаговая кислота	0.98	1.02	1.08	4.15	4.68	2.36
Гликозид эллаговой кислоты	2.36	1.96	0.84	5.34	6.20	0.87
Компонент 16	0.09	0.12	0.06	0.07	0.11	0.04
Авикулярин	3.01	3.14	1.83	2.79	2.04	3.61
Компонент 11	1.28	0.28	0.26	1.00	1.79	2.36
Кверцитрин	0.19	0.43	0.13	0.26	0.35	1.07
Компонент 13	0.08	0.10	0.07	0.16	0.35	0.06
Астрагалин	0.13	0.08	0.04	0.24	0.55	0.05
Кверцетин	0.18	0.18	0.88	0.83	1.85	3.12
Кемпферол	0.01	0.01	0.07	0.02	0.04	0.49
Суммарное содержание ФС	11.5	9.3	6.4	20.0	22.8	15.5
В том числе:						
Гликозиды						
кверцетина	7.74	5.93	3.42	9.31	9.17	8.56
кемпферола	0.21	0.18	0.11	0.4	0.9	0.11
Стебли						
Компонент 1	0.06	0.02	0.05	0.07	0.19	0.04

¹ сл. — следы (содержание менее 0.01 мг/г).

² прочерк означает, что не определяли.

Продолжение приложения 15

1	2	3	4	5	6	7
Компонент 2	0.12	0.04	0.04	0.05	0.09	0.03
Компонент 3	0.04	0.03	0.04	0.02	0.03	0.02
Гиперозид	0.03	0.02	0.01	0.05	0.06	0.01
Изокверцитрин	0.10	0.08	0.04	0.07	0.12	0.05
Рутин	0.11	0.05	0.01	0.05	0.05	0.02
Эллаговая кислота	0.68	0.42	0.80	1.30	1.60	0.57
Гликозид эллаговой кислоты	0.26	0.16	0.04	0.25	0.21	0.05
Компонент 16	0.05	0.05	0.01	0.06	0.05	0.01
Авикулярин	0.32	0.17	0.14	0.14	0.10	0.13
Компонент 11	0.30	0.16	0.10	0.26	0.19	0.10
Кверцитрин	0.04	0.01	0.02	0.02	0.05	0.04
Компонент 13	0.07	0.02	0.02	Сл. ¹	0.01	0.01
Астрагалин	0.02	0.01	0.01	0.03	0.02	0.02
Кверцетин	0.12	0.06	0.19	0.17	0.15	0.19
Кемпферол	0.01	Сл.	0.05	0.01	0.01	0.03
Суммарное содержание ФС	2.33	1.29	1.59	2.56	2.93	1.31
<i>В том числе:</i>						
Гликозиды						
кверцетина	1.17	0.63	0.46	0.79	0.93	0.45
кемпферола	0.09	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
Репродуктивные органы						
Компонент 1	- ²	0.82	0.03	-	0.50	0.19
Компонент 2	-	0.33	1.31	-	0.96	0.09
Компонент 3	-	0.63	0.16	-	0.47	0.03
Гиперозид	-	0.28	0.01	-	1.10	0.04
Изокверцитрин	-	2.11	0.03	-	3.57	0.11
Рутин	-	0.31	0.01	-	0.56	0.03
Эллаговая кислота	-	3.22	4.64	-	3.02	2.06
Гликозид эллаговой кислоты	-	1.12	0.03	-	3.75	0.17
Компонент 16	-	0.05	0.02	-	0.03	0.03
Авикулярин	-	1.66	0.07	-	0.73	0.32

Продолжение приложения 15

1	2	3	4	5	6	7
Компонент 11	-	0.78	0.24	-	0.73	0.25
Кверцитрин	-	0.09	0.08	-	0.21	0.07
Компонент 13	-	0.29	0.03	-	0.03	0.05
Астрагалин	-	0.11	0.03	-	0.03	0.02
Кверцетин	-	0.23	1.90	-	0.40	0.60
Кемпферол	-	0.02	0.83	-	0.06	0.34
Суммарное содержание ФС	-	12.0	9.4	-	16.2	4.4
<i>В том числе:</i>						
Гликозиды						
кверцетина	-	7.16	1.96	-	8.86	1.16
кемпферола	-	0.4	0.06	-	0.06	0.07

Годовой ход характеристик загрязнения воздуха в Железнодорожном (1) и Советском (2*) районах г. Новосибирска в 2008 г.
(по данным ЗапСибЦМС)

Примесь	Район	Месяц												ПДК
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Взвешенные вещества, мг/м ³	1	0.21	0.18	0.26	0.34	0.35	0.22	0.24	0.21	0.29	0.31	0.16	-	0.15
	2	0.12	0.18	0.23	0.16	0.15	0.18	0.20	0.15	0.14	0.11	0.08	-	
Оксид углерода, мг/м ³	1	2.3	1.6	2.1	1.7	1.6	2.0	2.2	2.0	1.3	1.4	0.8	-	3
	2	2.5	2.8	1.9	2.0	2.3	2.7	3.2	2.1	2.0	1.7	1.4	-	
Диоксид азота, мг/м ³	1	0.129	0.211	0.166	0.136	0.089	0.119	0.131	0.167	0.131	0.140	0.089	-	0.04
	2	0.128	0.146	0.122	0.108	0.092	0.099	0.125	0.137	0.128	0.111	0.061	-	
Оксид азота, мг/м ³	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.06
	2	0.084	0.097	0.080	0.068	0.060	0.065	0.083	0.090	0.092	0.111	0.057	-	
Аммиак, мг/м ³	1	0.019	0.025	0.026	0.030	0.043	0.076	0.040	0.037	0.024	0.060	0.048	-	0.04
	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Формальдегид, мг/м ³	1	0.027	0.031	0.025	0.021	0.023	0.024	0.027	0.031	0.023	-	-	-	0.003
	2	0.006	0.010	0.010	0.004	0.006	0.011	0.007	0.007	0.006	0.011	0.006	-	
3,4-бенз(а)пирен, нг/м ³	1	2.8	2.5	2.1	2.0	1.3	1.4	1.5	1.2	1.5	2.7	-	-	1
	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Сажа, мг/м ³	1	0.08	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.03	0.02	-	0.05
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	-	
Диоксид серы, мг/м ³	1	0.003	0.003	0.002	0.001	-	-	-	0.001	0.001	0.001	0.001	-	0.05
	2	0.002	0.003	0.001	0.001	0.001	0.002	0.002	0.001	0.001	0.001	0.000	-	

Прочерк означает, что данные не определялись.

* – для сравнения приведены результаты по содержанию примесей в воздухе в жилой зоне Академгородка вблизи шоссе, что дает основание считать их несколько завышенными для территории ЦСБС.

Содержание фенольных соединений (мг/г от абсолютно сухой массы) в разных органах *Pentaphylloides fruticosa*, произрастающих в городских и фоновых условиях в 2008 г.

Соединение	Город			ЦСБС (контроль)		
	листья	цветки	стебли	листья	цветки	стебли
Компонент 1	0.16	0.32	0.06	0.44	0.32	0.14
Компонент 2	0.57	1.60	0.14	0.57	1.22	0.10
Компонент 3	0.61	1.66	0.13	1.64	2.41	0.12
Гиперозид	0.96	3.53	0.29	0.69	4.68	0.12
Изокверцитрин + рутин	1.53	10.24	0.58	2.70	7.13	0.72
Эллаговая кислота	0.50	8.07	0.89	1.28	7.41	0.60
Гликозид эллаговой кислоты	3.04	1.79	0.49	9.46	3.35	0.65
Компонент 16	0.19	0.25	0.07	0.32	0.29	0.10
Авикулярин	5.51	4.42	0.87	7.43	3.00	0.70
Компонент 11	0.70	0.79	0.26	3.45	2.33	0.66
Кверцитрин	0.74	0.24	0.08	1.66	0.20	0.08
Компонент 13	0.27	0.53	0.11	0.37	0.32	0.09
Астрагалин	0.18	0.16	0.07	0.49	0.79	0.09
Кверцетин	0.18	0.13	0.19	0.29	0.16	0.10
Кемпферол	0.04	0.08	0.03	0.04	0.09	0.04
Суммарное содержание ФС	15.2	33.8	4.2	30.8	33.7	4.3
<i>В том числе:</i>						
Гликозиды						
кверцетина	10.8	22.8	2.4	18.6	21.3	2.6
кемпферола	0.4	0.7	0.2	0.9	1.1	0.1
Сумма агликонов	0.22	0.21	0.22	0.33	0.25	0.13
Сумма эллаговых соединений	3.54	9.86	1.37	10.74	10.75	1.25

Содержание фенольных соединений в надземных органах
Pentaphylloides fruticosa из участков ВУРСа

Фенольные соединения	Зона ВУГЗа			Вне зоны ВУГЗа	
	Участок			Участок	
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5
1	2	3	4	5	6
Листья					
Компонент 1	0.23	0.20	0.20	0.23	0.14
Компонент 2	0.28	0.38	0.62	0.20	0.87
Компонент 3	1.35	1.75	1.85	1.52	2.32
Гиперозид	0.55	0.39	0.39	1.36	0.39
Изокверцитрин+рутин	1.65	1.59	2.39	3.54	1.04
Эллаговая кислота	5.08	1.66	3.18	9.13	6.07
Гликозид эллаговой к-ты	8.93	9.08	6.87	4.07	3.59
Авикулярин	0.48	1.01	1.06	3.79	1.31
Компонент 10	0.25	0.50	0.81	2.25	1.11
Кверцитрин	0.12	0.09	0.12	0.00	0.08
Астрагалин	0.13	0.00	0.12	0.00	0.06
Компонент 13	0.00	0.00	0.81	0.00	0.09
Кверцетин	0.34	0.50	0.54	0.34	0.33
Компонент 15	0.68	0.26	0.79	0.00	4.44
Компонент 16	1.10	6.41	3.90	2.95	1.23
Кемпферол	0.08	0.13	0.11	0.16	0.18
Суммарное содержание ФС	21.3	24.0	23.7	29.8	23.2
В том числе:					
Гликозиды					
кверцетина	6.4	11.9	11.2	15.1	7.4
кемпферола	0.2	0.4	0.5	0.3	0.7
суммарное содержание агликонов	0.4	0.6	0.6	0.5	0.5
суммарное содержание флавонолов	7.0	12.9	12.3	15.9	8.6
Плоды					
Компонент 1	0.12	0.22	0.27	0.09	0.11
Компонент 2	0.11	0.21	0.43	0.20	0.35
Компонент 3	0.85	0.64	0.73	2.24	2.79
Гиперозид	0.44	0.42	0.38	0.60	0.11
Изокверцитрин+рутин	1.28	1.02	1.11	0.65	0.41
Эллаговая кислота	0.68	0.38	1.15	0.09	1.18
Гликозид эллаговой к-ты	2.84	2.62	4.18	2.22	0.64
Авикулярин	0.19	0.17	0.27	0.08	0.20
Компонент 10	0.10	0.10	0.15	0.26	0.12
Кверцитрин	0.06	0.00	0.06	0.11	0.07
Астрагалин	0.00	0.00	0.05	0.00	0.05
Компонент 13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03

Продолжение приложения 18

1	2	3	4	5	6
Кверцетин	0.94	0.40	0.74	0.97	0.93
Компонент 15	3.26	0.00	0.72	0.37	0.33
Компонент 16	3.60	1.18	0.51	2.18	0.20
Кемпферол	0.35	0.39	0.26	0.44	0.08
Суммарное содержание ФС	14.8	7.8	11.0	10.5	7.6
В том числе:					
Гликозиды					
кверцетина	3.5	4.9	4.0	4.2	4.2
кемпферола	0.9	0.7	0.5	1.0	0.4
суммарное содержание агликонов	1.3	0.8	1.0	1.4	1.0
суммарное содержание флавонолов	5.7	6.4	5.5	6.7	5.6
Стебли					
Компонент 1	0.04	0.04	0.04	0.09	0.03
Компонент 2	0.02	0.05	0.06	0.00	0.94
Компонент 3	0.20	0.60	0.11	0.13	0.68
Гиперозид	0.08	0.13	0.13	0.43	0.28
Изокверцитрин+рутин	0.23	0.22	0.15	0.46	1.05
Эллаговая кислота	0.33	0.09	0.14	1.45	1.05
Гликозид эллаговой к-ты	0.80	0.52	0.39	0.98	0.77
Авикулярин	0.04	0.04	0.11	0.28	0.09
Компонент 10	0.09	0.06	0.08	0.21	0.05
Кверцитрин	0.02	0.00	0.00	0.00	0.03
Астрагалин	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
Компонент 13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
Кверцетин	0.07	0.05	0.08	0.17	0.12
Компонент 15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.22
Компонент 16	0.08	0.03	0.10	0.13	0.88
Кемпферол	0.01	0.00	0.02	0.02	0.07
Суммарное содержание ФС	2.0	1.8	1.4	4.3	6.3
В том числе:					
Гликозиды					
кверцетина	0.7	1.1	0.7	1.6	3.2
кемпферола	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2
суммарное содержание агликонов	0.08	0.05	0.09	0.19	0.19
суммарное содержание флавонолов	0.9	1.3	0.9	1.9	3.5

Значения коэффициентов u для дискриминантных функций

Характеристика	F_{1-2}	F_{1-3}	F_{2-3}
Компонент 1	0.145	0.064	-0.146
Компонент 2	-0.492	0.175	0.302
Гиперозид	0.377	0.208	-0.343
Изокверцитрин + рутин	-0.093	-0.485	-0.361
Эллаговая кислота	-0.160	-0.106	0.165
Гликозид эллаговой кислоты	-0.074	-0.163	-0.001
Авикулярин	0.039	-0.013	-0.132
Компонент 9	0.055	0.084	-0.145
Кверцитрин	0.249	0.284	0.161
Астрагалин	-0.003	0.067	0.058
Компонент 13	0.072	0.055	0.239
Кверцетин	-0.075	-0.018	0.072
Кемпферол	0.069	0.023	0.145
Суммарное содержание фенольных соединений	0.103	0.221	0.061
Сумма флавонолов	-0.055	-0.056	0.052
Сумма агликонов	-0.007	0.005	0.217
Гликозиды кверцетина	-0.038	0.055	0.173
Гликозиды кемпферола	-0.009	-0.116	-0.338
Суммарное содержание гликозидов	-0.048	-0.061	-0.165
Площадь листа	0.000	0.000	-0.005
Периметр листа	0.024	0.026	-0.020
Длина листа	0.105	-0.170	-0.325
Ширина листа	0.190	-0.108	0.009
Площадь конечной доли	0.142	0.150	0.062
Периметр конечной доли	-0.559	-0.264	0.010
Длина конечной доли	-0.131	-0.048	0.141
Ширина конечной доли	0.041	-0.027	-0.008
Длина черешка	0.154	0.584	0.155
Длина побега	0.014	0.019	0.041
Количество листьев на побеге	0.179	0.037	-0.280