

Г. Н. Бузук

**CSR-СТРАТЕГИИ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ:  
КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ И ИНДЕКС СПЕЦИАЛИЗАЦИИ**

г. Витебск, Республика Беларусь

В работе представлены результаты комплексного анализа CSR-стратегий (конкуренентность, стрессоустойчивость, рудеральность) для различных типов сосновых лесов Белорусского Поозерья. На основе средневзвешенных значений стратегий построены регрессионные модели, рассчитан индекс специализации. Установлено, что сосновые леса формируют выраженный экологический градиент: от экстремально стрессоустойчивых болотных типов к более рудеральным и конкурентным лесным сообществам. Индекс специализации доказал свою эффективность как количественный инструмент для оценки степени выраженности адаптивных стратегий. Полученные результаты обладают прикладным значением для эколого-лесоводческой классификации и прогнозирования динамики лесных экосистем, а также могут быть использованы при рациональной заготовке лекарственного растительного сырья, учитывая роль стрессовых факторов как индукторов синтеза вторичных метаболитов, определяющих фармакологическую активность растений.

**Ключевые слова:** CSR-стратегии, сосновые леса, конкурентность, стрессоустойчивость, рудеральность, индекс специализации, экологический градиент, вторичные метаболиты, лесная экология, фармакогнозия.

**ВВЕДЕНИЕ**

Теория CSR-стратегий, предложенная Л. Г. Раменским (1935) и Дж. Ф. Граймом (Grime, 1977), является одним из ключевых подходов к классификации жизненных стратегий растений. Согласно этой концепции, все виды и сообщества можно описать через три основные стратегии: **C** (конкуренентность), **S** (стрессоустойчивость) и **R** (рудеральность), различающиеся по эффективности использования ресурсов среды и устойчивости к нарушениям среды и стрессу [1–4].

Растения конкурентной стратегии (**C**) произрастают и доминируют на богатых почвах с невысоким уровнем нарушений. Нарушения же «связаны с частичным или полным разрушением биомассы растений и возникают в результате деятельности фитофагов, патогенов, человека или в результате действия условий среды» [4]. Для них характерны быстрый рост и высокая биомасса, широкие листья, высокая скорость фотосинтеза, эффективное использование ресурсов (свет, вода, питательные вещества), способность вытеснять другие виды за счет интенсивного роста. К этой группе относятся такие лекарственные растения, как лопух боль-

шой (*Arctium lappa*), шалфей лекарственный (*Salvia officinalis*), мята перечная (*Mentha piperita*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), эхинацея пурпурная (*Echinacea purpurea*) и др.

Местообитания стресс-толерантов (**S**) характеризуются различными неблагоприятными факторами, такими как недостаток света, воды и элементов минерального питания или субоптимальные температуры. Признаками стресс-толерантов являются медленный рост, долгоживущие органы, толстые листья, высокая концентрация защитных веществ, экономное использование ресурсов, низкая скорость обмена веществ, часто вечнозеленые или с ксероморфными адаптациями. К лекарственным растениям с S-стратегией (стресс-толерантной) относятся виды, приспособленные к суровым условиям среды. Среди них – брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), полынь горькая (*Artemisia absinthium*), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*), валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*), синюха голубая (*Polemonium caeruleum*) и ряд других. Часто содержат высокие концентрации вторичных метаболитов (эфирные масла, алкалоиды, флавоноиды).

Виды рудеральной стратегии (**R**) при-

урочены к местообитаниям со значительным уровнем нарушений, которые, в отличие от стресса, вызывают гибель растений или их частей, то есть повреждают уже сформировавшуюся биомассу. Они характеризуются быстрым ростом и коротким жизненным циклом, высокой семенной продуктивностью, эффективным расселением (захватом освобожденного пространства), низкой конкурентоспособностью в стабильных условиях. Первыми заселяют нарушенные участки, способствуют восстановлению растительного покрова. К ним относятся подорожник большой (*Plantago major*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), ромашка аптечная (*Matricaria chamomilla*), фиалка трехцветная (*Viola tricolor*) и полевая (*Viola arvensis*) и др. В медицине они ценны именно за скорость роста и обилие биомассы, хотя концентрация действующих веществ часто ниже, чем у S-стратегов.

В дальнейшем теория была развита и уточнена [5], а ее применение распространено на анализ растительных сообществ в различных экосистемах.

Для лесных экосистем, особенно сосновых, важно понимать, какие стратегии доминируют в разных типах сообществ, так как это отражает их адаптацию к условиям среды (почвенное плодородие, влажность, кислотность) и способность к восстановлению после нарушений. Последнее актуально в связи с изъятием из растительных сообществ части фитомассы, что имеет место при заготовке лекарственного растительного сырья.

Цель данной работы – провести количественный анализ CSR-стратегий для основных типов сосновых лесов Белорусского Поозерья, используя регрессионные модели и индекс специализации.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данные о составе основных видов напочвенного покрова по типам сосняков и средних баллах обилия (в пределах 1–5) адаптированы из [6].

Для каждого типа соснового леса (лишайниковый, вересковый, брусничный, мшистый, орляковый, кисличный, зеленомошный, черничный, долгомошный, осоковый, багульниковый, сфагновый) были

рассчитаны средневзвешенные значения стратегий C, S и R.

Расчет средневзвешенных CSR-стратегий производили на основании значений вклада стратегий и баллов обилия видов по типам леса по формуле (1) [7]:

$$X_w = \frac{\sum_{i=1}^n X_i B_i}{\sum_{i=1}^n B_i}, \quad (1)$$

где  $X_w$  – средневзвешенное значение признака (стратегии) X,

$X_i$  – значение признака для i-того вида, n – общее число видов,

$B_i$  – баллы обилия i-того вида для конкретного типа леса.

CSR-стратегии для конкретных видов сосновых лесов взяты из глобальной базы, содержащей данные о CSR-стратегиях более 3000 видов растений [8].

Построены линейные модели: S ~ C, R ~ C и R ~ S. Для каждой модели рассчитаны коэффициенты уравнения и коэффициент детерминации ( $R^2$ ).

Введен новый показатель Индекс специализации. Он рассчитывается как разница между максимальным значением одной из компонент (C, S или R) и средним арифметическим трех стратегий по формуле (2):

$$I_{spec} = \max(C, S, R) - \frac{C + S + R}{3}. \quad (2)$$

Индекс специализации отражает степень выраженности доминирующей стратегии. Высокие значения соответствуют «чистым» стратегиям, низкие – смешанным.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Диаграмма распределения средневзвешенной средней CSR-стратегии сообществ сосняков представлена на рисунке 1. Наблюдается почти линейная зависимость: при увеличении C (конкурентности) значения S (стрессоустойчивости) уменьшаются, а R (рудеральность) растет так, что все точки ложатся примерно вдоль одной линии в CSR-треугольнике.

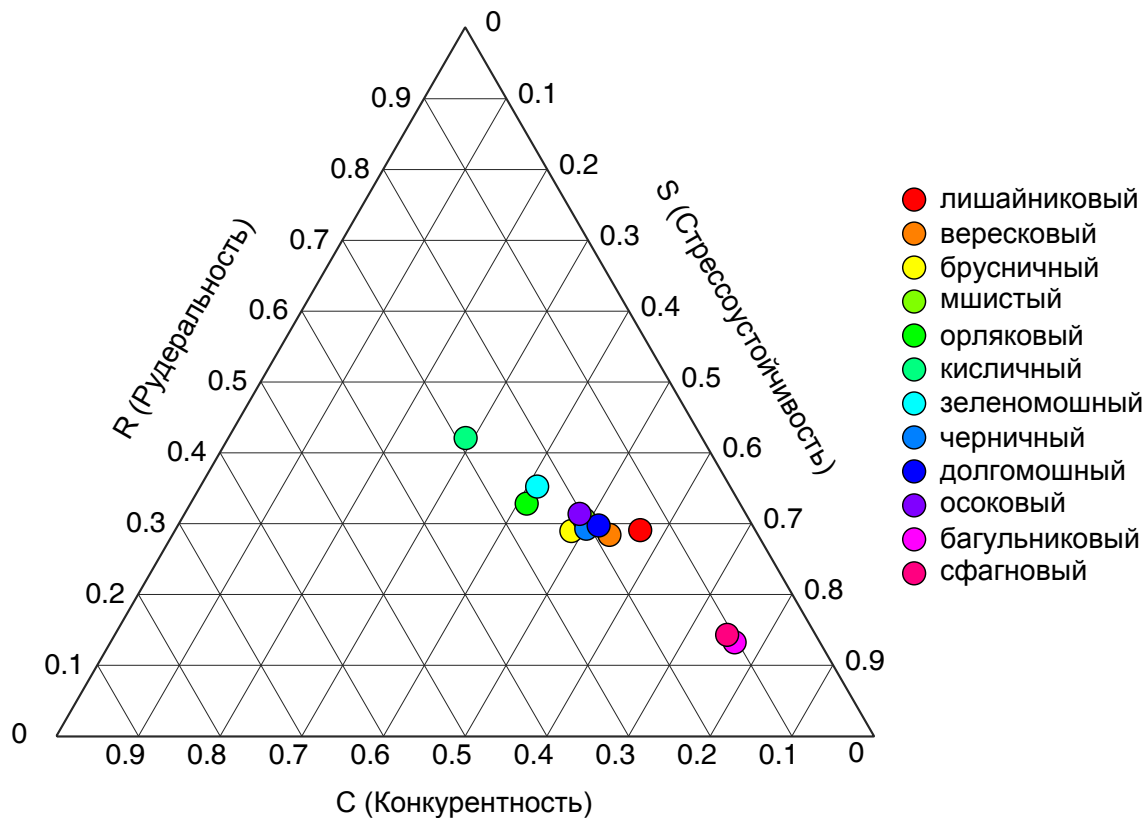


Рисунок 1. – CSR-профили типов сосновых лесов Белорусского Поозерья (тернарная диаграмма распределения стратегий C–S–R).

Это может означать антагонизм C и S: виды с высоким S (сфагновый, багульниковый, лишайниковый) имеют низкий C, а также компенсацию через R: когда C растет, часть «освободившейся» доли уходит в R, а S снижается.

Линейная тенденция указывает на то, что сообщества сосновых лесов распределены не по всему треугольнику, как это имеет место для видов конкретного типа леса (рисунок 2), а группируются вдоль узкой «оси компромисса» между стрессоустойчивостью и конкурентностью, с рудеральностью как балансирующим фактором.

Виды распределяются вдоль градиента условий среды (например, влажность/кислотность/доступность ресурсов), где конкуренция и стрессоустойчивость находятся в противофазе, а рудеральность играет роль «буфера».

Получена сильная отрицательная зависимость между C и S ( $R^2 = 0,94$ ), что подтверждает антагонизм конкурентности и стрессоустойчивости (рисунок 3).

Зависимости R от C и R от S оказались слабее, что отражает роль рудеральности

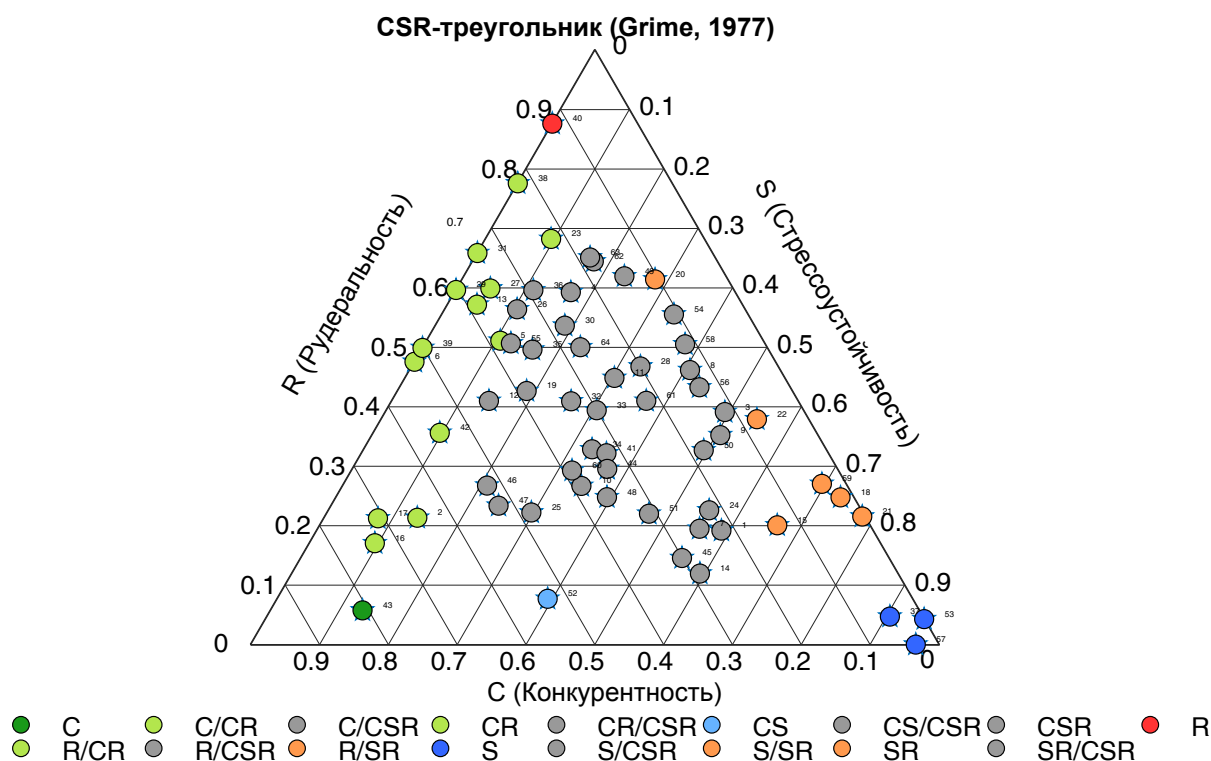
как промежуточной стратегии (рисунки 4–5).

Линейная тенденция: графики показали почти прямую зависимость между конкурентностью (C) и стрессоустойчивостью (S). Это значит, что сосновые леса в выборке распределяются вдоль одного главного экологического градиента, а не занимают весь спектр CSR-стратегий (рисунок 2).

С одной стороны, имеет место антагонизм C и S: чем выше конкурентность (например, кисличный, зеленомошный типы), тем ниже стрессоустойчивость. И наоборот – сфагновые и багульниковые леса демонстрируют экстремально высокую стрессоустойчивость при минимальной конкурентности.

С другой стороны, рудеральность (R) играет роль «буфера». При росте конкурентности часть баланса уходит в рудеральность, что видно по кисличному и зеленомошному типам ( $R > 35\text{--}40\%$ ). В стрессоустойчивых болотных лесах (сфагновый, багульниковый) R минимальна.

Экологическая интерпретация может быть следующей: сосновые леса (сфагно-



1 – *Achillea millefolium*; 2 – *Aegopodium podagraria*; 3 – *Agrostis tenuis*; 4 – *Ajuga reptans*; 5 – *Anemone nemorosa*; 6 – *Asarum europaeum*; 7 – *Calamagrostis arundinacea*; 8 – *Carex digitata*; 9 – *Carex ovalis*; 10 – *Carex pilosa*; 11 – *Clinopodium vulgare*; 12 – ***Convallaria majalis***; 13 – *Coronilla varia*; 14 – *Corylus avellana*; 15 – *Deschampsia cespitosa*; 16 – *Dryopteris carthusiana*; 17 – *Dryopteris filix-mas*; 18 – *Festuca ovina*; 19 – ***Fragaria vesca***; 20 – *Galium mollugo*; 21 – *Galium mollugo*; 22 – *Genista tinctoria*; 23 – *Geranium robertianum*; 24 – *Geranium sanguineum*; 25 – *Geum urbanum*; 26 – *Gymnocarpium dryopteris*; 27 – *Hieracium umbellatum*; 28 – *Lamium maculatum*; 29 – *Lathyrus vernus*; 30 – *Luzula pilosa*; 31 – *Lycopus europaeus*; 32 – *Lysimachia vulgaris*; 33 – *Maianthemum bifolium*; 34 – *Melampyrum pratense*; 35 – *Milium effusum*; 36 – *Mycelis muralis*; 37 – *Nardus stricta*; 38 – *Oxalis acetosella*; 39 – *Platanthera bifolia*; 40 – *Poa pratensis*; 41 – *Poa trivialis*; 42 – *Polygonatum odoratum*; 43 – *Pteridium aquilinum*; 44 – *Pyrola rotundifolia*; 45 – *Ribes nigrum*; 46 – ***Rubus caesius***; 47 – ***Rubus idaeus***; 48 – *Rubus saxatilis*; 49 – *Scutellaria galericulata*; 50 – *Selinum carvifolia*; 51 – *Solidago virgaurea*; 52 – ***Sorbus aucuparia***; 53 – ***Thymus serpyllum***; 54 – *Trientalis europaea*; 55 – *Trifolium incarnatum*; 56 – *Vaccinium myrtillus*; 57 – *Vaccinium vitis-idaea*; 58 – *Veronica chamaedrys*; 59 – *Veronica officinalis*; 60 – *Viburnum opulus*; 61 – *Vicia cracca*; 62 – *Viola canina*; 63 – *Viola reichenbachiana*; 64 – *Viola riviniana*.

Примечание: полужирным шрифтом выделены лекарственные растения.

Рисунок 2. – CSR-диаграмма стратегий видов сосняка кисличного Белорусского Поозерья (виды стратегий по [8]).

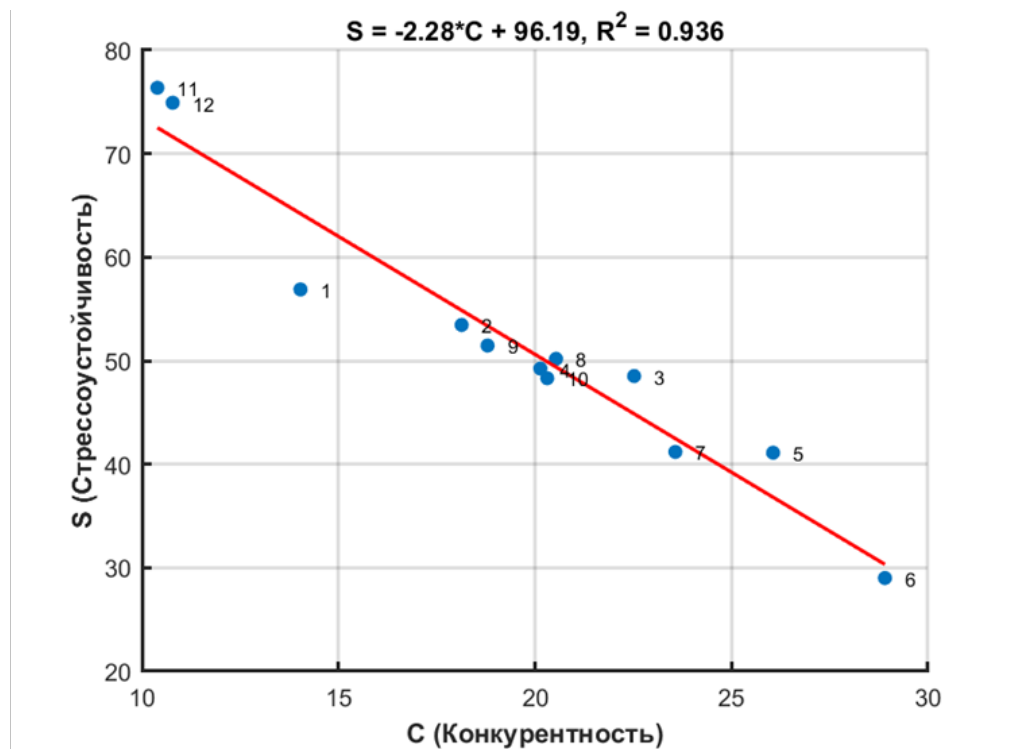
вый, багульниковый, лишайниковый) отличаются высокой стрессоустойчивостью, адаптированы к кислым, бедным, сухим или переувлажненным почвам. Эти сообщества устойчивы, но малоконкурентны и характеризуются низкой способностью к быстрому восстановлению.

Для среднеувлажненных сосновых лесов (вересковый, брусничный, черничный, долгомошный, осоковый) имеет место баланс между S и R. Они занимают промежуточное положение, отражая умеренные условия среды и способность поддерживать стабильные сообщества при умеренной

конкуренции.

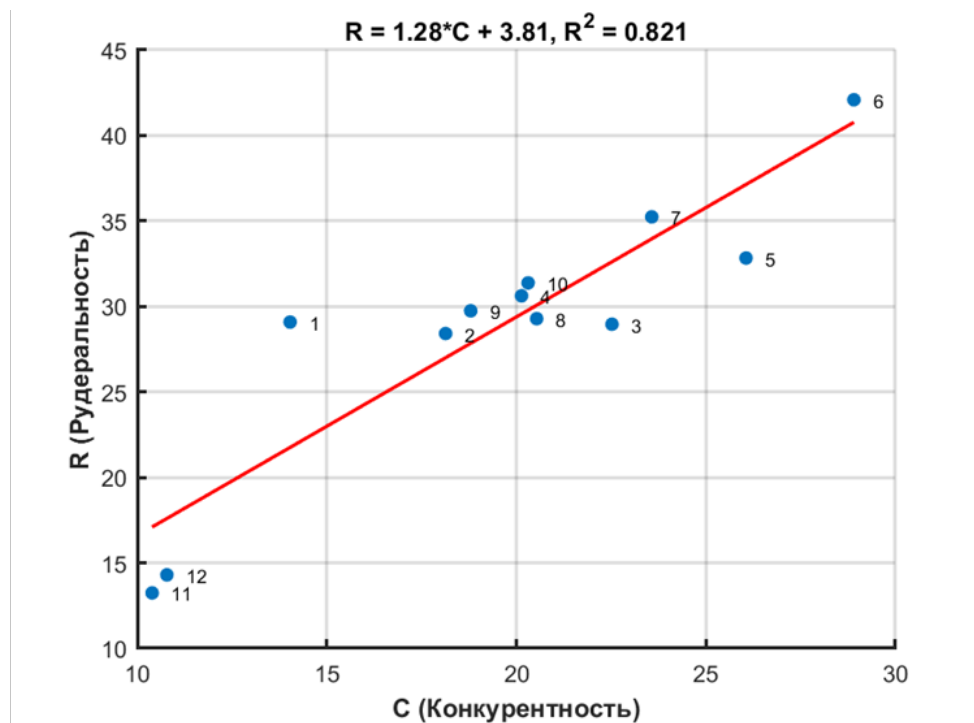
Кисличный и зеленомошный типы являются более конкурентными и рудеральными. Это указывает на способность быстро занимать свободные участки и использовать ресурсы, что характерно для более продуктивных и динамичных лесных условий.

Таким образом, сосновые леса формируют стратегический градиент от экстремально стрессоустойчивых болотных сообществ к более конкурентным и рудеральным лесным типам. Линейная зависимость между C и S подчеркивает, что



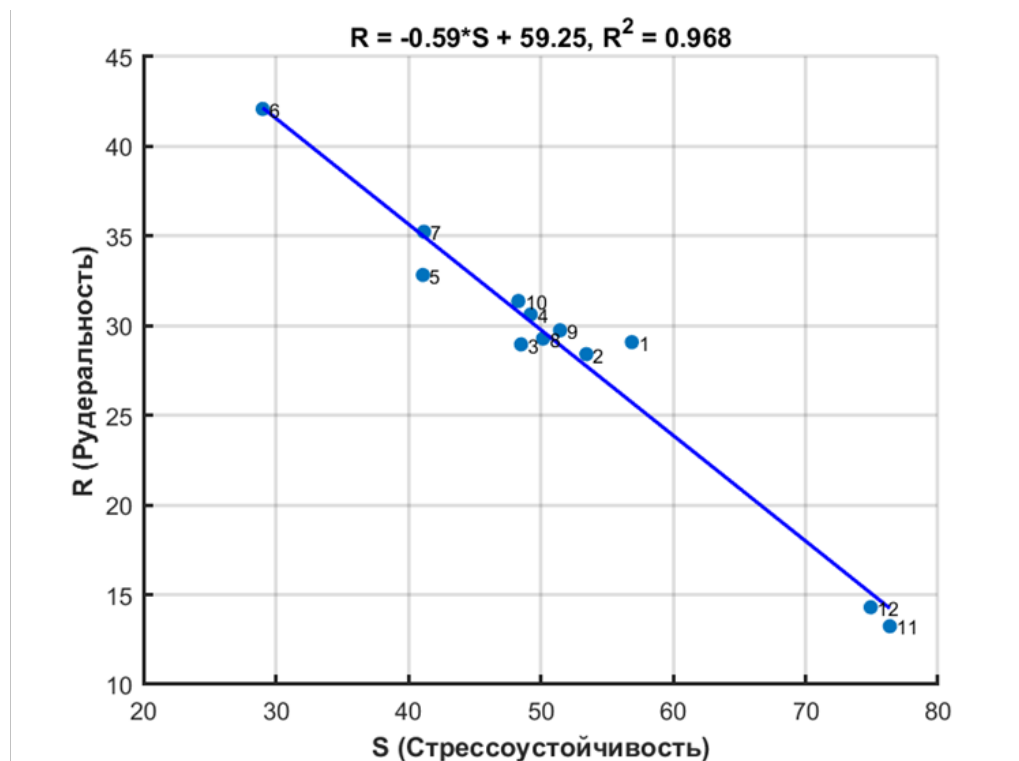
1 – лишайниковый; 2 – вересковый; 3 – брусничный; 4 – мшистый; 5 – орляковый;  
 6 – кисличный; 7 – зеленомошный; 8 – черничный; 9 – долгомошный; 10 – осоковый;  
 11 – багульниковый; 12 – сфагновый.

Рисунок 3. – Зависимость стрессоустойчивости (S) от конкурентности (C) в сосновых лесах Белорусского Поозерья



1 – лишайниковый; 2 – вересковый; 3 – брусничный; 4 – мшистый; 5 – орляковый;  
 6 – кисличный; 7 – зеленомошный; 8 – черничный; 9 – долгомошный; 10 – осоковый;  
 11 – багульниковый; 12 – сфагновый

Рисунок 4. – Зависимость рудеральности (R) от конкурентности (C) в сосновых лесах Белорусского Поозерья



1 – лишайниковый; 2 – вересковый; 3 – брусничный; 4 – мшистый; 5 – орляковый;  
6 – кисличный; 7 – зеленомошный; 8 – черничный; 9 – долгомошный; 10 – осоковый;  
11 – багульниковый; 12 – сфагновый

Рисунок 5. – Зависимость рудеральности (R) от стрессоустойчивости (S) в сосновых лесах Белорусского Поозерья

именно этот компромисс является главным фактором структурирования сообществ в данной экосистеме, а рудеральность выступает как компенсирующая стратегия.

Индекс специализации CSR-стратегий – это количественный показатель, отражающий степень выраженности доминирующей стратегии в сообществе.

Высокие значения индекса специализации указывают на «чистую» специализацию сообщества по одной из стратегий (например, стрессоустойчивость у болотных лесов), тогда как низкие значения характеризуют смешанные или сбалансированные стратегии. Индекс удобен для сравнительного анализа типов лесных сообществ и позволяет количественно оценить степень их стратегической дифференциации. Полученные значения индекса специализации для изученных типов сосновых лесов представлены в таблице 1.

Наибольшие значения (36–38) характерны для багульникового и сфагнового типов – «чистые» стрессоустойчивые сообщества болот. Средние значения (10–15) наблюдаются у лишайникового, верескового, черничного и долгомошного типов.

Низкие (< 10) – у орлякового и осокового типов, что указывает на смешанные стратегии.

Таким образом, сосновые леса формируют стратегический градиент от экстремально стрессоустойчивых сообществ к более динамичным и продуктивным лесам.

Данный факт представляет значительный интерес в плане прогнозирования содержания вторичных соединений (терпеноидов, фенольных соединений и алкалоидов) в продуцирующих их дикорастущих растениях. В целом ряде работ показано, что биотический и абиотический стресс выступает ключевым индуктором синтеза вторичных метаболитов, определяющих фармакологическую активность растений [9–11].

Более того, в настоящее время показано, что С-стратегия положительно связана с производными фенилпропаноидов, пирролизидиновыми алкалоидами и галлоил-производными и отрицательно – с линейными монотерпенами и соединениями, не содержащими азот. Цианогенные глюкозиды положительно коррелируют с

Таблица 1. – Индексы специализации основных типов сосновых лесов Белорусского Поозерья

Тип леса	C (%)	S (%)	R (%)	Доминирующая стратегия	Индекс специализации	Примечание
лишайниковый	14,0	56,9	29,1	S	+ 19,6	Чисто стрессоустойчивый, экстремальные условия
вересковый	18,1	53,5	28,4	S	+ 14,7	Стрессоустойчивый, но ближе к балансу
брусничный	22,5	48,5	29,0	S	+ 11,2	Умеренно стрессоустойчивый
мшистый	20,1	49,2	30,6	S	+ 11,0	Баланс S и R
орляковый	26,1	41,1	32,8	C/R	+ 5,9	Смешанная стратегия
кисличный	28,9	29,0	42,1	R	+ 12,4	Ярко выраженная рудеральность
зеленомошный	23,6	41,2	35,2	R	+ 6,6	Промежуточный, ближе к рудеральным
черничный	20,5	50,2	29,3	S	+ 12,0	Умеренно стрессоустойчивый
долгомошный	18,8	51,5	29,7	S	+ 13,0	Стрессоустойчивый
осоковый	20,3	48,3	31,4	S/R	+ 9,0	Баланс между S и R
багульниковый	10,4	76,4	13,2	S	+ 38,0	Экстремально стрессоустойчивый
сфагновый	10,8	74,9	14,3	S	+ 36,0	Экстремально стрессоустойчивый

R-стратегией. Терпеноиды положительно связаны со S-стратегией и отрицательно – с R-стратегией. Всего выявлено более 20 корреляций между фитохимическими соединениями и CSR-стратегиями [12].

Проведенный CSR-анализ позволил выявить ключевые экологические градиенты, определяющие структурно-функциональную организацию сосновых лесов. Использование индекса специализации показало его эффективность как количественного инструмента для оценки степени выраженности адаптивных стратегий и «чистоты» (т. е. C, S или R) их проявления в растительных сообществах.

Полученные результаты обладают прикладным значением: они могут служить основой для эколого-лесоводческой классификации и прогнозирования динамики лесных экосистем в условиях изменяющихся факторов среды. Кроме того, выявленные закономерности имеют практическую ценность для рационального использования растительных ресурсов, в частности, при заготовке лекарственного сырья. Установлено, что биотический и абиотический стресс выступает ключевым индуктором синтеза вторичных метаболитов, определяющих фармакологическую активность растений. Таким образом, интеграция CSR-подхода в лесную экологию и фармакогнозию открывает перспективы для более точного прогнозирования про-

дуктивности и биохимического потенциала растительных сообществ.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем исследовании представлены результаты комплексного анализа CSR-стратегий (конкурентоспособности, стрессоустойчивости и рудеральности) в различных типах сосновых лесов. Были построены регрессионные модели на основе взвешенных средних значений стратегий, а также рассчитан индекс специализации. Полученные данные выявили выраженный экологический градиент – от крайне стрессоустойчивых болотных сосновых лесов до более рудеральных и конкурентных лесных сообществ. Индекс специализации оказался эффективным количественным инструментом для оценки степени выраженности и «чистоты» адаптивных стратегий. Результаты имеют прикладное значение для экологической и лесохозяйственной классификации, а также для прогнозирования динамики лесных экосистем. Кроме того, они представляют практическую ценность для устойчивой заготовки лекарственного растительного сырья, поскольку биотический и абиотический стресс выступает ключевым индуктором синтеза вторичных метаболитов, определяющих фармакологическую активность растений.

**SUMMARY**

G. N. Busuk

**CSR STRATEGIES OF PINE FORESTS: QUANTITATIVE ANALYSIS AND SPECIALIZATION INDEX**

This study presents the results of a comprehensive analysis of CSR strategies (competitiveness, stress tolerance, and ruderalism) in different types of pine forests in Belarusian Lakeland. Regression models were constructed based on weighed mean values of strategies, a specialization index was calculated. It was stated that pine forests form a pronounced ecological gradient: from extremely stress-tolerant bog types to more ruderal and competitive forest communities. The specialization index proved to be an effective quantitative tool for assessing the degree of adaptive strategies expression. The results obtained have an applied significance for the ecological and forestry classification and for predicting forest ecosystem dynamics, and also can be used to provide reasonable storing of medicinal plant raw materials, taking into account stress factors as inducers of secondary metabolite synthesis determining plants pharmacological activity.

Keywords: CSR strategies, pine forests, competitiveness, stress tolerance, ruderalism, specialization index, ecological gradient, secondary metabolites, forest ecology, pharmacognosy.

**ЛИТЕРАТУРА**

1. Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский // Советская ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25–42.
2. Grime, J. P. Plant strategies and vegetation processes / J. P. Grime. – Chichester : Wiley and Sons, 1979. – 222 p.
3. Grime, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory / J. P. Grime // American Naturalist. – 1977. – Vol. 111, N 982. – P. 1169–1194.
4. Grime, J. P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties / J. P. Grime. – 2nd ed. – Chichester : John Wiley and Sons. – 2001. – 417 p.
5. Grime, J. P. The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems / J. P. Grime, S. Pierce. – Chichester : John Wiley and Sons. – 2012. – 240 p.
6. Ловчий, Н. Ф. Кадастр типов сосновых

лесов Белорусского Поозерья / Н. Ф. Ловчий, А. В. Пучило, В. Д. Гуцевич. – Минск : Беларус. навука, 2009. – 194 с.

7. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? / В. Г. Онипченко, К. В. Дудова, А. А. Ахметжанова [и др.] // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81, № 1. – С. 37–46. – DOI: 10.31857/S0044459620010054.

8. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide / S. Pierce, A. Luzzaro, D. Negreiros [et al.] // Functional ecology. – 2017. – Vol. 31, N 2. – С. 444–457. – DOI: 10.1111/1365-2435.12722.

9. Winkel-Shirley, B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress / B. Winkel-Shirley // Current opinion in plant biology. – 2002. – Vol. 5, N 3. – P. 218–223. – DOI: 10.1016/s1369-5266(02)00256-x.

10. Bhattacharyya, P. Medicinal Plants Metabolomics in Response to Abiotic Stresses / P. Bhattacharyya, A. Ghosh // Medicinal Plants: Their Response to Abiotic Stress / ed.: A. Husen, M. Iqbal. – Singapore : Springer Nature Singapore, 2023. – P. 109–125.

11. Gershenzon, J. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress / J. Gershenzon // Phytochemical adaptations to stress / ed.: B. N. Timmermann, C. Steelink, F. A. Loewus. – Boston : Springer, 1984. – P. 273–320.

12. Plant secondary metabolite diversity reflects both phylogeny and ecological adaptation / S. Pierce, W. Y. Guo, B. E. L. Cerabolini [et al.] // bioRxiv : the preprint server for biology. – 2021. – DOI: 10.1101/2021.10.26.465835.

**REFERENCES**

1. Ramenskii LG. On the fundamental principles, basic concepts and terms of industrial land typology, geobotany and ecology. Sovetskaiia botanika. 1935;(4):25–42. (In Russ.)
2. Grime JP. Plant strategies and vegetation processes. Chichester, USA: Wiley and Sons; 1979. 222 p
3. Grime JP. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist. 1977;111(982):1169–94
4. Grime JP. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. 2nd ed. Chichester, USA : John Wiley and Sons; 2001. 417 p
5. Grime JP, Pierce S. The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems. Chichester, USA : John Wiley and Sons; 2012. 240 p
6. Lovchii NF, Puchilo AV, Gutsevich VD. Cadastre of pine forest types in the Belarusian Lake District. Minsk, RB: Belarus navuka; 2009. 194 s. (In Russ.)
7. Onipchenko VG, Dudova KV, Akhmetzhanova AA, Khomutovskii MI, Dzhatdoeva TM,

Tekeev DK, i dr. What plant strategies contribute to their dominance in alpine communities? Zhurnal obshchei biologii. 2020;81(1):37–46. doi: 10.31857/S0044459620010054. (In Russ.)

8. Pierce S, Luzzaro A, Negreiros D, Barbosa NPU, Fernandos GW, Cerabolini BEL, et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. Functional ecology. 2017;31(2):444–57. doi: 10.1111/1365-2435.12722

9. Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. Curr Opin Plant Biol. 2002;5(3):218–23. doi: 10.1016/s1369-5266(02)00256-x

10. Bhattacharyya P, Ghosh A. Medicinal Plants Metabolomics in Response to Abiotic Stresses. In: Husen A, Iqbal M, editors. Medicinal Plants: Their Response to Abiotic Stress. Singapore: Springer Nature Singapore; 2023. p. 109–25

11. Gershenzon J. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. In: Timmermann BN, Steelink C, Loewus FA, editors. Phytochemical adaptations to stress. Boston, USA: Springer; 1984. p. 273–320

12. Pierce S, Guo WY, Cerabolini BEL, Negreiros D, Faoro F, Magoga G, [et al.] Plant secondary metabolite diversity reflects both phylogeny and ecological adaptation. bioRxiv : the preprint server for biology. 2021. doi: 10.1101/2021.10.26.465835

**Адрес для корреспонденции:**

г. Витебск, Республика Беларусь,

тел. +375-29-715-08-38,

e-mail: [buzukg@mail.ru](mailto:buzukg@mail.ru),

профессор, доктор фармацевтических наук,

Бузук Г. Н.

Поступила 17.09.2025 г.