

УДК 630*85,5(045)

ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ДРЕВЕСИНЫ *РЕСЕА* *ОВОВАТА* LEDEB. ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ *IPS TYPOGRAPHUS* L.

© *К.Е. Ведерников*

*Удмуртский государственный университет, ул. Университетская, 1,
Ижевск, 426034 (Россия), e-mail: wke-les@rambler.ru*

Процесс гибели лесов весьма динамичен и охватывает всю бореальную зону Северного полушария. На фоне ухудшения санитарного состояния насаждений происходит активизация патогенных организмов. В статье представлены материалы по изучению химического состава древесины особей различного жизненного состояния ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях распространения короеда-типографа (*Ips typographus* L.). Изучались растения различного жизненного состояния на предмет содержания водорастворимых и смолоподобных экстрактивных веществ, танинов, лигнина и полисахаридов. Полученные данные были подвергнуты статистической обработке. В условиях воздействия короеда-типографа по полимерным структурным компонентам древесины ели (лигнин и полисахариды) не выявлено значимых различий между особями различного жизненного состояния. В ходе исследования отмечено, что в процессе заселения короедами у растений происходит увеличение содержания экстрактивных веществ. С ухудшением состояния начинает увеличиваться доля фенольных соединений с 25.8% у растений хорошего состояния до 37.5% у растений неудовлетворительного состояния при уменьшении доли смолистых веществ. Увеличение фенольных соединений связано с увеличением танинов. Наибольшее содержание всех групп метаболитов (в том числе и танинов) отмечено у особей удовлетворительного жизненного состояния и составляет 7.15% от а.с.с.

Ключевые слова: еловые насаждения, массовое усыхание, экстрактивные вещества, лигнин, полисахариды, танины, устойчивость.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-04-00353 А.

Введение

Гибель лесов в России известна с XIX столетия, наблюдалась она периодически и обычно связана была с неблагоприятными погодными условиями. Однако уже в конце XX столетия массовые усыхания лесов России приняли каскадный характер, охватывая все больше регионов, приобретая масштаб экологической катастрофы.

В Европейской части России особую обеспокоенность вызывает гибель темнохвойных лесов. Так, в Архангельской области наблюдается гибель хвойных с 1997 г., при этом пики приходились на 2004–2005 гг. и 2008–2012 гг. [1]. Этот процесс весьма динамичен и охватывает практически все регионы Европейской части России. Рассеянные очаги усыхания ели встречаются в Ленинградской, Новгородской, Псковской обл. и Карелии, отмечены они в Московской, Брянской и Калужской областях [2, 3], а также фиксируются в предгорьях Урала [4, 5]. Ухудшение состояния лесов отмечается не только в России, но и в соседней Белоруссии, Восточной и Западной Европе [6, 7], что подтверждает глобальный характер происходящих процессов.

Первопричиной усыхания насаждений являются неблагоприятные природно-климатические условия, вызывающие ослабление защитных механизмов растений, а порой и их гибель. Это способствует активизации и распространению патогенных организмов. Так, аномально высокие температуры 2010 г. в европейской части России способствовали вспышке массового размножения вредителя хвойных лесов *Ips typographus* L. [8].

В связи с этим важным аспектом является изучение реакции растений на заселение вредителями. Важную защитную функцию в древесине хвойных пород выполняют экстрактивные вещества с высокой биологической активностью, которые производятся в качестве защитных соединений в процессе жизнедеятельности растений от внешних экологических стрессов. Процессы производства этих веществ

сложны и могут меняться под влиянием различного рода факторов. Согласно проведенным ранее исследованиям, структура древесины и ее химическая составляющая изменяются в зависимости от условий произрастания, индивидуальных особенностей особи и места отбора образцов [9].

Цель настоящей работы – изучение химической структуры древесины ели у особей различного жизненного состояния в местах активного размножения короеда-типографа.

Экспериментальная часть

Исследования проводили на территории Удмуртской Республики (УР), площадь республики – 42.06 тыс. км². Отбор образцов проводили на юге республики подтаежной (бореальной-суббореальной/зона хвойно-широколиственных лесов) зоне, в еловых лесах местах, подвергшихся усыханию (Завьяловское, Яганское, Можгинское лесничества). В каждом лесничестве были заложены по три пробные площади. В качестве объекта исследования выступала древесина ели сибирской *Picea obovata* Ledeb.

Отбор образцов древесины проводили у растений различного жизненного состояния: 1) хорошего (крона густая или слегка изрежена, хвоя зеленая/светло-зеленая); 2) удовлетворительного (крона ажурная; хвоя светло-зеленая, матовая; прирост ослабленный; наличие на стволе механических повреждений, имеются признаки первичного повреждения ксилофагами и/или дереворазрушающими грибами); 3) неудовлетворительного (усыхание ветвей до 2/3 кроны; крона сильно ажурная; хвоя от желто-зеленой до красной бурой или отсутствует; кора частично опала, погибшие особи). Для изучения биохимических особенностей древесины ели в пределах каждой группы отбирались по три особи.

Отбор проб проводили в октябре 2019 г. Возраст растений – 68–70 лет. У растений образцы древесины отбирались на высоте 0,3 м от корневой шейки дерева возрастным буром. Масса навески для экстракции составляла 1 г. Содержание экстрактивных веществ определяли путем горячей отгонки в аппарате Сокслета: водорастворимые вещества – горячей водой, смолоподобные вещества – спирто-толуольной смесью. Содержание танинов в растворе определяли при помощи спектрофотометра ПЭ-5400УФ при длине волны 277 нм [10, 11].

На пробной площади, где был выявлен высокий процент сухостойных деревьев, проводилась валка модельных особей для экстракции древесины растворителями различной полярности. В пределах каждого жизненного состояния отбиралось по две особи, после чего составлялась смешанная проба. Масса навески для экстракции составляла не менее 100 г. Экстракцию исходного измельченного сырья проводили этилацетатом в колбе с обратным холодильником при температуре кипения растворителя (75–78 °С) при соотношении сырье : экстрагент 1 : 10. Время экстракции – 4 ч. Полученный экстракт обрабатывали гексаном (1 : 10) настаиванием без нагрева в течение суток. Затем экстракт с гексаном экстрагировали на водяной бане при температуре кипения растворителя в течение 1 ч. Экстрагирование гексаном проводили дважды с последующим объединением. Экстракт, полученный этилацетатом, содержал преимущественно фенольные соединения, гексаном – смолистые соединения.

Содержание лигнина в древесине определяли кислотным методом. Измельченная проба древесины учетных особей после обработки спирто-толуольной смесью подвергалась воздействию 72% серной кислотой [12]. Содержание экстрактивных веществ и структурных компонентов клеточной стенки определялось на абсолютно сухое состояние (а.с.с.).

Древесина особей неудовлетворительного состояния изучалась на степень разложения микодеструкторами, путем поглощения 1%-го гидроксида натрия (NaOH) [13].

Статистическую обработку результатов исследования проводили с использованием пакета статистических программ Statistica 6.0. Использовались методы описательной статистики, кластерного и дисперсионного/ANOVA(метод множественного сравнения LCD-test) анализов.

Обсуждение результатов

Согласно литературным данным, на содержание экстрактивных веществ в древесине значительное влияние оказывает степень разложения древесины мицелиальными грибами [14]. В связи с этим при отборе образцов древесины деревьев неудовлетворительного жизненного состояния выбраковывались особи с высокой степенью разрушения древесины (старый сухостой) и имеющие внутренние пустоты в стволе. Растворимость гидроксида натрия в образцах древесины составляла от 12.3 до 16.7%, что соответствует древесине с незначительным разрушением [12].

Сравнительное исследование химической структуры древесины проводилось различными методами статистической обработки.

Кластерный анализ позволяет объединить изучаемые показатели в группы по сходным признакам (параметрам). Анализ показал по районам исследования не выявил четкой закономерности.

Кластерный анализ по жизненному состоянию ели в районах исследования по изучаемым биохимическим показателям выявил два кластера. В первый кластер объединились особи ели неудовлетворительного жизненного состояния, во второй кластер – особи ели хорошего и удовлетворительного жизненного состояния (рис. 1).

Для дальнейшей интерпретации полученных данных нами использовался дисперсионный анализ по перекрестно-иерархической схеме, где в качестве факторов выступали место сбора (лесничество и ПП) и состояние растений.

Результаты анализа выявили, что на общее содержание экстрактивных веществ в древесине оказывают условия произрастания (лесничество и ПП) и взаимодействие факторов (лесничества, ПП и состояние растений) (табл. 1). Графическое изображение взаимодействия факторов по результатам дисперсионного анализа представлено на рисунке 2.

По результатам наших исследований, вариация экстрактивных веществ наблюдается в широком диапазоне. В зависимости от лесничества, пробной площади и состояния растения содержание экстрактивных веществ изменяется от 5.82 до 27.67% от а.с.с.

Особая картина отмечается в Можгинском лесничестве. Вне зависимости от условий произрастания (ПП) и жизненного состояния особей статистически достоверные отличия между растениями отсутствуют. На наш взгляд, это обусловлено отсутствием реакции особей на раздражители. По результатам натурных обследований на ПП-х (1 и 3) нами не были обнаружены особи ели, пораженные короедом-типографом, а гибель растений в данных насаждениях связана с естественным отпадом деревьев. Однако на ПП2 нами выявлены места усыхания ели. Очаг погибающих (погибших) растений представлял собой локально расположенные растения от 2 до 8 шт. У погибших растений на стволе наблюдались вылетные отверстия насекомых. У растений хорошего жизненного состояния выявлено достоверно более высокое общее содержание экстрактивных веществ, в сравнении с особями иных жизненных состояний (рис. 2).

Определение компонентного состава экстрактивных веществ на фоне неблагоприятных факторов позволяет достичь понимания работы иммунного механизма растительного организма. Вещества, экстрагируемые горячей водой, – это, как правило, вещества, ингибированные в клеточную стенку, тогда как смолоподобные вещества формируются в межклеточном пространстве.

Исследования по содержанию смолоподобных веществ в древесине выявило, что значимым фактором являются условия произрастания ($p < 0.05$), при этом жизненное состояние растений не влияет на содержание этих веществ в древесине ($p > 0.05$).

Результаты исследований по содержанию водорастворимых веществ выявили, что на количественное содержание этой группы значимое влияние оказывают условия произрастания (лесничество и ПП) и взаимодействие факторов (состояние и условия произрастания) (табл. 2).

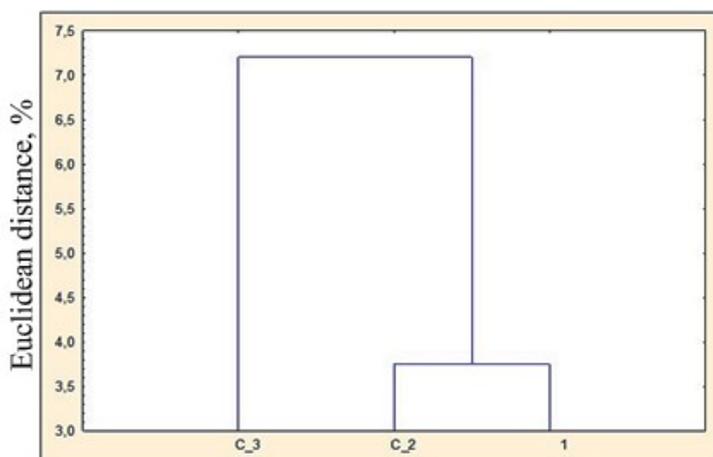


Рис. 1. Результаты кластерного анализа жизненного состояния особей по биохимическим показателям (1 – хорошее жизненное состояние; C_2 – удовлетворительное жизненное состояние; C_3 – неудовлетворительное жизненное состояние)

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа по общему содержанию экстрактивных веществ в древесине *Picea obovata* Ledeb.

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	2	307.51	54	13.66	22.51	<0.05
2	2	438.50	54	13.66	32.10	<0.05
3	2	8.70	54	13.66	0.64	>0.05
12	4	184.41	54	13.66	13.50	<0.05
13	4	23.52	54	13.66	1.72	>0.05
23	4	41.82	54	13.66	3.06	<0.05
123	8	33.19	54	13.66	2.43	<0.05

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

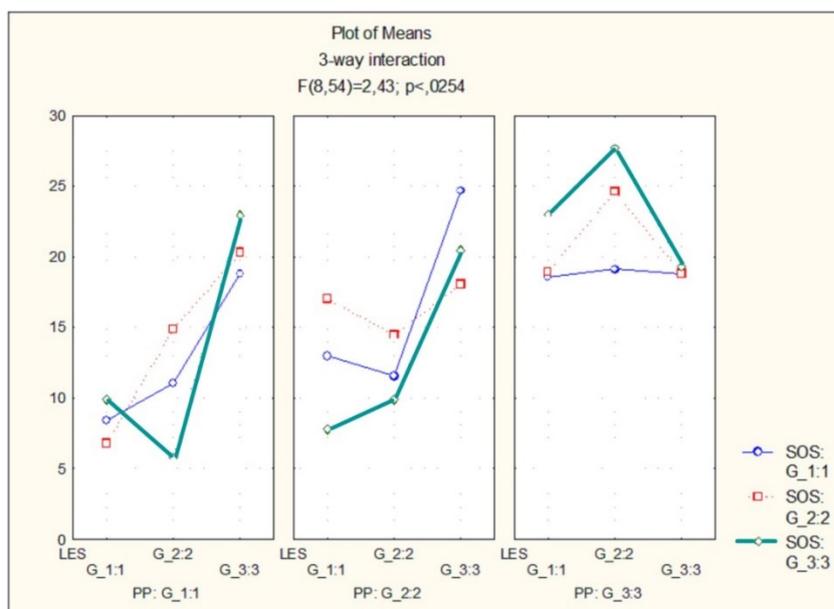


Рис. 2. Общее содержание экстрактивных веществ в древесине при взаимодействии факторов (PP G_1:1 – пробная площадь 1, G_2:2 – пробная площадь 2, G_3:3 – пробная площадь 3; LESG_1:1 – Завьяловское лесничество, LESG_2:2 – Яганское лесничество, LESG_3:3 – Можгинское лесничество; SOSG_1:1 – хорошее состояние, SOSG_2:2 – удовлетворительное состояние, SOSG_3:3 – неудовлетворительное состояние)

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

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	2	201.74	54	7.27	27.73	<0.05
2	2	502.29	54	7.27	69.05	<0.05
3	2	9.15	54	7.27	1.26	>0.05
12	4	146.03	54	7.27	20.07	<0.05
13	4	12.153	54	7.27	1.67	>0.05
23	4	32.65	54	7.27	4.49	<0.05
123	8	16.11	54	7.27	2.21	<0.05

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

Таким образом, изменение содержания общего количества экстрактивных веществ связано с изменениями группы водорастворимых экстрактивных веществ. Графические изображения взаимодействия факторов водорастворимых веществ и общего содержания экстрактивных веществ идентичны (рис. 3).

Водорастворимые экстрактивные вещества – это поли- и моносахариды, пектиновые вещества, камеди, белки, красители, циклические спирты и танины. Однако именно полифенольные соединения (танины), согласно научным публикациям, играют важную защитную роль при воздействии факторов негативного характера [15, 16].

Результаты наших исследований подтверждают ранее опубликованные данные. У исследуемых особей наблюдается достоверное отличие по содержанию танинов в древесине в зависимости от жизненного состояния. У растений хорошего и удовлетворительного состояния содержание танинов достоверно больше, чем у растений неудовлетворительного состояния (рис. 4).

У растений удовлетворительного и неудовлетворительного жизненного состояния отмечены значительные колебания по содержанию экстрактивных веществ, что может отражать нарушение гомеостатических механизмов растительного организма.

На пробной площади с высоким процентом отпада (ППІ Яганского лесничества) отбирались модельные деревья для обработки древесины этилацетатом и гексаном. Данные по экстракции приведены в таблице 3.

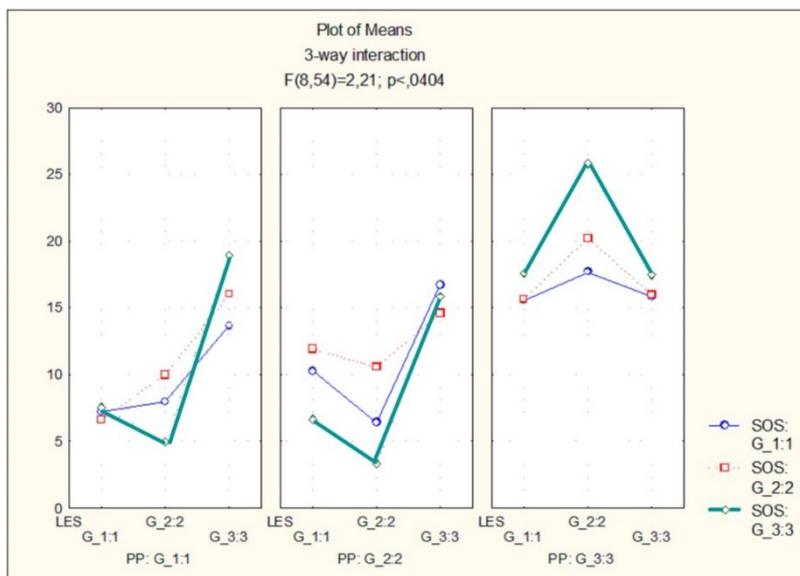


Рис. 3. Содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине при взаимодействии факторов (PP G_1:1 – пробная площадь №1, G_2:2 – пробная площадь №2, G_3:3 – пробная площадь №3; LESG_1:1 – Завьяловское лесничество, LESG_2:2 – Яганское лесничество, LESG_3:3 – Можгинское лесничество; SOSG_1:1 – хорошее состояние, SOSG_2:2 – удовлетворительное состояние, SOSG_3:3 – неудовлетворительное состояние)

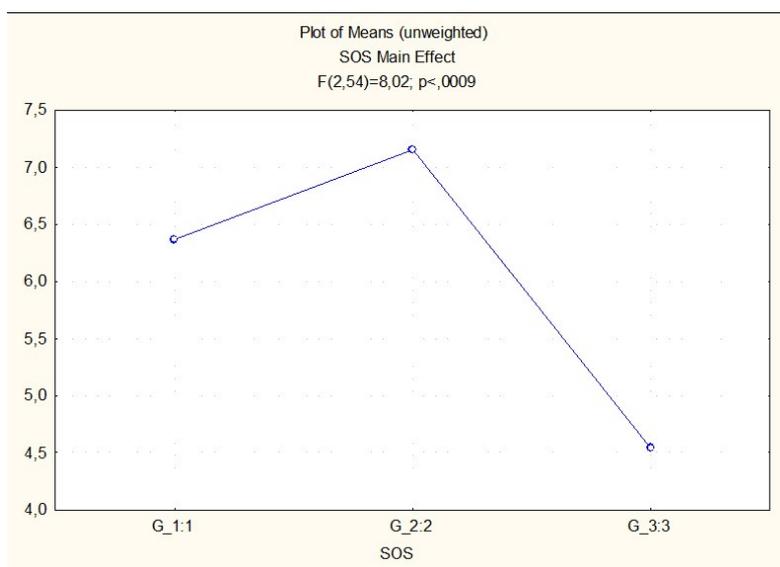


Рис. 4. Содержание танинов в древесине *Picea obiovata* Ledeb. в зависимости от жизненного состояния (SOSG_1:1 – хорошее состояние, SOSG_2:2 – удовлетворительное состояние, SOSG_3:3 – неудовлетворительное состояние)

Таблица 3. Выход экстрактивных веществ из древесины *Picea obovata* Ledeb. (Удмуртская Республика, 2019)

Объект исследования	Выход этилацетатного экстракта (I), % от а.с.в.	Выход гексанового экстракта (II), % от а.с.в.	Выход фенольных соединений, % от веса экстракта I	Выход смолистых веществ, % от веса экстракта II
Ель (хор.)	1.98	1.47	25.8	74.2
Ель (удов.)	0.85	0.56	34.1	65.9
Ель (неудов.)	0.96	0.36	37.5	62.5

Примечание: Ель (хор.) – ель сибирская хорошего жизненного состояния; Ель (удов.) – ель сибирская удовлетворительного жизненного состояния; Ель (неудов.) – ель сибирская неудовлетворительного жизненного состояния; а.с.с. – абсолютно сухое сырье.

По данным этилацетатной и гексановой экстракции выявлено, что у особей хорошего жизненного состояния наблюдается наибольшее содержание экстрактивных веществ в сравнении с особями других жизненных состояний. У всех исследуемых растений преобладает доля смолистых веществ над фенольными, однако с ухудшением состояния начинает увеличиваться доля фенольных соединений с 25.8% у растений хорошего состояния до 37.5% у растений неудовлетворительного состояния при уменьшении доли смолистых веществ.

Достоверных отличий по содержанию лигнина и полисахаридов в древесине выявлено не было. Возможно, это связано с тем, что на количественное содержание данных компонентов клеточной стенки в меньшей степени влияют условия произрастания, чем видовая принадлежность.

Таким образом, в результате исследований выявлено, что в условиях воздействия короеда-типографа полимерные структурные компоненты древесины ели (лигнин и полисахариды) не изменяются, однако происходит количественное увеличение неструктурных компонентов, таких как экстрактивные вещества. Общее увеличение экстрактивных веществ происходит за счет водорастворимой группы. Очевидно, выявленное нами усиление процессов образования данной группы (в отличие от смолородных веществ) обусловлено выработкой танинов и является одной из стратегий метаболической защиты ели к поражению ксилофагами. Так, согласно научной литературе, вещества, ингибированные в клеточную стенку, обладают больше защитными свойствами, в сравнении с веществами из межклеточного пространства [17–19].

На заселение особей ели короедами важное значение имеет содержание в древесине смолородных веществ. Такие составляющие смолы, как α -пинен, β -пинен, лимонен и частично камфенон привлекают жуков в период лета [20]. Возможно, именно с этим обстоятельством связано снижение доли смолородных веществ и увеличение доли танинов.

Наибольшее содержание всех групп метаболитов (в том числе и танинов) отмечено у особей удовлетворительного жизненного состояния. Деревья данной группы имеют признаки усыхания и иные патологии ствола и кроны, однако повышенное содержание экстрактивных веществ в древесине способствует функционированию механизмов защиты. В то же время значительное варьирование изучаемых биохимических показателей у деревьев удовлетворительного жизненного состояния может свидетельствовать о возможном нарушении иммунной системы. Выявленная нами более широкая вариабельность экстрактивных веществ у растений удовлетворительного состояния вполне может отражать вариацию всех физиолого-биохимических и морфологических параметров угнетенных особей и говорить о более широких их приспособительных реакциях.

Выводы

Определено, что на общее содержание экстрактивных веществ древесины достоверное влияние оказывает жизненное состояние особей и условия произрастания. Общее увеличение экстрактивных веществ в древесине растений, подвергшихся нападению, происходит за счет группы водорастворимых экстрактивных веществ. Так, зафиксировано увеличение танинов у растений удовлетворительной группы (7.15%), в сравнении с растениями хорошего состояния (6.37%) и уменьшение у растений неудовлетворительного состояния (3.91%).

Содержание структурных компонентов клеточной стенки варьируется: лигнина – от 15.2 до 32.14% и полисахаридов – от 47.15 до 66.25% от а.с.с. и не имеет достоверно статистических различий в зависимости от повреждаемости короедами.

Список литературы

1. Указ Губернатора Архангельской области №116-у от 14.12.2018 г. Об утверждении Лесного плана Архангельской области.
2. Жигунов А.В., Семакова Т.А., Шабунин Д.А. Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России // Материалы научной конференции, посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН. Петрозаводск, 2007. С. 42–52.
3. Алябьев А.Ф. Усыхание ельников Подмосковья // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2013. №6 (98). С. 159–166.
4. Иванчина Л.А., Залесов С.В. Влияние типа леса на устойчивость еловых древостоев Прикамья // Пермский аграрный вестник. 2017. №1 (17). С. 38–43.
5. Ведерников К.Е., Бухарина И.Л., Загребин Е.А. Динамика площади еловых насаждений в Удмуртской Республике // Современные условия взаимодействия науки и техники: сборник статей Всероссийской научно-практической конференции. Уфа, 2019. Т. 2. С. 77–81.
6. Федоров Н.И., Сарнацкий В.В. Причинно-следственные связи массового усыхания ельников Беларуси в 1993–1998 годы // Лес XXI века: тезисы докладов Международной практической конференции. Брянск, 2005. С. 58.
7. Tuffen M.G., Grogan N.M. Current, emerging and potential pest threats to Sitka spruce plantations and the role of pest risk analysis in preventing new pest introductions to Ireland // Forestry: An International Journal of Forest Research. 2019. Vol. 92. Pp. 26–41. DOI: 10.1093/forestry/cpy036.
8. Маслов А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М., 2010. С. 6–29.
9. Scheffer T.C., Cowling E.B. Natural resistance of wood to microbial deterioration // Annual Review of Phytopathology. 1966. Pp. 147–168.
10. Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы: учебное пособие для вузов. М., 1991. 320 с.
11. Solvent extractives of wood and pulp. Test Method T 204 om-88. TAPPI, 1988 a.
12. Acid-insoluble lignin in wood and pulp. Test Method T 222 om-88. TAPPI, 1988 b.
13. 1% NaOH soluble (%) T 212 om-93. TAPPI, 1993b.
14. Ateş S., Akyildiz D.D., Olgun Ç. Effect of *Pleurotus ostreatus* White-rot fungi on Chemical Properties of Beech (*Fagus orientalis*) Wood Chips. Kastamonu Uni., Orman Fakültesi Dergisi, 2016. Vol. 16 (1). Pp. 83–89.
15. Фуксман И.Л., Новицкая Л.Л., Исидоров В.А. и др. Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса // Лесоведение. 2005. №3. С. 4–10.
16. Schofield J.A., Hagerman A.E., Harold A. Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter // J. Chem. Ecol. 1998. Vol. 24. Pp. 1409–1421. DOI: 10.1023/A:1021287018787.
17. Hillis W.E. Heartwood and tree exudates. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 1987. 268 p.
18. Kleist G., Schmitt U. Evidence of accessory compounds in vessel walls of Sapelli heartwood (*Entandrophragma cylindricam*) obtained by transmission electron microscopy // Holz Roh Werkst. 1999. Pp. 93–95. DOI: 10.1007/PL00002633.
19. Srinivasan U., Ung T., Taylor A., Cooper P.A. Natural durability and waterborne treatability of tamarack // Forest Prod. J. 1999. Vol. 49(1). Pp. 82–87.
20. Rudinsky J.A., Novak V., Svihra P. Atraktivita lykozrouta smrkoveho (*Ips typographus* L.) k terpenum a feromonum // Lesnictvi. 1970. Vol. 16. Pp. 51–62.

Поступила в редакцию 17 сентября 2020 г.

После переработки 10 марта 2021 г.

Принята к публикации 18 октября 2021 г.

Для цитирования: Ведерников К.Е. Изменение химического состава древесины *Picea obovata* Ledeb. под воздействием *Ips typographus* L. // Химия растительного сырья. 2021. №4. С. 251–258. DOI: 10.14258/jcrpm.2021048466.

Vedernikov K.Ye. CHANGES IN THE CHEMICAL COMPOSITION OF WOOD *PECEA OBOVATA* LEDEB. UNDER THE INFLUENCE OF *IPS TYPOGRAPHUS* L.

Udmurt State University, ul. Universitetskaya, 1, Izhevsk, 426034 (Russia), e-mail: wke-les@rambler.ru

The process of forest destruction is very dynamic and covers the entire boreal zone of the Northern hemisphere. Against the background of deterioration of the sanitary condition of plantings, pathogenic organisms become more active. The article presents materials on the study of the chemical composition of wood of individuals of various life conditions of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the conditions of distribution of bark beetle (*Ips typographus* L.). Plants of various life States were studied for the content of water-soluble and resin-like extractives, tannins, lignin, and polysaccharides. The obtained data were subjected to statistical processing. Under the influence of the bark beetle-typographer, no significant differences were found between individuals of different life States in the polymer structural components of spruce wood (lignin and polysaccharides). In the course of the study, it was noted that during the colonization of bark beetles in plants, the content of extractive substances increases. With deterioration, the proportion of phenolic compounds begins to increase from 25.8% in plants of good condition to 37.5% in plants of unsatisfactory condition, with a decrease in the proportion of resinous substances. An increase in phenolic compounds is associated with an increase in tannins. The highest content of all groups of metabolites (including tannins) was observed in individuals of a satisfactory life state and is 7.15% of the a.s.s.

Keywords: spruce stands, mass drying, extractive substances, lignin, polysaccharides, tannins, stability.

References

1. Ukaz Gubernatora Arkhangel'skoy oblasti №116-u ot 14.12.2018 g. Ob utverzhdenii Lesnogo plana Arkhangel'skoy oblasti. [Decree of the Governor of the Arkhangelsk Region No. 116-u dated 12/14/2018. On approval of the Forest Plan of the Arkhangelsk Region]. (in Russ.).
2. Zhigunov A.V., Semakova T.A., Shabunin D.A. *Materialy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 50-letiyu Instituta lesa Karelskogo nauchnogo tsentra RAN*. [Proceedings of the scientific conference dedicated to the 50th anniversary of the Forest Institute of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. Petrozavodsk, 2007, pp. 42–52. (in Russ.).
3. Alyab'yev A.F. *Vestnik MGUL – Lesnoy vestnik*, 2013, no. 6 (98), pp. 159–166. (in Russ.).
4. Ivanchina L.A., Zalesov S.V. *Permskiy agrarnyy vestnik*, 2017, no. 1 (17), pp. 38–43. (in Russ.).
5. Vedernikov K.Ye., Bukharina I.L., Zagrebin Ye.A. *Sovremennyye usloviya vzaimodeystviya nauki i tekhniki: sbornik statey Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. [Modern conditions for the interaction of science and technology: collection of articles of the All-Russian scientific and practical conference]. Ufa, 2019, vol. 2, pp. 77–81. (in Russ.).
6. Fedorov N.I., Sarnatskiy V.V. *Les XXI veka: Tezisy dokladov mezhdunarodnoy prakticheskoy konferentsii*. [Forest of the XXI century: Abstracts of the international practical conference]. Bryansk, 2005, pp. 58. (in Russ.).
7. Tuffen M.G., Grogan H.M. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2019, vol. 92, pp. 26–41. DOI: 10.1093/forestry/cpy036.
8. Maslov A.D. *Koroyed-tipograf i usykhaniye yelovykh lesov*. [Bark beetle typographer and drying up of spruce forests]. Moscow, 2010, pp. 6–29. (in Russ.).
9. Scheffer T.C., Cowling E.B. *Annual Review of Phytopathology*, 1966, pp. 147–168.
10. Obolenskaya A.V., Yel'nitskaya Z.P., Leonovich A.A. *Laboratornyye raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy: uchebnoye posobiye dlya vuzov*. [Laboratory work on the chemistry of wood and cellulose: a textbook for universities]. Moscow, 1991, 320 p. (in Russ.).
11. *Solvent extractives of wood and pulp. Test Method T 204 om-88*. TAPPI, 1988 a.
12. *Acid-insoluble lignin in wood and pulp. Test Method T 222 om-88*. TAPPI, 1988 b.
13. *1% NaOH soluble (%) T 212 om-93*. TAPPI, 1993b.
14. Ateş S., Akyıldız D.D., Olgun Ç. *Effect of Pleurotus ostreatus White-rot fungi on Chemical Properties of Beech (Fagus orientalis) Wood Chips*. Kastamonu Uni., Orman Fakültesi Dergisi, 2016, vol. 16 (1). Pp. 83–89.
15. Fuksman I.L., Novitskaya L.L., Isidorov V.A. i dr. *Lesovedeniye*, 2005, no. 3, pp. 4–10. (in Russ.).
16. Schofield J.A., Hagerman A.E., Harold A. *J. Chem. Ecol.*, 1998, vol. 24, pp. 1409–1421. DOI: 10.1023/A:1021287018787.
17. Hillis W.E. *Heartwood and tree exudates*. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 1987, 268 p.
18. Kleist G., Schmitt U. *Holz Roh Werkst.*, 1999, pp. 93–95. DOI: 10.1007/PL00002633.
19. Srinivasan U., Ung T., Taylor A., Cooper P.A. *Forest Prod. J.*, 1999, vol. 49(1), pp. 82–87.
20. Rudinsky J.A., Novak V., Svihra P. *Lesnictvi*, 1970, vol. 16, pp. 51–62.

Received September 17, 2020

Revised March 10, 2021

Accepted October 18, 2021

For citing: Vedernikov K.Ye. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2021, no. 4, pp. 251–258. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprn.2021048466.