

# ПРОМЫШЛЕННЫЕ ИСТОЧНИКИ ПОЛУЧЕНИЯ ЭКДИСТЕРОИДОВ. ЧАСТЬ II. ECDYSTERONE: РАСТЕНИЯ ИЗ РОДА RHARONTICUM (ОБЗОР)

**Тимофеев Н.П.**

КХ БИО, г. Коряжма, Россия

## **Введение**

Как было показано в I части обзора (Тимофеев, 2003), экдистероиды обнаружены практически во всех растительных объектах, но различия в уровнях концентрации достигают огромных величин – 8–9 порядков. Присутствие повышенных их количеств характерно, наряду с цветковыми растениями, для таких древних организмов, как папоротники, грибы, мхи, водоросли, голосеменные растения (Балтаев, 2000). Фитоэкдистероиды обнаружены в таксонах растений, как близко, так и далеко отстоящих в филогенетическом плане друг от друга. В отделе *Magnoliophyta* экдистероиды обнаружены во всех 10 подклассах, 40 порядках и более 80 семействах разного уровня эволюционной продвинутости (Володин и Чадин, 2003).

Обычное содержание составляет очень малую величину – менее 0,00001%; примерно у 4–5% растений – сотые и тысячные доли; лишь у незначительного числа видов мировой флоры концентрация достигает 0,5–1,5% от сухого веса. Известны характеристики более 310 экдистероидов, но из всего структурного разнообразия наиболее активны и нашли широкое практическое применение лишь *ponasterone*, *muristerone* и *ecdysterone* (рис. 1), а также некоторые их производные (Тимофеев, 2004а).

Первичный химический синтез экдистероидов в искусственных условиях не осуществляется; как правило, из более активных соединений природного синтеза методом химической трансформации могут быть получены малоактивные продукты вторичного значения (Dinan, 2003). Аналогичные проблемы возникают при использовании методов биотехнологии – биосинтез в условиях культуры тканей, клеток или модифицированных корней сопровождается накоплением неидентифицированных или неактивных соединений (Тимофеев, 2004а).

Важнейшие сырьевые источники получения *ponasterone* и *muristerone* (виды *Paxillus*, *Tapinella*, *Pteridium*, *Osmunda*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Taxus*, *Ipo-*

*тога*) проанализированы в первой части работы, опубликованной в 2003 году (сборник научных трудов РАЕН, выпуск 9, с. 64–86). В этой части рассмотрен род *Rhaponticum* – его систематика, важнейшие представители и их характеристика, состав фитоэкдистероидов и перспективы использования в народном хозяйстве.

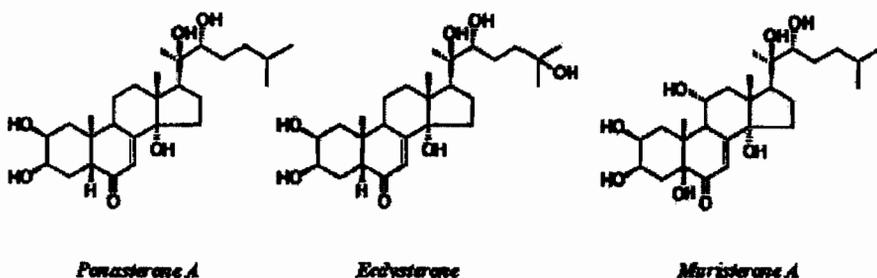


Рис. 1. Экдистероиды, нашедшие широкое практическое применение

## 1. Патентная база и препараты

Учитывая биологическую и экономическую важность фитоэкдистероидов в улучшении качества жизни человека, в настоящее время ведущими лабораториями разных стран проводится скрининг и биотестирование всей мировой флоры, молекулярное моделирование активности известных и вновь открываемых экдистероидов с целью выявления наиболее важных составов и их носителей (Harmata и Dinan, 1997; Dinan и др., 1999, 2001a; Балтаев, 2000; Voigt и др., 2001; Ravi и др., 2001; Volodin и др., 2002; Harmata и др., 2002; Hormann и др., 2003; Dinan, 2003; Lafont, 2003; Bathori и Pongracz, 2005).

Достигнутые успехи по выявлению видов-сверхпродуцентов и разработка передовых технологий изолирования экдистероидов из растительного сырья открыли возможности для начала множества работ в области фундаментальных и прикладных разработок. Современный уровень научных изысканий по экдистероидам включает исследования в области генетики, клеточной и молекулярной биологии, биомедицинской химии, физиологии человека, животных и растений. Прикладные направления связаны с фармакологией, медициной, энтомологией и рядом областей сельского хозяйства – использование фитоэкдистероидов в качестве фармацевтических, инсектицидных или противопаразитарных средств.

За последнее десятилетие началось коммерческое использование трех важнейших экдистероидов – *ponasterone* (*ponA*), *muristerone* (*murA*) и *ecdysterone* (*20-hydroxyecdysone*, *20E*). В патентной базе США (*US Patent & Trademark Office*

– <http://patft.uspto.gov>; режим поиска по ключевым словам) наибольшее число патентов по состоянию на начало 2005 года зарегистрировано по *muristerone* – 82 (рис. 2А). Стремительно растет число заявок на патенты (*pregnant*), особенно с использованием высокоактивных составов. Число поданных заявок за период 2001–2004 гг., где упоминаются высокоактивные составы *ronasterone* и *muristerone*, в 1.6 раза выше, чем число патентов за 1976–2004 гг. с этими же экдистероидами (201 заявка против 124-х патентов). Среднегодовое число поданных за последние 4 года заявок с использованием *muristerone* составляет 33, *ronasterone* – 18, *ecdysterone* – 8, по всем другим экдистероидам – 7. В предыдущие 20 лет в среднем за год патентовались 1–3 работы.

За 2003 год темпы прироста зарегистрированных патентов по отношению к предыдущему периоду времени за 1995–2002 гг. составили 253% (рис. 2В). По *ronasterone* этот показатель за 2003 год был равен 333%, по *ecdysterone* – 205%.

Несмотря на обилие потенциальных источников, фактически для получения *ecdysterone* и препаратов на их основе нашли применение весьма ограниченное число видов из мировой флоры – это папоротники (*Polypodium*) и высшие семенные растения, главным образом из семейств *Asteraceae* (*Rhaponticum* или *Leuzea*), *Amaranthaceae* (*Pfaffia*, *Achyranthes*), *Commelinaceae* (*Cyanotis*) и *Labiatae* (*Ajuga*). В целом число привлеченных видов, используемых для получения экдистероид содержащих препаратов в промышленных масштабах, не превышает и десятка видов. Это крайне ничтожная величина, если исходить из количества систематизированных родов покрытосемянных растений, равных 13 479 (*Brummitt u Powell, 1992*), включающих в себя до 421 200 видов (*Govaerts, 2001*). Причины такого положения кроются в крайне малой степени изученности перспективных видов, их недоступности из дикорастущих источников, а также разной степени токсичности надземных органов.

Легендарным растением, дошедшим из глубины веков древней восточной медицины до наших дней и включенным из средств народной медицины в официальную фармакопею, является *Rhaponticum carthamoides* (*Willd.*) *Ijlin* (Растительные ресурсы, 1994, Т. 8, с. 163). В настоящее время среди 172 экдистероид содержащих препаратов различных форм, предлагаемых на мировом коммерческом рынке, около 36 % долевого участия занимают препараты из *R. carthamoides* (Тимофеев, 2001а; Lafont и Dinan, 2003). Относительная доля других видов в структуре источников составляет: *Pfaffia* – 28%, *Cyanotis* – 14%, *Polypodium* – 4%, *Achyranthes* и *Ajuga* – по 1% (рис. 3). Препараты без указания видов-источников выпускаются из химически изолированных экдистероидов (22%, в т.ч. 6% в виде смеси из разных источников), полученных главным образом, по методам биотехнологии из *Polypodium*, *Serratula* и *Ajuga* (культуры клеток, тканей и генетически модифицированных корней).

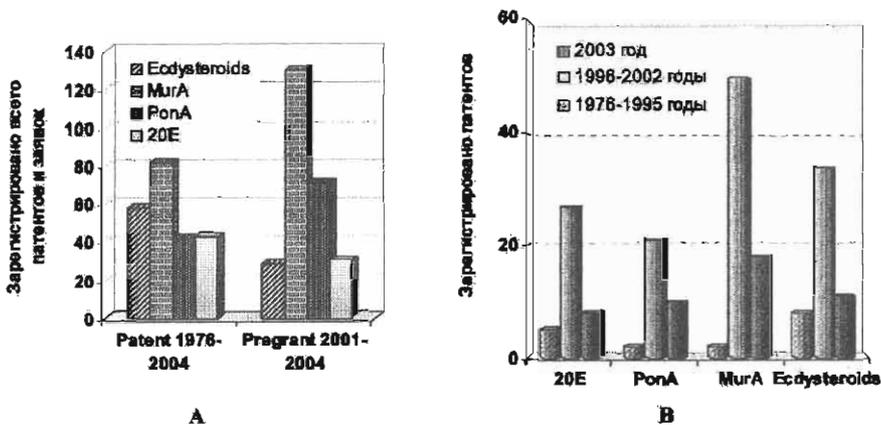


Рис. 2. Динамика прироста патентной базы США по экидстероидам

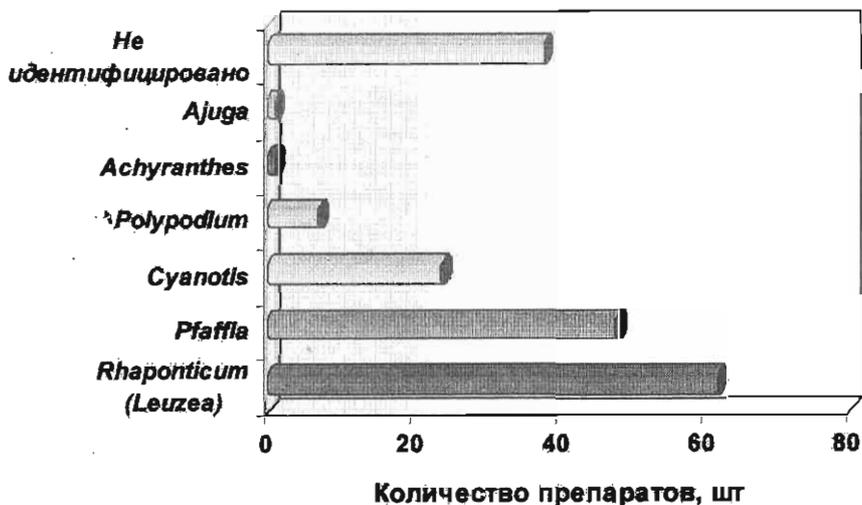


Рис. 3. Мировой рынок экидстероид содержащих препаратов на основе фитоэкидстероида еcdysterone (по Тимофееву, 2001а; Lafont и Dinan, 2003)

## 2. Под *rhaponticum ludwig* (*rhaponticum hill*)

*Rhaponticum* – род из сем. *Asteraceae* (*Compositae*). Для сем. сложноцветных, включающего, по разным источникам, от 20000 до 23000 видов из 1200–1500 разных родов, и относящихся к 12–13 трибам (Bremer, 1994; Еленевский и др., 2001), не характерно накопление больших концентраций экидистероидов, за исключением родов *Rhaponticum* и *Serratula*. Всего в этом семействе экидистероиды обнаружены у представителей 5 родов, но присутствие их в других родах носит следовый характер (Володин и Чадин, 2003).

Базисное содержание фитоэкидистероидов в надземных и подземных органах важнейших видов составляет 0,05–0,30%, в плодах (семена) – 0,5–1,5%. Виды содержат примерно одинаковый состав мажорных экидистероидов (*ecdysterone*, *polypodine B*, *integristerone*, *inokosterone*,  $\alpha$ -*ecdysone*, *2-deohyecdysterone*), различия заключаются в минорных компонентах (Растительные ресурсы, 1993; Свиридова и др., 1998; Бердин и Адекенов, 1998). Практическое значение имеют два вида – *R. carthamoides* и *R. uniflorum*. Первый вид интродуцирован и исследуется в 15 государствах (Россия, Чехословакия, Польша, Болгария, Венгрия, Финляндия, Китай, Австрия, Германия, Белоруссия, Литва, Молдавия, Казахстан, Узбекистан, Украина). Второй вид изучается и используется в основном Китае. По остальным видам велись или ведутся скрининговые исследования в ботанических садах и биохимических лабораториях некоторых стран Европы и Азии (Россия, Чехия, Белоруссия, Узбекистан, Казахстан, Австрия, Испания, Германия).

### 2.1. Систематика рода

Систематика рода *Rhaponticum* является чрезвычайно запутанной. В последние 260 лет ботаники, основываясь на внешних морфологических признаках, объединяли в одну группу множество разновидностей из родов *Centaurea* (*Centauria*) L., *Cnicus* L., *Cirsium* Mill., *Rhaponticum* Ludw. (*R. Hill*=*Hall.*, *R. Adans.*), *Rhacoma* Adans., *Leuzea* DC., *Stemmacantha* Cass. (табл. 1).

В середине XVIII века, ко времени введения бинарной номенклатуры в качестве таксономической единицы вида, современных представителей рода *Rhaponticum* относили к группам *Centaurea* (*Centauria*), *Cnicus* и *Cirsium*. Под *Rhaponticum* Ludw., образованный в 1757 году, был узаконен в 1779 году французским натуралистом de Lamarck J.B. вместо *Rhapontica* Hill, введенного в 1762 году. Позднее, в 1805 году, он был заменен родом *Leuzea* D.C., а в 1817 году – *Stemmacantha* Cass. (Dittrich, 1984).

В современной научной литературе одних и тех же видовых представителей относят к 3 родам – *Rhaponticum*, *Leuzea* и *Stemmacantha* (прил. 1–3). В 1977 году, обзоре Dittrich M., в трибе *Cynareae* (*Cardueae*) присутствовали роды *Rhaponti-*

Таблица 1. История систематики растений рода *Rhaponticum* (сем. Asteraceae, триба Cardueae)

Род	Год включения	Литературные источники <sup>10</sup>
1. <i>Centaurea</i> ( <i>Centauria</i> ) L. <sup>1</sup>	1737	Gen. ed. i. 263
2. <i>Cnicus</i> L. <sup>1</sup>	1753	Species Plantarum, 2: 826
3. <i>Cirsium</i> Mill. <sup>2</sup>	1754	The Gardeners Dictionary abridged, 3
4. <i>Rhaponticum</i> Ludw. <sup>3</sup>	1757	Institutiones Historico-Physicae Regni Vegetabilis, ed. 2, 123
<i>Rhapontica</i> Hill <sup>4</sup> (=Hall. <sup>6</sup> )	1762	Veg. Syst. iv., 47
<i>Rhaponticum</i> Adans. <sup>5</sup>	1763	Fam. ii. 117 (1763); Juss. Gen. 174 (1789).
5. <i>Rhacoma</i> Adans. <sup>5</sup>	1763	Families des Plantes, 2
6. <i>Leuzea</i> <sup>7</sup> DC. <sup>8</sup>	1805	Flore Francaise, 4, 109
7. <i>Stemmacantha</i> Cass. <sup>9</sup>	1817	Bull. Sci. in Bull. Soc. Philom., 12

Примечание. <sup>1</sup>L. – Carl Linnaeus, 1707–1778; <sup>2</sup>Mill. – Philip Miller, 1691–1771; <sup>3</sup>Ludw. – Christian Gottlieb Ludwig, 1709–1773; <sup>4</sup>Hill – John Hill, 1716–1775; <sup>5</sup>Adans. – Michel Adanson, 1727–1806; <sup>6</sup>Hall – William Hall, 1743–1800; <sup>7</sup>Leuzea – Deleuze (de Leuze); Joseph Philippe François, 1753–1835; <sup>8</sup>DC. – Augustin Pyramus de Candolle, 1778–1841; <sup>9</sup>Cass. – Alexandre Henri Gabriel de Cassini, 1781–1832.

<sup>10</sup>Литературные источники приведены по <http://www.ipni.org> и <http://www.ars-grin.gov>.

*cut* и *Leuzea*, но отсутствовал род *Stemmacantha*. В 1984 году он предложил новую комбинацию, где вместо рода *Rhaponticum* ввел *Stemmacantha*, состоящую из 17 видов, 5 подвидов и 1 разновидности. В 90-е годы, по системным классификациям европейских исследователей, виды и разновидности *Rhaponticum*, а также часть видов *Leuzea* в подтрибе *Centaureinae* были вновь переотнесены к роду *Stemmacantha* (Bremer, 1994, Garsia-Jacas и др., 2001). Род *Rhaponticum* при этом был ликвидирован.

Кажется неоправданным, основываясь на выборочных исследованиях морфологического строения, кариологии и ДНК-анализа пыльцы, выводить филогенетические связи между разными видами, пространственно изолированными на 10–12 тысяч км (от Китая, Монголии и Сибири до Пиренейского полуострова и Австралии) и не имеющими общностей в ближайшем историко-географическом происхождении (первый этап обособления в группе *Rhaponticum* возник 15–25 млн. лет назад; Hellwig, 2004). Когда стала очевидной искусственность

последних конструкций систематики, было признано, что данные ДНК-анализа пыльцы и хлоропластов не устраняют потребность в других методах изучения. Кроме генетических исследований, для целей систематики важна совокупность различных ботанических и биохимических исследований.

Новая система классификации, введенная на рубеже нового тысячелетия, объединяет филогенетический анализ морфологического, анатомического, физического и фитохимического строения органов, тканей и клеток исследуемых растений, а также их хромосомный набор и ДНК-анализ последовательности генов в хлоропластах и пыльце; принимает во внимание способы воспроизведения и способность к адаптации при изменении условий внешней среды (Bremer и др., 1998; Greuter, 2003).

Хемотаксономические исследования присутствия уровней и состава экидистероидов в органах растений, являясь одним из инструментов познания для выявления филогенетических связей между близкородственными видами, могут внести понимание в таксономические связи ботанической систематики рода (Володин, 1999). Например, практически все виды *Rhaponticum* (Сосков, 1963), произрастающие в горных системах Средней Азии, содержат очень высокие уровни экидистероидов. И наоборот, нет ни одного сообщения в литературе об обнаружении фитоэкидистероидов из представителей *Leuzea* и *Stemmacantha*, обитающих на Пиренейском полуострове.

Представители рода *Stemmacantha* (*S. acaulis* (L.) Dittrich; *S. rhapontica* ssp. *rhapontica*, *S. rhapontica* ssp. *lamarckii*; *S. helenifolia* ssp. *helenifolia*, *S. rhapontica* ssp. *bicknellii*) распространены в Альпах; интродукционные исследования по ним ведутся в Австрии, Германии, Швейцарии, Италии и Франции.

Другая часть видов, выделяемых в отдельный род *Leuzea* (Dittrich, 1977; Bremer, 1994, Garsia-Jacas и др., 2001), произрастают в горных лесах Пиренейского полуострова. Наиболее известным среди них является *Leuzea conifera* (L.) DC. (*Rhaponticum conifera* (L.) Greuter, *Centaurea conifera* L., *carxofeta*, *cigala*, *culleres de pastor*, *guitarra*, *herba de ronya*, *perdiuetes*). Это мелкое розеточное растение высотой 10–30 см, встречающийся примерно на высоте 1000 м над ур. м. и используемый в медицинской практике Испании (Vazquez и др., 1997; Agelet и Valles, 2001; 2003). Другие менее изученные представители рода *Leuzea* – *L. berardiifolia*; *L. rhapontica* (L.) Holub (*alpen-bergscharte*); *L. rhapontica* ssp. *rhapontica*; *L. rhapontica* ssp. *bicknellii* (Briq.); *L. rhaponticoides*; *L. centauroides* (L.) Holub.

В 2003 году предложена новая схема систематики (Greuter, 2003), где ликвидирована группа *Stemmacantha* и *Leuzea*. В исторически восстановленную группу *Rhaponticum* входят растения, ранее относимые к родам *Rhaponticum*, *Leuzea* и *Stemmacantha*, а также, в качестве синонимов – к родам *Callicephalus*, *Karvandaria*, *Oligochaeta*, *Acroption*, *Ochrocephala* (Hellwig, 2004).

Всего в мировой флоре описано 24 вида *Rhaponticum*, включающих до 51–54 подвидов ([http://hua.huh.harvard.edu/china/mss/volume21/Asteraceae-CAS-Cardueae\\_coauthoring.htm](http://hua.huh.harvard.edu/china/mss/volume21/Asteraceae-CAS-Cardueae_coauthoring.htm); (<http://www.ipni.org>). Из них 20 видов и разновидностей, ранее относимых к *Stemmacantha* и *Leuzea*, обитают в горных лесах Средиземноморского бассейна (Hellwig, 2004). Большинство исследователей выделяют 17 близких видов *Rhaponticum*, приуроченных к горным системам Средней Азии, Монголии и Китая, обитающих на высоте до 3000 м над ур. м. 1 вид (*R. australe*) произрастает в Австралии, 2 эндемичных вида (*R. cossonianum* (Ball) Greuter или *R. caulescens*, а также *R. longifolium* (Hoffmanns. & Link) Dittrich, Soskov subsp. *ericeticola* (Font Quer) Greuter) встречаются в Северо-Западной Африке (Сосков, 1963, 1971; Ганиев, 1980; Постников, 1995). В горах Китая и Монголии встречаются 2 вида – *R. carthamoides* и *R. uniflorum*. Наибольшее видовое разнообразие (14 видов) сосредоточено в пределах бывшего СССР, горах Сибири и Средней Азии – Казахстана, Узбекистана и Киргизии (Ганиев, 1980).

## 2.2. *Rhaponticum carthamoides* (Willdenow) Iljin

В научной литературе вид фигурирует под следующими синонимами: *Leuzea*, *Maral root*; *Cnicus carthamoides* Willd.; *Centaurea carthamoides* (Willd.) Benthams; *Cirsium carthamoides* (Willd.) Link; *C. centauroides* Willd.; *C. uniflorus* Sievers; *Leuzea altaica* Fischer ex Schauers; *L. carthamoides* (Willd.) de Candolle; *Serratula* (Willd.) *carthamoides* Poiret; *S. cynarifolia* Poiret; *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich; рапонтникум сафлоровидный, рапонтник, большеголовник альпийский, левзея, маралий корень.

В истории систематики растений вид неоднократно менял названия:

- *Cnicus carthamoides* Willd. (1803); *Species Plantarum*, Editio quarta 3(3): 1686.
- *Leuzea carthamoides* DC. (1810); *Annales du muséum national d'histoire naturelle*, 16: 205.
- *Centaurea carthamoides* Chevallier. (1827); *Fl. Gen. Environs Paris*, 2(2): 569.
- *Serratula carthamoides* Buch.-Ham. ex Roxb. (1832); *Fl. ind. ed.*, 3:407.
- *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (1933); в тр. Ботанического института АН СССР, сер. 1, Флора и систематика высших растений, 1: 204.
- *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich (1984); *Candonella*, 39(1): 45–49.
- Рапонтникум сафлоровидный, левзея, маралий корень, большеголовник альпийский (1995); *Сосудистые растения России и сопредельных государств*, 992.
- *Rhaponticum carthamoides* subsp. *carthamoides* (1997); Флора Сибири, Наука, 13, 472.

До недавнего времени в современной научной литературе вид относили к трем родам – *Rhaponticum*, *Leuzea* и *Stemmacantha* (Dittrich, 1977; Черепанов, 1995; Флора Сибири, 1997). Название *Rhaponticum* (рапонтникум) обычно употребля-

ется в ботанических описаниях (Положий и Некратова, 1986), *Leuzea* (левзея) – в медицинской практике (Кушке и Алешкина, 1955; Opletal и др., 1997).

В настоящее время допускается употребление лишь одного научного наименования вида – *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. В качестве синонима возможно использование названия *Leuzea carthamoides* (Willd.) DC. От синонима *Stemmacantha carthamoides* предложено отказаться (Greuter, 2003). В практике сельскохозяйственного производства укоренилось неофициальное название *Maral root* – маралий корень (Постников, 1995).

Родовая принадлежность вида установлена как *Rhaponticum Ludw.* или *Rhaponticum Hill*, которые равнозначны (Greuter, 2003). По системе ботанической классификации вид относится к семейству *Asteraceae* (подсемейство *Asteridae*), трибе *Cardueae* (подтриба *Centaureinae*). Соматическое число хромосом равно  $2n=24, 26$  (Положий и Некратова, 1986).

### 2.2.1. Исторические сведения

Этноботаническое начало растений рода *Rhaponticum* уходит корнями в глубины древней восточной медицины, где они использовались под названиями *Lou lu* и *Lou sao* (Guo и Lou, 1992). В разные времена и у разных народов растение было известно также под наименованиями *Sinops*, *radix Echinopsis*, *radix Rhapontici*, 鹿草 (кит.); *Stemmacantha*, *Leuzea*, *russian leuzea*, *leuzea rapontica*, *maral root*, *maral koren* (англ.); *hirschwurzel*, *rhapontikum*, *bergscharte* (нем.); *maraljuuri* (фин.); *parcha caflorova* (чеш.); *maralrot*, *rapontik* (словац.), *szczodrak krokoszowy* (польск.); великоголовник (укр.); левзея сафлоровидная, маралий корень, большоголовник альпийский, рапонтик (рус.); изюбрева трава, маралова трава, аранай-убюсу, сын-отт, нижний уйман (абориг. Сибири) и т.д. (Постников, 1995; Черепанов, 1995; Флора Сибири, 1997; Тимофеев, 2001а).

Фармакологическое использование растения не прерывалось со времен древней китайской, тибетской и монгольской медицины до наших дней. Известно, что в 9-м веке арабские купцы вывозили корневища из Китая в страны Ближнего Востока. Выращивание растения в практических целях было налажено в аптекарских садах интродукторов X-го века (Ганиев, 1980). У русских переселенцев на Алтае (в 16–17 веке) ходило поверье о чудодейственной силе этого растения, который лечит от 14 недугов и возвращает молодость (Шаин и Терехин, 2002). У аборигенов Сибири и Монголии растение было известно как «корень-силач» помогающее жить до 100 лет в высокой физической, половой и духовной силе (Рабинович, 2000; Постников, 1995).

Можно предполагать, что современное название *Rhaponticum carthamoides* возникло еще в средние века из-за схожести с двумя известными в торговом мире того времени растениями: крупные черешковые листья *Rhaponticum* похо-

жи на листья ревеня черноморского (*Rheum rhaponticum* L.); а яркие, фиолетово-лиловые соцветия – на соцветия сафлора красильного (*Carthamus tinctorius* L. или *Safflower*). Само родовое слово *Rhaponticum* составное и происходит из древних названий реки *Rha* – Волга и моря *Ponticum* (*Pontus Euxinus* – Черное море). *Rheum rhaponticum* был популярен в качестве средства от желудочно-кишечных расстройств еще до нашей эры и экспортировался из Северного Китая в Самарканд и Бухару, а затем, через Черное море и реку Волгу, доставлялся в Европу. В X–XI веке растение было хорошо знакомо травникам и аптекарям того времени (Кудик и Зузук, 2001). Примерно в это же время *Carthamus tinctorius* был занесен арабами-торговцами в Азию и Европу в качестве источника получения ярких растительных красок (Баранов и Устименко, 1994).

Таким образом, идентификация редкого в торговом мире Средневековья растения строилась как “Вид, похожий листьями на ревень черноморский, соцветиями – на сафлор красильный”. Прижившееся бытовое название позднее вошло в научную терминологию. Присутствие слов *Willd.*,<sup>1</sup> *Iljin*,<sup>2</sup> *Leuzea*<sup>3</sup> и *DC.*<sup>4</sup> в наименовании растения (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. – *Leuzea carthamoides* (Willd.) DC.) обусловлено фамилиями ученых-ботаников, описавших морфологические особенности вида и внесших вклад в классификацию рода. Окончание *-oides* означает подобный. Народные названия *maral root* и *maral koren* связаны с легендами о накоплении чудодейственных свойств растения в молодых рогах горных оленей-маралов (*Cervus elaphus sibiricus*), пасущихся на дикорастущих плантациях вида (Блинова и др., 1990; Постников, 1995).

Примечание.<sup>1</sup>*Willd.* – Carl Ludwig von Willdenow, 1765–1812; <sup>2</sup>*Iljin* – Modest Mikhailovich Iljin, 1889–1967; <sup>3</sup>*Leuzea* – (de Leuze) Deleuze, Joseph Philippe François, 1753–1835; <sup>4</sup>*DC.* – Augustin Pyramus de Candolle, 1778–1841.

## 2.2.2. Биоморфологическая характеристика

*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin – долгоживущий, медленно развивающийся вид; онтогенез в природе может достигать 50–75 и более лет (Постников, 1995). Полный жизненный цикл вида в условиях агропопуляций длится до 16 и более лет (Тимофеев, 2005а). По жизненной форме является крупным травянистым, полурозеточным поликарпическим растением с ежегодно отмирающими монокарпическими побегами и горизонтальным корневищем. Взрослые особи являются образованиями, возникшими в результате многолетнего симподиально-ветвящегося нарастания корневища, с перевершиниванием главной оси побегов и его боковых ветвей после каждого цветения (Положий и Некратова, 1986).

Надземная часть растений состоит из побегов двух типов – вегетативных розеточных и генеративных стеблевых. Количество побегов у особей варьирует от 8–12 до 50, из которых 0–3 (редко 7–11) являются генеративными

(Анищенко, 1977; Головки и др., 1996; Тимофеев, 2000). Взрослые особи *R. sagthamoides* состоят преимущественно из вегетативных побегов (17–50 шт, или 70–95% по массовой доле), которые образуют куст диаметром 50–110 и высотой 80–110 см. Репродуктивные побеги в условиях агропопуляций немногочисленны: в среднем 0,2–0,8 шт/особь в молодом, 0,7–1,1 шт – во взрослом, 0,5–0,1 шт в старом и 0,3–0,05 шт в субсенильном возрасте. Высота их 110–150 (180) см.

Розеточные листья крупные, черешковые, более или менее глубоко перисто-рассеченные на 7–19 (0–27) долей, в молодом возрасте паутинисто-опушенные, длиной 60–80 см и шириной листовой пластинки 10–25 см (Моисеев и др., 1979; Постников, 1995). У растений с полициклическими побегами розеточные листья достигают длины 100–120 см и ширины 35–43 см (Тимофеев, 2000). Стеблевые листья значительно мельче розеточных: снизу – черешковые, рассеченные, длиной 15–24 см; к вершине – сидячие, мелкие, нерассеченные крупнозубчатые, длиной 2–5 см. Стебель прямостоячий, полый, мелкобороздчатый, к вершине несколько опушенный; как правило, неразветвленный. На верхушке стебля находится одна крупная шаровидная корзинка диаметром 4–6 (3–8) см с обоепольными фиолетово-лиловыми цветками. Плоды (семянки) от светло-бурой до фиолетово-коричневой окраски, продольнорребристые, кверху слабо расширенные, размерами 5–8 мм в длину и 3–4 мм в поперечнике, с хохолком из перистых волосков, сросшихся при основании в сплошное колечко. Масса 1000 штук семян равна 11–15 (7–19) г.

Цветение в природных условиях, в зависимости от высоты местности в горах, наступает в конце июня-начале июля (Постников, 1995). В условиях агропопуляций сроки цветения дружные, независимо от возраста и почвенных условий, они приходятся на вторую-третью декаду июня, а фаза плодоношения – на первую-вторую декаду июля (Тимофеев, 2000, 2005а). Развитие генеративных побегов до фазы бутонизации занимает 15–23, цветения – 48–56, плодоношения – 72–77 дней. Со времени зацветания рост их прекращается. После плодоношения репродуктивные побеги отмирают, розеточные продолжают вегетировать до наступления устойчивых заморозков, постепенно уменьшаясь в размерах и численности. Семена после созревания разносятся ветром и до весеннего прорастания находятся в вынужденном покое под слоем снега.

Подземная часть растений расположена в слое почвы 0–30 см, состоит из корневища и главного корня с многочисленными жесткими тонкими придаточными и боковыми корнями серого и темного цвета, разветвленных на 5–7 порядков – длиной от 3–7 до 25–40 см и диаметром от 0,05 до 2–3 (5–8) мм (Моисеев и др., 1979; Иевлев, 1983; Тимофеев, 2000). Система главного корня

малоразвита и значима только в начальных фазах развития, до образования корневища. Корневище одревесневшее, формируется со второго года жизни – на основе ежегодных подземных приростов базальных частей розеточных побегов. Последние несут на себе многочисленные придаточные корни жесткой консистенции, а также почки возобновления, из которых развиваются монокарпические и поликарпические вегетативные побеги, которые через 2–4 года развития переходят в генеративные и зацветают.

Развитие надземной и подземных частей растений разнесено во временном интервале вегетационного периода, между которыми существует взаимная динамическая связь. Весной интенсивно развиваются розеточные вегетативные побеги, в начале лета – генеративные; прирост массы корневищ наблюдается главным образом осенью, в ходе отмирания надземных побегов. Корневище у молодых и зрелых генеративных растений характеризуется высокими темпами годичного прироста (3–5 см/год в диаметре). Перемещаясь в пространстве от первоначального центра возникновения, они обуславливают вегетативную подвижность и захват новых областей обитания особями (Тимофеев, 1999).

В природных условиях активность камбия корневищ сохраняется в течение всей жизни растений, вследствие чего одновременно с центробежным разрастанием корневищ происходит утолщение его ветвей за счет отложения годичных колец ксилемы, а корневые системы отдельных особей после десятков лет функционирования сливаются, образуя сплошной неразрывный пласт (Некратова и др., 1989, Постников, 1995). В условиях культуры после репродукции отдельные ветви корневища отмирают, постепенно некротизируются и разрушаются. При массовом отмирании генеративных побегов онтогенез особи может завершиться, или же материнское растение распадается на несколько дочерних, образующих клон (Тимофеев, 1999).

### **2.2.3. Ареалы распространения**

*R. carthamoides* в природе имеет ограниченный ареал распространения. Являясь эндемиком Южной Сибири, проникает частично в горы Восточного Казахстана, встречается также в Монгольском Алтае и Китае. Произрастает в высокогорной зоне, на высоте от 1200 до 2700 (800–3000) м над уровнем моря (Некратова, 1992). Территории обитания охватывают горно-тундровый альпийский и горно-луговой субальпийский пояс, верхнюю часть горно-лесного пояса Алтая, Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саяна в Забайкалье (Россия); Хамар-Дабана, Тарбагатай, Джунгарского Алатау в Средней Азии (Казахстан и Узбекистан); Xingjian (Китай). Ценоареалом является Алтай с Западными Саянами, где это растение наиболее широко распространено (Атлас ареалов, 1986; Положий и Некратова, 1986, Постников, 1995).

На территории России встречается в 5-и заповедниках, из которых два: Катунский и Алтайский, в соответствии с Конвенцией ЮНЕСКО от 1972 года включены в список объектов Всемирного культурного и природного наследия (<http://www.sevin.ru>). Заповедники, где *R. carthamoides* находится под охраной государства:

1. Алтайский (Республика Алтай, Турочакский и Улаганский р-ны – на стыке Восточного Алтая с Западным Саяном и горами Тувы).

2. Азас (Республика Тыва, Тоджинский р-н – на стыке Восточно-Тувинского нагорья и Восточного Саяна).

3. Катунский (Республика Алтай, Усть-Коксинский р-н – Центральный Алтай, часть бассейна реки Катунь в ее верховьях, высокогорья Катунского хребта до границы с Казахстаном).

4. Кузнецкий Алатау (Кемеровская обл., Тисульский р-н – центральная часть хр. Кузнецкий Алатау на границе с Красноярским краем).

5. Саяно-Шушенский (Красноярский край, Ермаковский и Шушенский р-ны – центральная часть Западного Саяна).

Вид резко сокращает численность природных популяций. Установлено, что только за период с 1976–1978 по 1987 год запасы сырья в наиболее доступных районах Горного Алтая и Кузнецкого Алатау сократились в 8–10 раз (Некратова, 1992). Численность представителей вида резко уменьшилась в результате бессистемного использования и в Восточно-Казахстанской области (Лукашов и др., 1993).

Отнесен к числу редких, уязвимых и исчезающих видов (Белоусова и др., 1979; Положий и Некратова, 1986; Соболевская, 1991); промысловые запасы охраняются государством. После эксплуатации дикорастущие заросли восстанавливаются крайне медленно (Атлас ареалов, 1986). На субальпийских лугах время восстановления занимает более 20 лет, в условиях лесного пояса – 40–50 лет (Сахарова, 1980, 1981).

Занесен в Красные книги России, Казахстана, Монголии и некоторых других государств (Красная книга..., 1975). Официально введен в Государственную фармакопею многих государств. Заготовка лекарственного сырья (корни и корневища) из дикорастущих популяций осуществляется по лицензиям (Постановление..., 1998).

#### **2.2.4. Экологические параметры жизнеобитания**

Растения рода *Rhaponticum* (*R. carthamoides*, *R. integrifolium*, *R. liratium*, *R. pulcharum*, *R. uniflorum*, *R. karatavicum*, *R. nitidum*, *R. nanum*, *R. orientale* и др.) – редкие эндемичные многолетние виды, характеризуются экогеографической общностью происхождения, приуроченной к генезису горных систем Средней

Азии и Сибири (Сосков, 1963; Постников, 1995). Всем видам присуща высокая засухо- и морозоустойчивость, адаптированность к атмосферной и почвенной засухе, перепадам освещенности, нетребовательность к факторам почвенного плодородия. Часто экотипы одного вида выделяются в качестве отдельных подвидов, разновидностей и форм, причиной которого является высокий полиморфизм и экологическая пластичность представителей рода к природно-климатическим условиям, а также сильная морфологическая изменчивость по возрастным периодам онтогенеза.

Согласно экогеографической истории, основные группы растительности в трибе *Cardueae-Centaureinae* сем. *Asteraceae* (*Rhaptonticum*, *Rhaptonticoides/Cheirolphus*, *Amberboa*, *Klasea*, *Psephellus*, *Plectocephalus*) получили развитие на границе последнего олигоцена и начала миоцена (примерно 20–25 млн. лет назад). В начале плейстоцена (5–6 млн. лет назад) началось вторичное видообразование (Helwig, 2004). Если учесть, что флора третичного периода (кайнозой, длившегося 63 млн. лет), сложившаяся в общих чертах в конце мела, во многих отношениях уже напоминала современную, можно предположить, что обособление древнего рода *Rhaptonticum* в геохронологической истории Земли произошло еще раньше – на границе мезозойской и кайнозойской эры (35–65 млн. лет назад) (рис. 4; <http://sciteclibrary.ru/istgeo/n05.htm>).

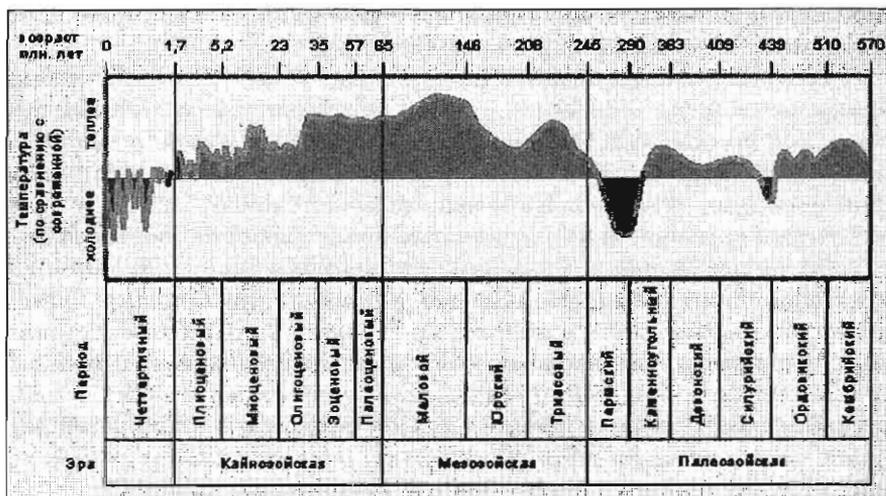


Рис. 4. Геохронологическая шкала истории Земли (по Складову А.; <http://sciteclibrary.ru/rus/catalog/pages/535.html>)

Экологические требования к условиям жизнеобитания сформировались под влиянием длительных и резких изменений климата в истории Земли, наиболее сильно проявившихся плейстоцено-голоценовом периоде. Климат в начале олигоцена был жарким и сопровождался постепенным увеличением засушливости, достигшей своего максимума в последнем миоцене. Конец третичного периода ознаменовался резким похолоданием и началом оледенения, который продолжался в четвертичном периоде (антропогене) с повышенной интенсивностью. По мере продолжавшегося похолодания в плиоцене теплолюбивые растения предыдущих эпох, далеко расселившиеся на север, медленно отступали к югу, что привело флору плиоцена к адаптации, миграции или исчезновению (<http://sciteclibrary.ru/istgeo/n06.htm>).

Чрезвычайно холодные климатические условия сложились в середине и конце плейстоцена, которые, оказывая угнетающее влияние на флору и фауну северных континентов, наложили свой отпечаток на структуру и состав биологических форм растительности. Во время неоднократных оледенений миграция теплолюбивых растений Центральной Европы с севера на юг и обратно затруднялись горными хребтами, имеющими преимущественно широтное направление. В результате многие теплолюбивые растения, уцелевшие к концу третичного периода, вымерли в четвертичном периоде. Растения, бывшие весьма распространенными в межледниковые времена, стали теперь крайне редкими. Лишь некоторым видам удалось выжить, отступив на юг или адаптировавшись к суровым условиям жизни в высокогорной зоне.

Современные формы *Rhaponticum* возникли в конце третичного периода (2–5 миллиона лет назад), на базе древней растительности по окраинам ледников (Соболевская, 1991). Эволюция климата, имевшая общую тенденцию к похолоданию и возрастанию сухости, привела к формированию генетических популяций с крио- и ксерофильной природой, места произрастания которых приурочены к каменистым и щебнистым осыпям, склонам гор, бортам долин.

В местах современного обитания *R. carthamoides* в Восточном Казахстане (Жатон-Карагайский государственный национальный природный парк) повсеместно наблюдаются следы оледенения, деятельность которых зафиксирована в формировании островерхих пиков и U-образных долин со множеством озер. Большое количество скалистых участков, моренных холмов, гряд, следов оползней, селей и лавин указывает на высокую активность рельеф-образующих факторов. *R. carthamoides* здесь встречается в самых верхних гипсометрических положениях горно-лугового субальпийского и горно-тундрового пояса (до 2100 и 2800 м абсолютной высоты соответственно), в травяно-мохово-лишайниковом ценозе или сложном флористическом комплексе среди 60–70 видов травянистых растений (Юрченков, 2002; <http://altai-es.ukg.kz/vest3.htm>).

Районы распространения *R. carthamoides* на Алтае относятся к субальпийско-тундровой и альпийско-луговой зоне с резко континентальным климатом (высокогорный пояс на высоте 1700–2300 м над ур. м.). Характеризуются сильной расчлененностью рельефа, которые испещрены горными хребтами и чередуются с котловинами, называемых степями. Растительный покров имеет наложение реликтовых лиственничных лесов (кедр, лиственница, пихта, ель). Климат характеризуется большими амплитудами среднесуточной солнечной радиации (до 30–50%) и температуры (до 12–15° С). Длительность зимнего периода составляет от 5 до 8 месяцев. Безморозный период краткосрочен (75–87 дней). Средняя температура самого теплого месяца (июля) составляет 8,9–16,4° С. Атмосферных осадков приходит больше, чем испаряется; годовое количество их может достигать 1235 мм. Во время активной вегетации и цветения растений температура в горах находится в пределах 10–18 (23)° С, а относительная влажность воздуха от 68–75 до 90–100% (Постников, 1995; Щербаков, 2002).

Интродукционные исследования, проведенные в различных природно-климатических условиях Российской Федерации (Нечерноземная зона, европейский Север, Сибирь, средние и южные широты), а также в странах Прибалтики и Скандинавии, Восточной Европы и Средней Азии, подтверждают высокую зимостойкость, холодо- и засухоустойчивость вида, пластичность его фотосинтетического аппарата, способность к функционированию в широком диапазоне почвенно-экологических условий и прохождению полного цикла развития, независимо от географической зоны возделывания. Вид нетребователен к теплу, адаптирован к перепадам уровня минерального питания и реакции почвенной среды (Максимова и Селиванов, 1987; Постников, 1995). Отрастание начинается при минимальных температурах – 0...2° С тепла (Ларин, 1982) и характеризуется высокими темпами развития – до 4,4–5,1 см/сутки у вегетативных и 7–9 см/сутки у генеративных побегов (Борейша и др., 1985; Тимофеев, 2002).

Адаптивные изменения *R. carthamoides*, возникшие в процессе длительного обитания в условиях высокогорий, характеризуют такие биологические особенности роста и развития, как вегетативная подвижность и групповое произрастание особей, скученность и опушенность почек возобновления, физиологическая устойчивость к экстремальным значениям температуры (от -9.8 до + 52° С) и солнечной радиации (от 4 до 560 Вт/м<sup>2</sup>) во время вегетации, аллелохимическая значимость прикорневого и надземного опада для защиты от вторжения чуждых видов (Головки и др., 1996; Тимофеев, 1997, 2002).

Экологическая пластичность *R. carthamoides* к условиям и факторам обитания является причиной высокого полиморфизма особей, позволяющего выделять экотипы в качестве отдельных подвидов, форм и разновидностей – *subsp. carthamoides, eucarthamoides, orientale, alpinum, altaicum* (Сосков, 1971; Постни-

ков, 1995; Флора Сибири, 1997), которые однако не поддерживаются всеми исследователями (Положий и Некратова, 1986; Флора, 1990; Некратова, 1995).

### 2.2.5. Состав фитостероидов

В ходе длительной эволюции, приуроченной к генезису горных систем, реликты плейстоценового флористического комплекса стали обладателями особой формы метаболизма с участием фитостероидов. При этом перестройка ритмики развития и продуцирования продуктов обмена веществ обеспечили растениям рода *Rhaponticum* высокую жизнеспособность и устойчивость в экстремальных условиях жизнеобитания по краям ледников. Видимо, это одно из направлений специфики вторичного обмена веществ флоры, проявляющееся на фоне сильнодействующих стрессовых факторов.

Синтез сверхвысоких концентраций или наиболее биологически активных эрдиостероидов свойственен также некоторым представителям реликтовых семейств голосеменных (*Podocarpaceae* и *Taxaceae*), папоротникообразных (*Polypodiophyta*) – древних групп растительности, расцвет которых произошел в палеозойскую эру. Как и растения рода *Rhaponticum*, они способны выносить большие морозы, сильную инсоляцию, резкие перепады освещенности и влажности, чередование высоких и низких температур, влажных и сухих сезонов (Тимофеев, 2003).

*R. carthamoides* концентрирует очень высокие уровни эрдиостероидов по всему вертикальному профилю (соцветия, листья, корневища и корни). Наиболее значительный уровень содержания в семенах – до 2%. Эрдиостероиды, выделенные и идентифицированные из *R. carthamoides* и других разновидностей рода *Rhaponticum/Leuzea*, приведены в табл. 2. Максимальные концентрации мажорного компонента 20-hydroxyecdysone в отдельно взятых элементах биомассы могут достигать 0,8–1,5% (Растительные ресурсы, 1993). Обычное содержание его в лекарственном сырье из массовых органов, определенное методом обращенно-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии (Dinan и др., 2001b; Пунегов и Савиновская, 2001), составляет:

- в надземных частях (листья вегетативных побегов) – 0,16–0,26–0,43% (Тимофеев и др., 1998; 2000);

- в подземных частях (корни и корневища) – 0,05–0,08% (Абубакиров, 1975; Маматханов и др., 1980; Володин и др., 1993; Орлова и др., 1994; Stech и др., 1995; Зарембо и др., 2001).

Иногда в публикациях встречаются показатели сверхнизких уровней содержания в розеточных листьях – 0,03–0,08% (Володин и др., 1993; Куренкова и Табаленкова, 2000). В некоторых работах приведены ссылки на сверхвысокие уровни концентраций, составляющие во время периода активной вегетации:

– в надземной биомассе – от 0,7–0,9% (Вересковский и др., 1983; Попов и Иванов, 1997) до 1,2% (Борейша и др., 1985);

– в корнях и корневищах – от 0,51–0,81% (Вересковский и др., 1983; Якубова и Сахарова, 1980) до 1,16% (Нигматуллин и др., 2001).

По нашему мнению, чрезвычайно высокие показатели содержания *20-hydroxyecdysone* в массовых органах могут быть связаны с несовершенными методами анализа. Dinan L. и др. (2001b) полагают, что ранние сообщения об уровне присутствия стероидных соединений в растениях на основе цветных реакций и низкоэффективных хроматографических методов являются неочевидными. Как показывает анализ литературных источников, сверхвысокие показатели связаны хроматоспектрофотометрическим методом мониторинга образцов (Якубова и др., 1978, 1983; Корневище с корнями..., 1990). Сравнение результатов анализа образцов *Silene* (*S. italica* L., *S. disticha* W., *S. cretica* L.), выполненные методами ХСФ (хроматография на стеклянных пластинках в сочетании со спектрофотометрией (Зибарева и Еремина, 1996) и ВЭЖХ-анализа (Meng и др., 2001), включая большинство других растений из сем. *Caryophyllaceae* (Зибарева, 2003) показывает, что концентрация *20-hydroxyecdysone* может быть завышена в 2–4 раза при использовании метода хроматоспектрофотометрии.

Вероятно, сверхнизкие показатели связаны с неоптимизированными технологиями возделывания, или, по-другому, накопление экдистероидов в лекарственном сырье находится в прямой или относительной зависимости от ростовых процессов, обусловленных стрессовыми факторами, почвенно-климатическими условиями, агротехническими приемами культивирования и антропогенными воздействиями на агроценоз (Тимофеев, 2001b, 2002). К примеру, в условиях Чехии при исследовании 22-х индивидуальных растений методом ВЭЖХ-анализа разброс в содержании *20-hydroxyecdysone* в подземных органах составил от 0.087 до 0.35 % (Repcak и др., 1994).

Всего из растений *R. carthamoides* идентифицировано более 50 экдистероидов из ныне известных 310 (<http://ecdybase.org>). Кроме основного мажорного экдистероида *20-hydroxyecdysone*, растение содержит широкий набор минорных экдистероидов – *integristerone A* и *B*, *polypodine B*, *ecdysone*, *makisterone A*, *inokosterone*, *ajugasterone C*, *dachryhainansterone* с их производными и т.д. Также, для вида характерны специфические экдистероиды, наименования которых связаны с синонимами растения: *carthamosterone A* и *B*; *leuzeasterone*; *lesterone*; *rapisterone A, B, C, D*. Кроме того, рассматриваемый вид синтезирует экдистероиды, не характерные для большинства других цветковых растений, но синтезируемые таксономически отдаленными группами: папоротниками и хвойными (*Podocarpus*) – *makisterone C* (*lemmasterone*); луносемянниковыми и маревыми (*Diploc-lisia*) – 24(28)-*dehydromakisterone A*; амарантовыми (*Pfaffia*) – (z)-24(28)-*dehydr-*

oamasterone B; губоцветными (*Ajuga*) – *ajugasterone C*; вьюнковыми (*Ipomoea*) – *5-deoxy-5 $\alpha$ -kaladosterone*; вербеновыми и гвоздичными (*Vitex*, *Silene*) – *isovite-xirone*, *viticosterone E*.

Как показывают последние исследования, возможны и другие соединения, особенно в надземных органах, возникающих в процессе ферментативной и фотохимической трансформации основных фитоэкдистероидов, в частности – димеры *20-hydroxyecdysone* и *ajugasterone C* (Harmatha и др., 2002). Также всегда присутствуют отклонения от стандартных структур в виде пространственных изомеров, дополнительных двойных связей, окси-групп и гидроксильных группировок в различных позициях стероидного ядра и боковых цепях (Лафон, 1998; Golbraikh и др., 2000). Предполагается, что в биомассе растений существуют любые комбинации этих изменений в виде тысяч различных молекул, предопределяющих специфичность биологической активности каждого вида.

Таблица 2. Состав фитоэкдистероидов *R. carthamoides*

Наименование	Структура	Ссылки
1. <i>Ajugasterone C</i>	C <sub>27</sub>	Girault и др., 1988; Pis и др., 1994; Странски и др., 1998; Володин, 1999; Балтаев, 2000
2. <i>Carthamosterone</i>	C <sub>28</sub>	Girault и др., 1988; Балтаев, 2000; Vокас и др., 2002; Harmatha и др., 2002
3. <i>Carthamosterone A</i>	C <sub>27</sub>	Балтаев, 2000
4. <i>Carthamosterone B</i>	C <sub>27</sub>	Балтаев, 2000
5. <i>Dacryhainansterone</i>	C <sub>27</sub>	Володин, 1999
6. $\alpha$ -Ecdysone	C <sub>27</sub>	Шаталова и др., 1998; Володин, 1999; Балтаев, 2000
7. Ecdysterone ( $\beta$ -ecdysone, 20-hydroxyecdysone, 20E)	C <sub>27</sub>	Абубакиров, 1975; Girault и др., 1988; Pis и др., 1994; Stech и др., 1995; Странски и др., 1998; Свиридова и др., 1998; Шаталова и др., 1998; Володин, 1999; Балтаев, 2000; Harmatha и др., 2002
8. Dimer-20E*	C <sub>54</sub>	Harmatha и др., 2002
9. Inokosterone (callinecdysone A)	C <sub>27</sub>	Странски и др., 1998; Балтаев, 2000
10. Integristerone A	C <sub>27</sub>	Абубакиров, 1975; Свиридова и др., 1998; Балтаев, 2000; Vокас и др., 2002
11. Integristerone B	C <sub>27</sub>	Свиридова и др., 1998; Vокас и др., 2002
12. Isovite-xirone	C <sub>27</sub>	Pis и др., 1994; Vокас и др., 2002

Наименование	Структура	Ссылки
13. Lesterone	C <sub>27</sub>	Воровикова и Балтаев, 1999; Балтаев, 2000
14. Leuzeasterone	C <sub>29</sub>	Вокас и др., 2002
15. Makisterone A	C <sub>28</sub>	Pis и др., 1994; Володин, 1999; Воровикова и др., 1999
16. Makisterone C (podecdy-sone A, lemmasterone)	C <sub>29</sub>	Girault и др., 1988; Странски и др., 1998; Володин, 1999; Вокас и др., 2002; Harmatha и др., 2002
17. Polypodine B	C <sub>27</sub>	Абубакиров, 1975; Girault и др., 1988; Stech и др., 1995; Pis и др., 1994; Свиридова и др., 1998; Балтаев, 2000
18. Polypodine B, 22-benzoate	C <sub>27</sub>	Балтаев, 2000
19. Polypodine B, 20,22-acetonide	C <sub>27</sub>	Pis и др., 1994
20. Poststerone	C <sub>21</sub>	Вокас и др., 2002
21. Taxisterone	C <sub>27</sub>	Вокас и др., 2002
22. Turkesterone**	C <sub>27</sub>	Guo и др., 1991
23. Rapisterone	C <sub>29</sub>	Абубакиров, 1975; Балтаев, 2000
24. Rapisterone B	C <sub>27</sub>	Балтаев, 2000
25. Rapisterone C	C <sub>29</sub>	Балтаев, 2000
26. Rapisterone D	C <sub>27</sub>	Балтаев, 2000
27. Rapisterone D, 20-acetate	C <sub>29</sub>	Воровикова и др., 1999; Балтаев, 2000
28. Rapontisterone (punisterone)**	C <sub>27</sub>	Guo и др., 1991
29. Rubrosterone	C <sub>19</sub>	Вокас и др., 2002
30. Dihydrorubrosterone	C <sub>19</sub>	Вокас и др., 2002
31. Ecdysterone, 2-acetate	C <sub>27</sub>	Володин, 1999
32. Ecdysterone, 22-acetate	C <sub>27</sub>	Володин, 1999
33. Ecdysterone, 25-acetate (viticosterone E)	C <sub>27</sub>	Володин, 1999
34. Ecdysterone, 2,3,22-acetate	C <sub>27</sub>	Володин, 1999
35. Ecdysterone, 2,3,22,25-acetate	C <sub>27</sub>	Володин, 1999
36. Ecdysterone, 2,3-acetonide	C <sub>27</sub>	Абубакиров, 1975; Pis и др., 1994; Балтаев, 2000

Наименование	Структура	Ссылки
37. Ecdysterone, 20,22-acetone	C <sub>27</sub>	Pis и др., 1994; Балтаев, 2000
38. Ecdysterone, 2,3;20,22-diacetone	C <sub>27</sub>	Pis и др., 1994
39. Ecdysterone, 2,3,22-palmitate	C <sub>27</sub>	Володин, 1999
40. 14- <i>epi</i> -20E*	C <sub>27</sub>	Harmatha и др., 2002
41. 14-deoxy-20E*	C <sub>27</sub>	Harmatha и др., 2002
42. 14-hydroperoxy-20E*	C <sub>27</sub>	Harmatha и др., 2002
43. 24(28)-dehydromakisterone A	C <sub>28</sub>	Абубакиров, 1975; Girault и др., 1988; Балтаев, 2000; Harmatha и др., 2002
44. 24(241)[Z]-dehydroamasterone B	C <sub>29</sub>	Балтаев, 2000
45. (24Z)-29-hydroxy-24(28)-dehydromakisterone C		Вокас и др., 2002
46. 2-deoxyecdysterone	C <sub>27</sub>	Абубакиров, 1975; Свиридова и др., 1998; Балтаев, 2000
47. 22- <i>oxo</i> -20E	C <sub>27</sub>	Вокас и др., 2002
48. 3- <i>epi</i> -20E	C <sub>27</sub>	Вокас и др., 2002
49. 5 $\alpha$ -20E ( <i>epi</i> -ecdysterone)	C <sub>27</sub>	Вокас и др., 2002
50. 5-deoxy-5 $\alpha$ -kaladasterone	C <sub>27</sub>	Балтаев, 2000
51. 5-deoxy-kaladasterone	C <sub>27</sub>	Girault и др., 1988
52. 24-hydroxy-carthamosterone		
53. Conjugates***		Странски и др., 1998; Лафон, 1998; Володин, 1999; Bourne и др., 2002; Хатымов и др., 2002; Dipan, 2003; Галютдинов и др., 2003

**Примечание.** \* ... изолированные после реакции фотоконверсии 20-гидроэцдистерон; \*\* ... изолирован из *Rhaponticum uniflorum*; \*\*\* ... ацетаты, ацетониды, бензоаты, гликозиды, гликоляты, фосфаты, сульфаты, сапо-нины, стеараты, олеаты, пальмитаты, линолеаты, циннаматы, кротонаты, кумараты, оксетаны, эимеры, псевдо-молекулярные отрицательные ионы, флюораты, бораты и др. соединения.

## 2.2.6. Перспективы использования

Неповторимость химсостава *R. carthamoides* проявляется в виде уникальной активности, недостижимой другими эцидистероид содержащими растения-

ми. Также ни один отдельно взятый, изолированный в химически чистом виде экидистероид не способен проявить сопоставимую активность (Тимофеев, 20-05b). Кроме того, кажется, *R. carthamoides* остается единственным экидистероид содержащим видом промышленного значения, у которого высокая фармакологическая активность лекарственного сырья соотносится с отсутствием каких-либо противопоказаний к применению (Соколов, 2000).

Согласно санитарно-эпидемиологическим правилам и нормативам Российской Федерации (СанПиН 2.3.2.1153-02), с 01.01.2003 г. разрешено использовать все части *R. carthamoides*, их экстракты и продукты их переработки в составе фармпрепаратов и биологически активных добавок к пище. Растение не относится к группе токсичных или ядовитых видов. Безопасен, зеленая масса может поедаться всеми видами животных и птиц (Моисеев и др., 1979). Первоначальные сообщения о накоплении алкалоидов при тщательном исследовании не подтвердились (Саратиков и др., 1970). В современной литературе нет также сведений о накоплении тритерпеновых сапонинов, других сильнодействующих, наркотических или ядовитых веществ (Лекарства и БАД.... 2003). При потреблении животными в дозе до 35–50 кг/сутки в виде силосной массы не зафиксировано отрицательных последствий (Постников, 1969; 1995).

В качестве элементов лекарственного сырья могут использоваться различные части растений, заготовленные в оптимальные фазы развития (корни, корневища, листья, цветки). Надземные части *R. carthamoides*, выращиваемые на дерново-подзолистых почвах европейского Севера, не накапливали тяжелые металлы выше, чем фоновый уровень, и соответствовали при этом ПДК для зеленой массы многолетних трав. Подземные части, в отличие от надземных, имели тенденцию к концентрированию кадмия, мышьяка, никеля и свинца. Хлор- и фосфорорганические соединения в биомассе отсутствовали. Содержание радионуклидов  $^{90}\text{Sr}$  и  $^{137}\text{Cs}$  было в 1,5 и 100 раз ниже нормы ПДК (Тимофеев и Кокшаров, 2005).

*R. carthamoides* – на сегодня единственный экидистероид содержащий вид, рекомендованный в массовое в производство на основе универсального сорта Тюгурюкский (Сорта, 1999; Постников, 2001). Отличается высокой продуктивностью биомассы, достигающей, в зависимости от возраста и условий возделывания, 70–525 г надземной и 30–350 г подземной биомассы с 1 особи (Постников, 1995; Головкин и др., 1996; Тимофеев, 2005с).

В течение последнего столетия отмечено несколько всплесков научного интереса к *R. carthamoides*, связанные с исследованием и практическим использованием полезных его свойств. Первые письменные сообщения, описывающие вид в культуре, относятся к публикациям Русского географического общества за 1881–1883 годы (Постников, 1995). Экспериментальное культивирование

вида проводится, начиная с 20-х годов прошлого столетия (Положий и Некратова, 1986)

Начиная с 1954 года, начаты исследования по широкой интродукции *R. carthamoides* Ботаническими садами системы Академии Наук СССР, опытными станциями Всесоюзного института лекарственных растений (ВИЛР) и другими научными учреждениями. В начале 60-х годов такие работы проводились на европейском Северо-Востоке и Дальнем Востоке, с конца 70-х годов – в республиках Средней Азии, Прибалтики и государствах Восточного блока. К середине 80-х годов *R. carthamoides* был интродуцирован в Центральные Ботанических садах и коллекционных питомниках различных научных учреждений Белоруссии, Украины, Молдовии, Карелии, Коми, Башкирской и Марийской Республики; Московской, Ленинградской, Новосибирской, Тюменской, Саратовской, Смоленской и Тамбовской областях; Польше, Болгарии, Венгрии, Чехословакии; а в начале 90-х – Архангельской, Вологодской и Пензенской области, Финляндии (Тимофеев, 2005e).

Основной трудностью при введении в культуру является несоответствие условий жизнеобитания в агросистемах к экологическим требованиям вида (Тимофеев, 2005d). Имеется комплекс проблем, связанных с экологической устойчивостью и выживаемостью вида в искусственном ценозе – ускоренное прохождение онтогенеза, особые требования к водно-воздушному режиму почвы, негативные последствия взаимоотношений с сорными видами и антропогенных воздействий, трудности с получением качественных семян и т.д. (Кушке и Алешкина, 1955; Черник, 1983; Трулевич, 1991; Мишуров и Тимофеев, 1999; Тимофеев, 1997, 2000, 2005e).

В последние годы разработаны научные основы создания и эксплуатации агропопуляций *R. carthamoides* в качестве промышленно возделываемого растения. Выявлены принципиально новые, специфичные для изучаемого вида особенности роста и развития в онтогенезе, зависимость длительности жизненного цикла от режимов хозяйственной эксплуатации и экологических факторов среды. Изучена динамика накопления биомассы в надземных и подземных органах особей; потенциал формирования фитомассы в агроценозе в зависимости от возраста, плотности растений и влажности почвы.

Установлены структура и элементы надземной биомассы, накопление экидистероидов в отдельных органах и фракциях растительного материала, оптимальные сроки заготовки лекарственного сырья, его биологическая активность, а также экономические составляющие производства (Тимофеев и др., 1996, 1998; Тимофеев, 2000, 2004b; Зеленков и др., 2001). На основе выявленных закономерностей и экологических особенностей жизнедеятельности разработано теоретическое обоснование жизнедеятельности, оптимизирована техно-

логия культивирования вида в искусственном ценозе. Как практический итог, созданы эксплуатируемые промышленные плантации в регионах Сибири и Европейского Севера, устойчивые к воздействию среды и антропогенных нагрузок (Постников, 2001; Тимофеев, 2005а, 2005с).

### 2.3. *Rhaponticum uniflorum* (Linnaeus) de Candolle

*Leuzea uniflora* (L.) Holub, *Stemmacantha uniflora* (L.) M.Dittrich, *Swiss centaury*, *Lou-lu*, 漏芦) – рапонтikum одноцветковый. Впервые описан в 1752 году, а затем включен в ботаническую систематику 1771 года под наименованием *Snicus uniflorus* Linnaeus (Dittrich, 1984). Другие наименования: *Centaurea grandiflora* Pallas; *C. membranacea* Lamark; *C. monantha* Georgi; *Leuzea dahurica* Bunge; *Rhaponticum dahuricum* (Bunge) Turczaninow; *R. monanthum* (Georgi) Woroschsky; *R. satzyperovii* Soskov.

Растение с вертикальным корневищем и войлочно-опушенным у основании стеблем высотой 30–60 (19–127) см. Прикорневые листья размерами 12–38 x 4–9 см, перистолопастные или полуперисторассеченные на 5–12 пар боковых долей или сегментов; паутинисто-опушенные, сероватой окраски, подчеркивающие ксерофильность вида. Стеблевые листья значительно мельче – длиной 7–24 см. Соцветие диаметром 3–6 см. Отличается высокой вариабельностью морфологических показателей надземных органов, из-за чего представителей вида, аналогично вышеописанным случаям с *R. carthamoides*, часто относят к разным видам – *Stemmacantha uniflora* и *Stemmacantha satzyperovii* (Воробьева, 2004).

Обитает по песчаным берегам рек и на склонах гор, каменистой почве, встречается на высоте от 300 до 2700 м над ур. м. В отличие *Rhaponticum carthamoides*, распространен более широко – произрастает в горах Китая, Монголии; встречается в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, а также Японии и Корее. Занесен в число редких видов (Соболевская, 1991). Интродукционные работы редки, продуктивность низкая, свев культуру не введен.

На территории России встречается в 9 заповедниках (<http://www.sevin.ru>): Байкальский (горы юга Сибири; северные, без выхода к береговой линии оз. Байкал, и южные макросклоны центральной части хребта Хамар-Дабан); Байкало-Ленский (Иркутский обл., Казачинско-Ленский, Качугский и Ольхонский р-ны Байкальского хребта); Хинганский и Синкай-Ху (Амурская обл., Архаринский р-н, трансграничные российско-китайские территории); Уссурийский и Сохондинский (Приморский край, Уссурийский и Шкотовский р-ны); Сихотэ-Алинский (Приморский край, Дальнегорский, Красноармейский и Тернейский р-ны); Лазовский-Судзухинский (Приморский край, Лазовский р-н); Кедровая падь (Приморский край, Хасанский р-н).

Содержание *ecdysterone* у *R. uniflorum*, по данным Воробьевой А.Н. (2004), варьирует от 0,023 до 0,85%. Распределение его подчиняется общебиологическим закономерностям – наиболее высокие показатели характерны для молодых, развивающихся органов и тканей. В корневище концентрация изменяется от 0,13% (фаза бутонизации) до 0,105 (цветение), 0,17% (плодоношение), 0,26% (завершение вегетации). В прикорневых листьях содержание *ecdysterone* по фазам развития может меняться от 0,12 до 0,85%, в стеблевых листьях – 0,09 до 0,25–0,42%, в семенах – от 0,24 до 0,57%. Практическая значимость отдельных органов и элементов в качестве лекарственного сырья, исходя из продуктивности и долевого их участия в структуре биомассы, является неизученной.

Экотип, описываемый как *R. satzyperovii* Sosk. – встречается на Дальнем Востоке, группами на скалах, реже в долинах рек и на лугах Приморского края. Содержание *ecdysterone*, определенное методом ВЭЖХ-анализа, составлял 0,03–0,06% (Зарембо и др., 2001); по данным *Grbavcic M.* (2004) – 0,10–0,30%.

Кроме основных экидистероидов (*ecdysterone*, *integristerone*, *ajugasterone C*), китайскими исследователями в последние годы из растений *R. uniflorum* идентифицированы новые экидистероиды – *ajugasterone C-20,22-monoacetonide*, *ajugasterone C-2,3,20,22-diacetonide*, в том числе видоспецифичные – *rapontisterone (punisterone)*, *5-deoxykaladasterone-20,22-monoacetonide* (Guo и др., 1991; Deng и др., 2000; Li и др., 2000a, 2000b; Zhang и Wang, 2001). У представителей дальневосточной флоры обнаружен экидистероид *2-deoxy-20-hydroxyecdysone* (Воробьева, 2004). Содержит также тритерпеновые гликозиды и сапонины (Zhang и др., 2002).

## 2.4. Другие представители рода *Raponticum*

*R. integrifolium* C. Winkl. – рапонтникум цельнолистный, с высотой генеративных побегов 70–100 (150) см. Произрастает группами-куртинами в горах Средней Азии (Памир, Тянь-Шань); на степных, щебнистых склонах, на высоте 600–2000 м над ур. м. Отличается от других видов крупными цельными листьями, признаками мезоморфности. Продуктивность отдельных особей в условиях Средней Азии по сумме 3-х укусов (при поливе) может достигать 85–240 г надземной биомассы (Ганиев, 1980). Хорошо поедается животными. Содержит 0,1–0,6% *ecdysterone*, а также *integristerone A, B* (0,013 и 0,0003%), *24[28]-dehydro-makisterone A* (0,0002%) и т.д. (Растительные ресурсы, 1993).

*R. karatavicum* Regel & Schmalh. – рапонтникум каратавский, второй многолетний вид с малоразвитым стеблем высотой до 15 см, с прикорневой розеткой дважды-перисторассеченных листьев, с мелкими соцветиями диаметром 1,8–2,5 см. Эндемик хребта Кара-Тау (горы Западного Тянь-Шаня). Произрастает группами на щебнистых или каменистых склонах, на известковых почвах; на

высоте 1800–2100 м над ур. м. Продуктивность незначительная, до 20 кг/га (Ганиев, 1980).

*R. lyratum* C. Winkler ex Iljin – рапонтикум лировидный; высота растений 25–50 см. Произрастает в на склонах долин Памира и Тянь-Шаня. Содержание еcdysterone в надземных органах составляет 0,21–0,38% (Растительные ресурсы, 1993), в корнях – 0,32% (Лафон, 1998).

*R. nanum* Lipsky – рапонтикум карликовый; высокогорный розеточный вид высотой репродуктивных побегов 2–5 (8 см), произрастающий на высоте 2200–3000 м над ур. м. Встречается по щебнистым, известковым склонам и реже по расщелинам каменных горных вершин (Ганиев, 1980).

*R. nidium* Fisch. – рапонтикум блестящий, шай-жапрак; пустынный эфемероид. Произрастает в пустынных областях Казахстана, Тургайской впадине, низовьях долины рек Сырдарья, Амударья, Западном Кызылуме, Западно-Туркменской низменности. Места обитания приурочены к склонам холмов, каменным берегам и сухим руслам рек. Ценное раноотрастающее кормовое растение.

*R. pulchrum* Fisch. & Mey. – рапонтикум красивый; растение высотой побегов 20–50 (96) см. Обитает в горах Кавказа и Южного Закавказья, на сухих, каменных склонах, на высоте 900–1200 м над ур. м. Содержание еcdysterone 0,21–0,41% в листьях и соцветиях, 0,41% в корнях, 1,48% в семенах (Лафон, 1998). При экспериментальном возделывании в условиях Чехии вид содержал незначительное количество еcdysterone (Grbavcic, 2004).

*R. scariosum* Lam. – рапонтикум пленчатый или *Leuzea rhapsantica* (L.) Holub; растение высотой генеративных побегов 30–70 (100) см. Встречается в горах Западной Европы (Альпы) на субальпийских лугах, на высоте 1400–2500 м над ур. м., где растет наибольшими группами на склонах и по щебнистым откосам, а редких зарослях кустарников. Корневище горизонтальное, с диаметром отдельных ветвей до 2 см. Листья розеточных побегов длиной до 60 см и шириной 10–15 см, соцветия диаметром 2,5–4,5 см (Флора, 1989). Интродуцирован в ряде ботанических садов Европы, Белоруссии, России. Содержание эcdистероидов, согласно Grbavcic M. (2004), незначительное и составляет, по данным Института Биологии Коми НЦ УрО РАН, около 0.05% (ВЭЖХ-анализ). По данным ТСХ-анализа Центрального Ботанического сада АН Белоруссии, этот показатель был равен 0.31–1.46 % (Чекалинская и др., 1984).

*R. serratuloides* Georgi Bobrov (*R. altaica*) – рапонтикум серпуховидный; многолетнее растение высотой от 40–100 до 60–150 см. Редкий вид. Общее распространение: Средняя и Восточная Европа, южная Сибирь, север Средней Азии. Встречается в равнинных местностях Западной Сибири (Омская область). Обитает на пониженных заболоченных участках надпойменных террас, а также в

сухих местах степной, сухостепной и полупустынной зонах, по солонцеватым лугам, солончакам и солонцам (Бочарова и др., 1996). Корневище укороченное, с толстыми корневыми мочками. Стебель мелкобороздчатый, неветвистый, слегка паутинистый. Листья очередные, голые или немного паутинистые; листовые пластинки 8–30 см длиной и 3–15 см шириной. Цветет в мае-июне, плодоносит в июне-июле. Содержание экдистероидов 0,10–0,30% (Grbavcic, 2004).

*R. centauroides* G. Don ex Loud. – рапонтникум васильковидный; *Rhaponticum cynaroides* (DC.) Lessing; *Leuzea centauroides* (L.) Holub; *Serratula centauroides* (L.) P. Fourn.; *Stemmacantha centauroides* (L.) Dittrich, *S. cynaroides* Cass.; *Cnicus centauroides* L. Многолетнее растение высотой генеративных побегов до 130 см. Встречается в альпийском комплексе центральной части Пиреней; обитает на высоте 1800 м. Биомасса корней в сыром виде достигает 0,2–0,4 кг. Содержание *ecdysterone* на 4-й году жизни составляло 0,30% (Grbavcic M., 2004).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на обилие потенциальных источников, для получения экдистероида *ecdysterone* (*20-hydroxyecdysone*) и препаратов на их основе нашли применение весьма ограниченное число видов из мировой флоры. Причины такого положения кроются в крайне малой степени изученности перспективных видов, их недоступности из дикорастущих источников, а также разной степени токсичности надземных органов. Среди 172 экдистероид содержащих препаратов различных форм, предлагаемых на мировом коммерческом рынке, около 36% долевого участия занимают препараты из *Rhaponticum carthamoides*.

Для сем. сложноцветных (*Compositae*), включающего от 20000 до 23000 видов из 1200–1500 разных родов, не характерно накопление больших концентраций экдистероидов, за исключением родов *Rhaponticum* и *Serratula*. Систематика рода *Rhaponticum* является чрезвычайно запутанной. В последние 260 лет ботаники, основываясь на внешних морфологических признаках, объединяли в одну группу множество разновидностей из родов *Centaurea* (*Centauria*), *Cnicus*, *Cirsium*, *Rhaponticum*, *Rhacoma*, *Leuzea*, *Stemmacantha*. В современной научной литературе одних и тех же видовых представителей относили к 3 родам – *Rhaponticum*, *Leuzea* и *Stemmacantha*. В 2003 году предложена новая схема систематики, где ликвидирована группа *Stemmacantha* и *Leuzea*.

Растения рода *Rhaponticum* – редкие эндемичные многолетние виды, характеризуются экогеографической общностью происхождения, приуроченной к генезису горных систем Средней Азии и Сибири. Экологические требования к условиям жизнеобитания сформировались под влиянием длительных и резких изменений климата в истории Земли. Всем видам присуща высокая засухо- и морозоустойчивость, адаптированность к атмосферной и почвенной засухе,

перепадам освещенности, нетребовательность к факторам почвенного плодородия. Экологическая пластичность *R. carthamoides* к условиям и факторам обитания является причиной высокого полиморфизма особей, позволяющего выделять экотипы в качестве отдельных подвидов, форм и разновидностей.

Содержание фитостероидов в отдельных органах растений у важнейших видов из рода *Rhaponticum* составляет от 0,05–0,30 до 1,5–2,0%. Виды синтезируют примерно одинаковый состав мажорных экистероидов (*ecdysterone*, *polypodine B*, *integristerone*, *inokosterone*, *a-ecdysone*, *2-deohyecdysterone*), различия заключаются в минорных компонентах.

Наиболее известны и нашли практическое применение 2 вида – *R. carthamoides* (Willd.) Iljin u *R. uniflorum* (L.) DC. *R. carthamoides* в течение последних 80-лет интродуцирован в 15 государствах, в составе биомассы растения идентифицировано более 50 экистероидов. *R. carthamoides* остается единственным экистероид содержащим видом промышленного значения, у которого высокая фармакологическая активность лекарственного сырья соотносится с отсутствием каких-либо противопоказаний к применению. Растение не относится к группе токсичных или ядовитых видов. Безопасен, зеленая масса может поедаться всеми видами животных и птиц. В современной литературе нет сведений о накоплении алкалоидов, тритерпеновых сапонинов, других сильнодействующих, наркотических или ядовитых веществ.

*R. uniflorum* в культуру не введен, интродукционные работы по нему редки, продуктивность низкая, состав экистероидов обедненный (около 10 соединений). По остальным видам велась или ведутся скрининговые исследования в ботанических садах и биохимических лабораториях некоторых стран Европы и Азии. Представители рода *Rhaponticum*, находящиеся на стадии изучения: *R. integrifolium* – рапontiкум цельнолистный; *R. karatavicum* – рапontiкум каратавский; *R. lyratum* – рапontiкум лировидный; *R. nanum* – рапontiкум карликовый; *R. nidium* – рапontiкум блестящий; *R. pulchrum* – рапontiкум красивый; *R. scariosum* – рапontiкум пленчатый; *R. serratuloides* – рапontiкум серпуховидный; *R. centauroides* – рапontiкум васильковидный.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Agelet A., Valles J. Studies on pharmaceutical ethnobotany in the region of Pallars (Pyrenees, Catalonia, Iberian Peninsula). Part I. General results and new or very rare medicinal plants. // Journal of Ethnopharmacology, 2001. Vol. 77; Is. 1. – P. 57–70
2. Agelet A., Valles J. Studies on pharmaceutical ethnobotany in the region of Pallars (Pyrenees, Catalonia, Iberian Peninsula). Part II. New or very rare uses of previo-

- usly known medicinal plants // *Journal of Ethnopharmacology*, 2003. Vol. 84; Is. 2–3. – P. 211–227.
3. Bathori M., Pongracz Z. Phytoecdysteroids - from isolation to their effects on humans // *Curr Med Chem.*, 2005. Vol. 12; Is. 2. – P. 153–172.
  4. Borovikova E.B., Baltaev U.A. Lesterone, a new phytoecdysteroid from the seeds of *Leuzea carthamoides* // *Chem. nat. comp.*, 1999. Vol. 35; Is. 2. – P. 182–183.
  5. Borovikova E.B., Shangaraeva G.S., Baltaev U.A. Rhapisterone D 20-acetate from the seeds of *Leuzea carthamoides* // *Chem. nat. comp.*, 1999. Vol. 35; Is. 2. – P. 184–185.
  6. Bourne P.C., Whiting P., Dhadialla T.S., Hormann R.E., Girault J-P., Harmatha J., Lafont R., Dinan L. Ecdysteroid 7,9(11)-dien-6-ones as potential photoaffinity labels for ecdysteroid binding proteins // *Journal of Insect Science*, 2002. Vol. 2; Is. 11. – 11 pp.
  7. Bremer K. *Asteraceae: Cladistics and classification*. – Portland: Timber Press, Oregon, 1994. 752 p.
  8. Bremer K., Chase M.W., Stevens P.F. (eds.). *An ordinal classification for the families of flowering plants* // Authored by the Angiosperm Phylogeny Group // *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1998. Vol. 85; Is. 4. – P. 531–553.
  9. Brummitt R.K., Powell C.E. *Authors of plant names: a list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations*. – Royal Botanic Gardens, Kew, 1992. – 732 pp.
  10. Deng G.H., Wei S.L., Wei H.X. A new ecdysone hormone rhaponticum from *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. // *Zhongguo Zhong Yao Za Zhi*, 2000. V. 25; N. 7. – P. 417–418.
  11. Dinan L. Ecdysteroid structure-activity relationships // *Studies in Natural Products Chemistry*, 2003; Vol. 29. – P. 3–71.
  12. Dinan L., Hormann R.E., Fujimoto T. An extensive ecdysteroid CoMFA. *Journal of Computer-Aided Molecular Design*, 1999; Vol. 13. – P. 185–207.
  13. Dinan L., Savchenko T., Whiting P. On the distribution of phytoecdysteroids in plants // *Cellular and Molecular Life Sci.*, 2001a. V. 58; N. 8. – P. 1121–1132.
  14. Dinan L., Harmatha J., Lafont R. Chromatographic procedures for the isolation of plant steroids // *J Chromatogr. A*, 2001b. V. 935; N. 1–2. – P. 105–123.
  15. Dittrich M. *Cynareae – systematic review*. In: Heywood V.H., Harborne J.B., Turner B.L., eds. *The biology and chemistry of the Compositae*. – London, New York, San Francisco: Academic Press, 1977. – P. 999–1015.
  16. Dittrich M. New combinations in the genus *Stemmacantha* Cass., with remarks concerning the typification of some of its species // *Candollea*, 1984. Vol. 39; Is. 1. – P. 45–49.
  17. Garsia-Jacas N.R., Susanna A., Garnatje T., Vilatersana R. Generic delimitation and phylogeny of the subtribe *Centaureinae* (Asteraceae): A combined nuclear

- and chloroplast DNA analysis // *Annals of Botany*, 2001; Vol. 87. – P. 503–515.
18. Girault J-P., Lafont R., Varga E., Hajdu Zs., Herke I., Szendrei K. Ecdysteroids from *Leuzea carthamoides* // *Phytochemistry*, 1988. Vol. 27; Is. 3. – P. 737–742.
  19. Golbraikh A., Bonchev D., Tropsha A. Novel chirality descriptors derived from molecular topology // *J. Chem. Inf. Comput. Sci.*, 2000. Vol. 41; Is. 1. – P. 147–158.
  20. Govaerts S. How many species of seed plants are there? // *Taxon*, 2001, Vol. 50. – P. 1085–1090.
  21. Grbavcic M. Gene pool and active substances from plants of the genera *Leuzea* and *Rhaponticum* – importance for growers and manufactures // Fifth international Conference: Medicinal Herbs in Conditions of European Union. June 16-18, 2004. – Slovak Republic, Stara Lubovna, 2004. – P. 11
  22. Greuter W. The Euro+Med treatment of *Cardueae* (*Compositae*) – generic concepts and required new names [Notulae ad floram euro-mediterraneam pertinentes]. – *Willdenowia*, 2003. Vol. 33, N 3. – P. 49–61.
  23. Guo D.A., Lou Z.C., Gao C.Y., Qiao L., Peng J.R. Phytoecdysteroids of *Rhaponticum uniflorum* root // *Yao Xue Xue Bao*, 1991. V. 26; N. 6. – P. 442–446.
  24. Guo D., Lou Z. Textual study of Chinese drug *Loulu* // *Chung Kuo Chung Yao Tsa Chih.*, 1992. V. 17. Is. 10. – P. 579–81, 638.
  25. Harmata J., Dinan L. Biological activity of natural and synthetic ecdysteroids in the BII bioassay // *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1997; V. 35. – P. 219–225.
  26. Harmatha J., Dinan L., Lafont R. Biological activities of a specific ecdysteroid dimer and of selected monomeric structural analogues in the B(II) bioassay // *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2002. V. 32; N. 2. – P. 181–185.
  27. Hellwig F. H. *Centaureinae* (*Asteraceae*) in the Mediterranean – history of ecogeographical radiation // *Plant Systematics and Evolution*, 2004. Vol. 246; N 3-4. – P. 137–162.
  28. Hormann R.E., Dinan L., Whiting P. Superimposition evaluation of ecdysteroid agonist chemotypes through multidimensional QSAR. *Comput Aided Mol Des.*, 2003. Vol. 17. – P. 135–153.
  29. Lafont R. Ecdysteroids and related molecules in animals and plants // *Conference on Isoprenoids 2003*. – *Chem. Listy* 97. – P. 280–281.
  30. Lafont R., Dinan L. Practical uses for ecdysteroids in mammals including humans: an update // *Journal of Insect Science*, 2003. Vol. 3; Is. 7. – 30 pp.
  31. Li X., Wang J., Wang S. Phytoecdysones of *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. // *Journal of ShenJang Pharmaceutical University*, 2000a, Vol. 17; N.4. – P. 260
  32. Li X.Q., Wang J.H., Wang S.X., Li X. A new phytoecdysone from the roots of *Rhaponticum uniflorum* // *J Asian Nat Prod Res.*, 2000b. V. 2; N.3. – P. 225–229.

33. Meng Y., Whiting P., Zibareva L., Bertho G., Girault J.P., Lafont R., Dinan L. Identification and quantitative analysis of the phytoecdysteroids in *Silene* species (Caryophyllaceae) by high-performance liquid chromatography. Novel ecdysteroids from *S. pseudotites* // *J Chromatogr A*, 2001. V. 935; N. 1-2. – P. 309–319.
34. Opletal L., Sovova M., Dittrich M., Solich P., Dvorak J., Kratky F., Cerovsky J., Hofbauer J. Phytotherapeutic aspects of diseases of the circulatory system. 6. *Leuzea carthamoides* (Willd.) DC: the status of research and possible use of the taxon [Review] // *Ceska a Slovenska Farmacie*, 1997. V. 46; Is. 6. – P. 247–55.
35. Pis J., Budesinsky M., Vokac K., Laudova V., Harmatha J. Ecdysteroids from the roots of *Leuzea carthamoides* // *Phytochemistry*, 1994. Vol. 37; Is. 3. – P. 707–713.
36. Ravi M., Hopfinger A.J., Horman R.E., Dinan L. 4D-QSAR Analys of a set of ecdysteroids and a comparasion to CoMFA Modeling // *J Chem Inf Comput Sci*, 2001; Vol. 41. – P. 1587–1604.
37. Repcak M., Jurcak S., Oslacka J. The content of 20-hydroxyecdysone in cultivated population of *Leuzea carthamoides* // *Zahradnictvi*, 1994. Vol. 21; N. 1. – P. 45–48.
38. Stech J., Cmolikova R., Opletal L., Sovova M., Krasny O., Bajer J. Zpusob pripravy extraktu z oddenku s koreny parchy saflorove. – Patent 279814, Czechia. July 12, 1995.
39. Vazquez F. M., Suarez M. A., Perez A. Medicinal plants used in the Barros Area, Badajoz Province (Spain) // *Journal of Ethnopharmacology*, 1997. Vol. 55; Is. 2. – P. 81–85.
40. Voigt B., Whiting P., Dinan L. The ecdysteroid agonist/antagonist and brassinosteroid-like activities of synthetic brassinosteroid/ecdysteroid hybrid molecules // *Celluar and Molecular Life Sciences*, 2001. V. 58; N. 8. – P. 1133–1140.
41. Vokac K., Budesinsky M., Harmatha J. Minor ecdysteroid components of *Leuzea carthamoides* // *Collect Czech Chem Commun.*, 2002. Vol. 67; Is. 1 – P. 124–139.
42. Volodin V., Chadin I., Whiting P., Dinan L. Screening plants of European North-East Russia for ecdysteroids // *Biochemical Systematics and Ecology*, 2002. – V. 30; Is. 6. – P. 525–578.
43. Zhang Y.H., Wang H.Q. Ecdysteroids from *Rhaponticum uniflorum* // *Pharmazie*, 2001. Vol. 56; Is. 10. – P. 828–829.
44. Zhang Y-H., Cheng J-K., Yang L., Cheng D.-L. Triterpenoids from *Rhaponticum uniflorum* // *Journal of the Chinese Chemical Society*, 2002. V. 49. – P. 117–124.
45. Абубакиров Н.К. Экдистероиды – гормоны линьки насекомых // *Химия и жизнь*, 1975, № 11. – С. 57–62.
46. Анищенко Е.А. Морфогенез *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // *Растительные ресурсы*, 1977. Т. 13; Вып. 3. – С. 485–491.
47. *Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР* – М.: ВИЛР, 1986. – С. 263.
48. Балтаев У.А. Фитоэкдистероиды – структура, источники и пути биосинтеза

- в растениях // Биоорганическая химия, 2000. Т. 26; № 12. – С. 892–925.
49. Баранов В.Д., Устименко Г.В. Мир культурных растений. Справочник. – М.: Мысль, 1994. – 381 с.
  50. Белоусова Л.С., Денисова Л.В., Никитина С.В. Редкие растения СССР. – М.: Лесная пром-сть, 1979. – 216 с.
  51. Бердин А.Г., Адекенов С.М. Фитоэкдистероиды растений рода *Rhaponticum* // Физиолого-биохимические аспекты изучения лекарственных растений. – Новосибирск, 1998. – С. 16–17.
  52. Блинова К.Ф., Борисова Н.А., Гортинский Г.Б., Грушвицкий И.В., Забинкова Н.Н., Комарован Н.М., Мусаева Л.Д., Николаева Л.А., Регир В.Г., Селенина Л.В., Сыровежко Н.В., Теслов Л.С., Харитоновна Н.П., Шатохина Р.К., Яковлев Г.П. Ботанико-фармакогностический словарь: Справочное пособие. – М.: Высшая школа, 1990. – 272 с.
  53. Борейша М.С., Семенов Б.Я., Чекалинская Н.И. Маралий корень (рапонтикум сафлоровидный). – Минск; Ураджай, 1985. – 40 с.
  54. Бочарова Г.И., Винокурова Е.Ю., Шильникова Н.Н. Номенклатура, анатомический и химический анализ рапонтикума серпуховидного // Лекарственные растения Алтайского края. Сб. науч. трудов, 1996. – С. 83–87.
  55. Вересковский В.В., Чекалинская И.И., Пашина Г.В. Динамика содержания экдистерона у видов рода *Rhaponticum* Ludw. // Растительные ресурсы, 1983. Т. 19; Вып. I. – С. 60–65.
  56. Володин В.В. Экдистероиды в интактных растениях и клеточных культурах. Автореф. дис. канд....биол. наук. – М., Институт физиологии растений К.А. Тимирязева РАН, 1999. – 49 с.
  57. Володин В.В., Мишуров В.П., Колегова Н.А., Тюкавин Ю.А., Портнягина Н.В., Постников Б.А. Экдистероиды растений семейства *Asteraceae* (Сер. Научные доклады). Вып. 319. – Сыктывкар, Коми НЦ УрО РАН, 1993. – 20 с.
  58. Володин В.В., Чадин И.Ф. Обзор: Экдистероиды в мировой флоре // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Вып. 67. – Сыктывкар, Коми НЦ УрО РАН, 2003. – С. 2–11.
  59. Воробьева А.Н. Таксономия и фитоэкдистероиды дальневосточных видов родов *Stemmacantha* Cass., *Serratula* L., *Saussurea* DC. (*Asteraceae*): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Владивосток, ТИБОХ ДВО РАН, 2004. – 22 с.
  60. Галяутдинов И.В., Васькина Н.А., Назмеева С.Р., Савченко Р.Г., Халилов Л.М., Одинокоев В.Н. Трансформация 20-гидроксиэкдизона и его ацетонидов под действием щелочных металлов в жидком аммиаке // В сб. “Актуальные проблемы органической химии” – Новосибирск, 2003. – С. 194.
  61. Ганиев Ш.Г. Экдизонсодержащие растения родов *Serratula* L., *Rhaponticum* Ludw. Узбекистана и прилегающих районов: Автореф. дис...канд.

- биол. наук. – Ташкент, Ун-т им. В.И. Ленина, 1980. – 28 с.
62. Головки Т.К., Гармаш Е.В., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н., Фролов Ю.М. Рапонтик сафлоровидный в культуре на Европейском Севере-Востоке (эколого-физиологические исследования. – Сыктывкар, Коми НЦ УрО РАН, 1996. – 140 с.
63. Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника: Систематика высших, или наземных, растений. – М.: Издательский центр “Академия”, 2001. – 432 с.
64. Зарембо Е. В., Соколова Л.И., Горовой П.Г. Содержание экистерона в дальневосточных видах родов *Stemmacantha* и *Serratula* (Asteraceae) // Растительные ресурсы, 2001. Т. 37; Вып 3. – 59–64.
65. Зеленков В.Н., Тимофеев Н.П., Колесникова О.П., Кудяева О.Т. Выявление биологической активности для водных экстрактов листовой части левзеи сафлоровидной на модели *in vitro* // Актуальные проблемы инноваций в создании фитопродуктов на основе нетрадиционных растительных ресурсов и их использование в фитотерапии. – М., РАЕН, 2001. – С. 59–62.
66. Зибарева Л.Н. Фитоэкистероиды растений семейства *Caryophyllaceae*. Автореф. док...хим. наук. – Новосибирск, Институт биоорганической химии СО РАН, 2003. – 31 с.
67. Зибарева Л.Н.; Еремина В.И. Динамика содержания экистероидов в видах рода *Silene L.*, выращиваемых в Сибирском ботаническом саду (г. Томск) // Растительные ресурсы, 1996. Т. 32; Вып. 1-2. – С. 106–110.
68. Иевлев Н.И. Маралий корень // Кормовые растения на торфяных почвах Европейского Севера. – Ленинград: Наука, Ленинградское отделение, 1983. – С. 79–87.
69. Корневище с корнями рапонтикума сафлоровидного (левзеи сафлоровидной). Фармакопейная статья ФС 42-2707-90. – Москва, Минздрав СССР. Февраль 12, 1990. – 7 с.
70. Красная книга: дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. – Л.: Наука, 1975.
71. Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н. Продуктивность и химический состав *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Hjin, выращиваемого в Республике Коми. Растительные ресурсы. 2000; Т. 36; Вып. 2 – С. 14–23.
72. Кудик Р.В., Зузук Б.М. Ревень тангутский (*Rheum palmatum L. var. tanguticum Maxim. ex Balf.*): Аналитический обзор // Провизор, 2001 год; Вып. 6-8 ([http://provisor.kharkov.ua/archive/2001/N6/art\\_25.htm](http://provisor.kharkov.ua/archive/2001/N6/art_25.htm)).
73. Купше Э.Э., Алешкина Я.А. Левзея сафлоровидная. – М.: Медгиз, 1955. – 11 с.
74. Ларин Л.Г. Агрометеорологическое обоснование возделывания рапонтика

- сафлоровидного в Нечерноземной зоне РСФСР: Автореф. дис... канд. геогр. наук. – М., Гидрометеорологический НИ Центр СССР, 1982, – 26 с.,
75. Лафон Р. Фитоэкдистероиды и мировая флора: Разнообразие, распространение, биосинтез и эволюция // Физиология растений, 1998. Т. 41; № 3. – С. 326–346.
  76. Лекарства и БАД в спорте: Практическое руководство для спортивных врачей, тренеров и спортсменов / Под общей ред. Сейфулла Р.Д. и Орджоникидзе З.Г. – М.: Литтерра, 2003. – 320 с.
  77. Лукашов В.Н., Островский М.Н., Жумагулов Ж.Ж. Рапонтик сафлоровидный на юге-востоке Казахстана // Мат-лы VII Всерос. симп. по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 1993. – С. 95–96.
  78. Максимова Т.А., Селиванов И.А. Степень полезности эндомикориз при разных условиях фосфорного питания. Бюл. ВНИИ с.-х. микробиологии, 1987; Т. 47. – С. 3–5
  79. Маматханов А.У., Шамсутдинов М.-Р., Шакиров Т.Т. Выделение экдистерона из корней *Rhaponticum carthamoides* // Химия природных соединений, 1980; № 5. – С. 528–529.
  80. Мишуров В.П., Тимофеев Н.П. Актуальные задачи по созданию, культивированию и использованию сырьевой базы экдистероид содержащих растений // Мат-лы IX Междунар. симп. по новым кормовым растениям – Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 1999. – С. 121–123.
  81. Моисеев К.А., Соколов В.С., Мишуров В.П., Александрова М.И., Коломийцева В.Ф. Малораспространенные силосные растения. – Л.: Колос, 1979. – 328 с.
  82. Некратова Н.А., Михайлова С.И., Некратов Н.Ф. Экспресс-методы определения лекарственного сырья *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjlin и *Raeonia anomala* L. // Раст.ресурсы, 1989. Т. 25; Вып. 3. – С. 432–438.
  83. Некратова Н.А. Изучение ценокомплексов дикорастущих сырьевых растений как одна из задач ботанического ресурсоведения [на примере *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjlin] // Растительные ресурсы, 1992. Т. 28; Вып. 2. – С. 1–13.
  84. Некратова Н.А. Заметки об изменчивости *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) и *Polygonum bistorta* (Polygonaceae) в Алтае-Саянской горной области // Ботанический журнал, 1995. Т. 80; № 11. – С. 77–84.
  85. Нигматуллин А.Р., Нуриев И.Ф., Баширова Р.М., Усманов И.Ю. Фитохимическая оценка *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjlin в горно-лесной зоне Южного Урала // Итоги биол. исслед.: Ежегодник, № 6. – Уфа, Башкирский Гос. ун-т, 2001. – С. 51–54.
  86. Орлова И.В., Носов А.М., Лукша В.Г., Володин В.В. Синтез экдистероидов в растениях и культурах клеток *Rhaponticum carthamoides* Willd. (Pjlin) //

- Физиология растений, 1994. Т. 41; № 6. – С. 907–912.
87. Положий А.В., Некратова Н.А. Рапонтик сафлоровидный – *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // Биологические особенности растений, нуждающихся в охране. – Новосибирск, 1986. – С. 198–226.
  88. Попов В.В., Иванов В.И. Питательные и стимулирующие свойства рапонтика сафлоровидного // Мат-лы II Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования». Т. 5. – Пушино, 1997. – С. 897–898.
  89. Постановление № 03 Алтайского краевого Законодательного Собрания “О Красной книге Алтайского края”. – Барнаул. Январь 21, 1998.
  90. Постников Б.А. Маралий корень и перспективы его использования в народном хозяйстве // Растительные ресурсы, 1969. Т. 5. Вып. 2. – С. 247–254.
  91. Постников Б.А. Маралий корень и основы введения его в культуру. – Новосибирск, СО РАСХН, 1995. – 276 с.
  92. Постников Б.А. Итоги полувекового изучения и практического использования марального корня в России и сопредельных государствах // Аграрная Россия, 2001, № 6. – С. 5–20.
  93. Пунегов В.В., Савиновская Н.С. Метод внутреннего стандарта для определения экидистероидов в растительном сырье и лекарственных формах с помощью ВЭЖХ // Растительные ресурсы, 2001. Т. 37; Вып. 1. – С. 97–102.
  94. Рабинович А.М. Лекарственные растения на приусадебном участке: Возделывание и применение в медицине и ветеринарии. – М.: Изд. Дом МСП, 2000. – 329 с.
  95. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Т.7. Сем. Asteraceae. – СПб.: Наука, 1993. – С. 161–163.
  96. Растительные ресурсы России и сопредельных государств: Цветковые растения, их химический состав, использование. Т. 8. Сем. Butomaceae-Turphaceae. – СПб: Наука, 1994. – 271 с.
  97. Саратиков А.С., Краснов Е.А., Шадрин Г.Д., Зотова М.И., Нехода М.Ф., Аксенова Р.А., Алексеева Л.П. Химико-фармакологическое исследование корней левзеи сафлоровидной // Известия Сибирского отделения Академии наук СССР (Сер. Биологические науки. Вып. 2). – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1970, № 10. – С. 88–95.
  98. Сахарова Н.А. Ресурсы и биологические основы рационального использования лекарственных растений Кузнецкого Алатау: Автореф. ...канд. биол. наук. – Томск, 1980. – 23 с.
  99. Сахарова Н.А. Биологические основы рационального использования важнейших лекарственных растений Кузнецкого Алатау. – Растительные ресурсы, 1981. Т. 17; Вып. 2. – С. 165–175.

100. Свиридова Т.П., Ревина Т.А., Яковлева И.А. Фитоэкдистероиды видов *Rhaponticum Ludw.*, выращиваемых в Тюменской обл. // Физиолого-биохимические аспекты изучения лекарственных растений. – Новосибирск, 1998. – С. 92–93.
101. Соболевская К.А. Интродукция растений в Сибири. – Новосибирск, Наука, 1991. – 184 с.
102. Сорты кормовых культур селекции СибНИИ кормов и Ужурской СХОС (Кормовые травы, зерновые, зернобобовые культуры, рапс, левзея): Каталог. – Новосибирск, Сиб. НИИ кормов, 1999. – 39 с.
103. Соколов С.Я. Фитотерапия и фитотерапевтика: Руководство для врачей. – М.: Медицинское информационное агентство, 2000. — 976 с.
104. Сосков Ю.Д. Род *Rhaponticum Adans.* Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т.28. С. 303–332.
105. Сосков Ю.Д. Новая номенклатурная комбинация и ряды в роде *Rhaponticum Adans* // Новости систематики высших растений, 1971; Т.8. – С. 254–256.
106. Странски К., Немец В., Слама К. Липидный состав семян у содержащего экдистероиды виды растений *Leuzea carthamoides (Willd.) DC (Asteraceae)* // Физиология растений, 1998. Т. 41; № 3. – С. 390–396.
107. Тимофеев Н.П., Володин В.В., Фролов Ю.М. Некоторые аспекты производства экдистероидсодержащего сырья из надземной части *Rhaponticum carthamoides (Willd.) Pjij* // Международное совещание по фитоэкдистероидам. – Сыктывкар, Коми НЦ УрО РАН, 1996. – С. 90.
108. Тимофеев Н.П. Устойчивость *Rhaponticum carthamoides* в агроценозе // Интродукция растений на Европейском Северо-Востоке (Тр. Коми науч. центра УрО Российской АН; № 150). – Сыктывкар, 1997. – С. 103–109.
109. Тимофеев Н.П., Володин В.В., Ю.М. Фролов. Распределение 20-гидроксизекдизона в структуре биомассы надземной части *Rhaponticum carthamoides (Willd.) Pjij* // Растительные ресурсы, 1998. Т. 38; Вып. 3. – С. 63–69.
110. Тимофеев Н.П. Онтогенез *Rhaponticum carthamoides* в условиях агропопуляции // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование». – Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 1999. – С. 195–198.
111. Тимофеев Н.П. Биологические основы введения в культуру *Rhaponticum carthamoides (Willd.) Pjij* в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. канд...биол. наук. – Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2000. – 27 с.
112. Тимофеев Н.П. Левзея сафлоровидная: Проблемы интродукции и перспективы использования в качестве биологически активных добавок // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты.

- Сб. трудов. Вып. 5. – М., РАЕН, 2001а. – С. 108–134.
113. Тимофеев Н.П. Накопление и сохранность 20-гидроксиэкдизона в лекарственном сырье левзеи // Актуальные проблемы инноваций в создании фитопродуктов на основе нетрадиционных растительных ресурсов и их использование в фитотерапии. – М., РАЕН, 2001b. – 55–56.
114. Тимофеев Н.П. Рост и накопление экдистероидов в надземных органах *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в зависимости от возраста и условий внешней среды // Инновационные технологии и продукты. Сб. трудов. Вып. 6. – М., РАЕН, 2002. – С. 94–107.
115. Тимофеев Н.П. Промышленные источники получения экдистероидов. Часть I. Ponasterone и muristerone // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. науч. трудов. Вып. 9. – М., РАЕН, 2003. – С. 64–86.
116. Тимофеев Н.П. Исследования по экдистероидам: использование в медицине, Интернет-ресурсы, источники и биологическая активность // Биомедицинская химия, 2004а. Т. 50; Прил. 1. – С. 133–152.
117. Тимофеев Н.П. Продуктивность, структура и элементы растительного сырья *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* – промышленных источников химии и технологии экдистероидов // Химия и технология растительных веществ. – Саратов, ИБФРМ РАН, 2004b. – С. 249–251.
118. Тимофеев Н.П. Возраст и динамика плотности *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. (Asteraceae) на Европейском Севере // Растительные ресурсы, 2005а. Том. 41; Вып. 3.
119. Тимофеев Н.П. Фитоэкдистероиды: Фармакологическое использование и активность (Обзор) // Медицинские науки, 2005b, № 4.
120. Тимофеев Н.П. Продуктивность промышленных плантаций лекарственных растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. на Европейском Севере России // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. науч. трудов. Вып. 12. – М., РАЕН, 2005с. – С. 188–211.
121. Тимофеев Н.П. Экологическая устойчивость агропопуляций экдистероид содержащих растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. на Европейском Севере // Естественные и технические науки, 2005d, № 4.
122. Тимофеев Н.П. Интродукция, промышленное возделывание и экологические проблемы культивирования лекарственных растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. (Обзор) // Актуальные проблемы современной науки, 2005е, № 5.
123. Тимофеев Н.П., Кокшаров А.В. Макроэлементный профиль *Rhaponticum*

- carthamoides (Willd.) Iljin // Материалы III Рос. науч.-практ. конф. "Актуальные проблемы инноваций с нетрадиционными природными ресурсами и создания функциональных продуктов". - М., РАЕН, 2005. - С. 84-85.
124. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. - М.: Наука, 1991. - 216 с.
125. Флора Сибири. Т. 13: Asteraceae (Compositae) / В 14 т. - Новосибирск: Наука, Сиб. предприятие РАН, 1997. - 472 с.
126. Флоря В.Н. Структурный анализ интродукционных популяций видов рода *Rhaponticum* Ludw. // Ботанические исследования, 1989; Т. 6. - С. 82-97
127. Флоря В.Н. Биологические основы интродукции растений в ССР Молдова: Автореф. дис...докт. биол. наук. - Кишинев, 1990. - 39 с.
128. Хатымов Р.В., Муфтахов М.В., Мазунов В.А., Недопекин Д.В., Галаяудинов И.В., Одинокое В.Н. Особенности масс-спектров резонансного захвата электронов молекулами экидистероидов // Известия Академии наук. Серия химическая, 2002, № 2. - С. 291-294.
129. Чекалинская И.И., Вересковский В.В., Пашина Г.В., Довнар Т.В. Биологические и биохимические особенности *Rhaponticum scariosum* Lam., интродуцированного в Белоруссии // Растительные ресурсы, 1984. Т. 20; вып. 4. - С. 525-530.
130. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. - СПб.: Наука, 1995. - 992 с.
131. Черник В.Ф. Биологические особенности развития семян травянистых интродуцентов: Автореф. дис...канд. биол. наук. - М., 1983. - 22 с.
132. Шаин С.С., Терехин А.А. Растения против стрессов. - М.: Оверлей, 2002. - 160 с.
133. Шаталова Т.А., Оганесян Э.Т., Пшуков Ю.Г. Способ получения фитоэкдизонов. - Патент РФ 2112540. Июнь 10, 1998.
134. Щербачев М.В. Мухи-пестрокрылки (Diptera, Tephritidae) центральной части Кузнецкого Алатау: Автореф. дис...канд. биол. наук. - Томск, Томский Гос. ун-т, 2002. - 23 с.
135. Юрченков Е.М. Катон-Карагайский государственный национальный природный парк (ККГНПП). Ecosystem, 2002, № 3 (<http://altai-es.ukg.kz/vest3.htm>).
136. Якубова М.Р., Генкина Г.Л., Шакиров Т.Т., Абубакиров Н.К. Хроматоспектрофотометрический метод определения экидистерона в растительном сырье // Химия природных соединений, 1978, № 6. - С. 737-740.
137. Якубова М.Р., Сахарова Н.А. Динамика содержания экидистерона в подземных органах *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. - Растительные ресурсы, 1980. Т. 16; Вып. 1. - С. 98-100.

138. Якубова М.Р., Маматханов А.У., Шамсудтинов М.-Р.И., Шакиров Т.Т. Метод контроля производства экдистерона из корней *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) и соцветий *Rh. integrifolium* C. Winkl. // Химия природных соединений, 1983. Т. 19; № 3. – С. 322–324.

#### Приложение 1

Видовое разнообразие рода *Rhaponticum* (включая синонимы)

1. *Rhaponticum acaule* DC.
2. *Rhaponticum altaicum* (Fisch. ex Spreng.) Soskov
3. *Rhaponticum annae-bentiae* Rechinger f.
4. *Rhaponticum argentatum* Moench
5. *Rhaponticum atriplicifolium* DC.
6. *Rhaponticum aulieatense* Iljin
7. *Rhaponticum australe* (Gaudich.) Sojak, Soskov
8. *Rhaponticum behen* (L.) Ratier, Kostel
9. *Rhaponticum calcitrapa* Scop.
10. *Rhaponticum canariense* DC.
11. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin  
*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin var. *chamarense* (Peschkova) O.S. Zhirona
12. *Rhaponticum caspium* Karel. ex Ledeb.
13. *Rhaponticum caulescens* Coss. & Bal.
14. *Rhaponticum centauroides* G. Don ex Loud.
15. *Rhaponticum chamarense* G.A. Peshkova
16. *Rhaponticum ciliatum* Lam.
17. *Rhaponticum coniferum* (L.) Greuter  
*Rhaponticum coniferum* (L.) Greuter subsp. *berardioides* (Batt.) Greuter.
18. *Rhaponticum cossonianum* (Ball) Greuter
19. *Rhaponticum cynaroides* Less.
20. *Rhaponticum dahuricum* Turcz.
21. *Rhaponticum davuricum* Ledeb.
22. *Rhaponticum deltooidum* G. Don ex Loud.
23. *Rhaponticum doronicaefolium* Fisch. ex Sweet.
24. *Rhaponticum ericeticola* (Font Quer) Sojak
25. *Rhaponticum eriophorum* Scop.
26. *Rhaponticum exaltatum* (Willk.) Greuter
27. *Rhaponticum froedinii* (Rech.f.) Wagenitz.
28. *Rhaponticum heleniifolium* Gren. & Godr.  
*Rhaponticum heleniifolium* Gren. & Godr. subsp. *bicknellii* (Briq.) Greuter.

29. *Rhaponticum imatongense* (Philipson) Sojak
30. *Rhaponticum insigne* (Boiss.) Wagenitz
31. *Rhaponticum integrifolium* C.Winkl.
32. *Rhaponticum jacea* Scop.
33. *Rhaponticum karatavicum* Regel & Schmalh.
34. *Rhaponticum longifolium* (Hoffmannsegg & Link) Dittrich, Soskov, Sojak,  
*Rhaponticum longifolium* (Hoffmanns. & Link) Dittrich, Soskov subsp. *ericeticola* (Font Quer)  
Greuter
35. *Rhaponticum lyratum* (DC.) Bergmans, C.Winkler ex O.Fedtsch., B.Fedtsch. & Iljin, Nym.
36. *Rhaponticum monanthos* (Georgi) Vorosh.
37. *Rhaponticum namanganicum* Iljin
38. *Rhaponticum nanum* Lipsky  
*Rhaponticum nanum* Lipsky subsp. *pellucidum* (Rech.f.) Dittrich.
39. *Rhaponticum nitidum* Fisch.
40. *Rhaponticum pallasii* G.Don ex Loud.
41. *Rhaponticum paniculatum* Scop.
42. *Rhaponticum pellucidum* Rech.f.
43. *Rhaponticum pulchrum* Fisch. & Mey.
44. *Rhaponticum pungens* Franch. & Sav.
45. *Rhaponticum pusillum* Boiss.
46. *Rhaponticum pygmaeum* DC.
47. *Rhaponticum rhaponticoides* (Graells) Dittrich, Sojak, Soskov
48. *Rhaponticum rhaponticum* (L.) Voss
49. *Rhaponticum salinum* Less.
50. *Rhaponticum satzyperovii* Soskov
51. *Rhaponticum scariosum* Lam.  
*Rhaponticum scariosum* Lam. subsp. *bicknellii* (Gugler) Pignatti.  
*Rhaponticum scariosum* Lam. subsp. *lamarckii* (Dittrich) Greuter.
52. *Rhaponticum serratuloides* (Georgi) Bobrov
53. *Rhaponticum uniflorum* DC.  
*Rhaponticum uniflorum* DC. subsp. *satzyperovii* (Soskov) Vorosh.

## Приложение 2

Видовое разнообразие рода *Leuzea* (включая синонимы)

1. *Leuzea acaulis* (L.) Holub.
2. *Leuzea altaica* Fisch. ex Nees., Fisch. ex Schau., Link.
3. *Leuzea annae-bentiae* (Rech.f.) Holub.
4. *Leuzea aulicatensis* (Iljin) Holub.

5. *Leuzea australis* M. Gaudich
6. *Leuzea berardioides* Batt.
7. *Leuzea carthamoides* DC.
8. *Leuzea caulescens* (Coss. & Bal.) Holub.
9. *Leuzea centauroides* (L.) Holub
10. *Leuzea conifera* DC., Spreng
- Leuzea cynaroides* (C. Sm.) Font Quer ex G.López González
11. *Leuzea dahurica* Bunge
12. *Leuzea exaltata* Cutanda ex Willk.
13. *Leuzea font-queri* Sauvage
14. *Leuzea froedinii* (Rech.f.) Holub
15. *Leuzea imatongensis* (Philipson) Holub
16. *Leuzea insignis* (Boiss.) Holub
17. *Leuzea integrifolia* (Winkler) Holub
18. *Leuzea karatavica* (Regel & Schmalh.) Holub
19. *Leuzea longifolia* Hoffmanns. & Link.
20. *Leuzea lyrata* (Winkler ex Iljin) Holub.
21. *Leuzea namanganica* (Iljin) Holub
22. *Leuzea nana* (Lipsky) Holub.
23. *Leuzea nitida* (Fisch.) Holub
24. *Leuzea palmeilana* Welw. ex Benth. & Hook.f.
25. *Leuzea pinnatifida* DC.
26. *Leuzea pinnatipartita* Sennen.
27. *Leuzea pulchra* (Fisch. & C.A.Mey.) Holub.
28. *Leuzea pumila* Steud..
29. *Leuzea pusilla* Spreng..
30. *Leuzea rhapontica* (L.) Holub.
- Leuzea rhapontica* (L.) Holub subsp. *bicknellii* (Briq.) Holub.
- Leuzea rhapontica* (L.) Holub subsp. *heleniifolia* (Grenier & Godron) Holub
31. *Leuzea rhaponticoides* Graells
32. *Leuzea salina* Spreng.
33. *Leuzea satzyperovii* (Soskov) Holub.
34. *Leuzea sclerophylla* Boiss. & Heldr..
35. *Leuzea serratuloides* Fisch. & C.A.Mey. ex DC.
36. *Leuzea uniflora* (L.) Holub

### Приложение 3

Видовое разнообразие рода *Stemmacantha* (включая синонимы)

1. *Stemmacantha acaulis* (L.) M.Dittrich
2. *Stemmacantha aulieatensis* (Iljin) M.Dittrich.
3. *Stemmacantha australis* (Gaudich.) Dittrich
4. *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M.Dittrich
5. *Stemmacantha caulescens* (Coss. & Balansa) Soldano
6. *Stemmacantha centauroides* (L.) M.Dittrich.
7. *Stemmacantha chamarensis* (Peschkova) S.K.Czerepanov
8. *Stemmacantha cynaroides* Cass., (C.Sm.) Dittrich
9. *Stemmacantha exaltata* (Cutanda) M.Dittrich.
10. *Stemmacantha ficifolia* Turcz. ex DC.
11. *Stemmacantha heleniifolia* (Godr. & Gren.) M.Dittrich
- Stemmacantha heleniifolia* (Godr. & Gren.) M.Dittrich subsp. *bicknellii* (Briq.) M.Dittrich
12. *Stemmacantha imatongensis* (Philipson) Soldano
13. *Stemmacantha inermis* Dulac
14. *Stemmacantha insignis* (Boiss.) M.Dittrich
15. *Stemmacantha integrifolia* (C.Winkl.) M.Dittrich
16. *Stemmacantha karatavica* (Regel & Schmalh.) M.Dittrich.
17. *Stemmacantha longifolia* (Hoffmanns. & Link) M.Dittrich
- Stemmacantha longifolia* (Hoffmanns. & Link) M.Dittrich var. *ericeticola* (Font Quer) M.Dittrich
18. *Stemmacantha lyrata* (C.Winkler ex Iljin)M.Dittrich
19. *Stemmacantha namanganica* (Iljin)M.Dittrich
20. *Stemmacantha nana* (Lipsky) M.Dittrich
21. *Stemmacantha nana* (Lipsky) M.Dittrich subsp. *pellucida* (Rech.f.) M.Dittrich.
22. *Stemmacantha nitida* (Fisch.ex DC.) M.Dittrich.
23. *Stemmacantha orientalis* (Serg.) S.K.Czerepanov
24. *Stemmacantha pulchra* (Fisch. & C.A.Mey.) M.Dittrich
- Stemmacantha pulchra* (Fisch. & C.A.Mey.) M.Dittrich subsp. *zardabii* (Rzazade) M.Dittrich
25. *Stemmacantha rhapontica* (L.) M.Dittrich
- Stemmacantha rhapontica* (L.) M.Dittrich subsp. *lamarckii* M.Dittrich
26. *Stemmacantha satzyperovii* (Soskov) S.K.Czerepanov
27. *Stemmacantha serratuloides* (Georgi) M.Dittrich
28. *Stemmacantha uniflora* (L.) M.Dittrich
- Stemmacantha uniflora* (L.) M.Dittrich subsp. *satzyperovii* (Soskov) M.Dittrich