

Сибирский экологический журнал, 5 (2009) 765-780

УДК 57.016:57.017.6; 632.752.2:632.76:632.911.4

Экологические взаимоотношения агропопуляций экидистероидсодержащих растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. с насекомыми-фитофагами. Сообщение 1

Н. П. ТИМОФЕЕВ

КХ БИО, Коряжма, Россия

E-mail: timfbio@atnet.ru

АННОТАЦИЯ

В течение 16 лет изучали накопление фитозэкидистероидов в агропопуляциях *R. carthamoides* (Willd.) Iljin и *S. coronata* L., а также их резистентность к фитофагам по возрастным периодам онтогенеза. В результате исследований определены видовые особенности накопления экидистероидов в вегетативных и репродуктивных органах растений, выявлены связи между распределением фитозэкидистероидов в структуре растений и экологическими взаимоотношениями с насекомыми; изучены факторы, способствующие поражению; оценен ущерб, наносимый вредителями.

Ключевые слова: *Rhaponticum carthamoides*, *Serratula coronata*, лекарственные растения, агропопуляции, экидистероиды, насекомые-фитофаги.

Rhaponticum carthamoides (Willd.) Iljin (леuzeя, рапонтникум сафлоровидный) и *Serratula coronata* L. (серпуха венценосная) – виды, обладающие способностью к синтезу сверхвысоких уровней экидистероидов – до 0,4-1,5 % у *R. carthamoides* и 1,2-2,3 % у *S. coronata* [1-3]. По результатам многолетних ботанических исследований они рекомендованы для возделывания в качестве новых лекарственных растений в регионах Сибири и европейского Севера [4-8].

Успешное внедрение этих видов в производственную практику в немалой мере зависит от их способности противостоять атакам насекомых-фитофагов. Известна существенная роль зооэкидистероидов в развитии членистоногих. Периодические линьки и метаморфозы вызваны пиками экидистероидов, вырабатываемых в проторакальных железах под воздействием мозговых нейропептидов [9].

Идентичность фитозэкидистероидов, синтезируемых растениями, гормону линьки членистоногих позволяет предполагать, что одна из биологических функций их повышенной концентрации в отдельных органах растений (на 4-5 порядков относительно гемолимфы насекомых) состоит в защите от вредителей.

При изучении активности фитозэкидистероидов в лабораторных условиях в качестве детеррентов и регуляторов роста и развития насекомых получены неоднозначные результаты [10-12], а сами методики таких испытаний несовершенны: а) тестировалось небольшое число видов, принадлежащих в основном к отряду чешуекрылых (Lepidoptera); б) личинки не имели альтернативных источников пищи, подобно особям в природной среде; в) не испытывались одновременно разные органы растений с различными уровнями экидистероидов; г) методы воздействия (пропитка кормового рациона химически очищенными экидистероидами, погружение на-

Тимофеев Николай Петрович

секомых в водные и спиртовые экстракты, инъекции) не идентичны природным условиям кормления.

Кроме того, не учитывалось, что химически изолированные экидистероиды в питательном корме, измельченных листьях и экстрактах неустойчивы в условиях повышенной влажности и присутствия микрофлоры [13–15], в ультрафиолетовом спектре освещения [16] и могут инактивироваться за короткий промежуток времени. Это могло стать одной из причин того, что эффективное репеллентное действие фитозкидистероидов *S. coronata* проявлялось при очень высоких концентрациях – 0,3–0,7 % [12], а физиологическое действие более низких доз, наоборот, способствовало выживаемости, росту и развитию личинок и названо биостимулирующим [17] или адаптогенным [18].

Как отмечено в обзоре Л. Дайнен [19], несмотря на многочисленные работы в условиях лабораторных биотестов, прогресс в этой области задерживается из-за отсутствия четких доказательств осуществления и эффективности защитной роли экидистероидов на интактных растениях. Важные данные для понимания проявления антифидантной активности фитозкидистероидов и оценки их вклада во взаимоотношения в системе растения – насекомые могут быть получены при изучении поражаемости и сравнительной устойчивости растений из агроценозов с разным уровнем экидистероидов к насекомым-вредителям.

Задача настоящего исследования – оценка накопления фитозкидистероидов и резистентности агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata* L. к фитофагам в течение возрастных периодов онтогенеза; изучение связи между распределением экидистероидов в структуре растений и экологическими взаимоотношениями с насекомыми; выявление факторов, способствующих или, наоборот, защищающих виды от поражения; оценка ущерба, наносимого вредителями.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Характеристика агропопуляций. Исследования проводили в течение 1989–2005 гг. на юго-востоке Архангельской области (61–62° с. ш.), куда входят Котласский район и

г. Коржма. Объектами изучения служили 12 разновозрастных агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata* семенного происхождения, каждая на площади 1–3 га. Участки представлены моноэдификаторными ценозами. Плотность их в зависимости от почвенных условий и возраста в онтогенезе составляла соответственно для *R. carthamoides/S. coronata* (тысяч особей на 1 га): 23–32/15–56 – в виргинильном; 12–24/10–27 – в молодом, 4–24/7–21 – в старом генеративном и 1–16/5–20 – в субсенильном возрастном состоянии. Режим возделывания популяций – с междурядьями 70 см, массовое отчуждение посевов – однократное в фазе плодоношения, кроме участков на суглинках, где оба вида культивировались без отчуждения надземной биомассы во все годы возделывания. Минеральные удобрения вносили в первые 3 года жизни в дозе (NPK)₆₀₋₉₀.

Агропопуляции расположены на основных почвенных разновидностях природной зоны: а) песчаных дерново-среднеподзолистых, на водно-ледниковых песчаных отложениях; б) супесчаных дерново-среднеподзолистых, подстилаемых средними суглинками; в) торфянисто-подзолистых глееватых, на двучленных отложениях с примесью песка в верхнем и тяжелого суглинка – в нижнем горизонте; г) суглинистых дерново-слабоподзолистых, поверхностно-глееватых. Массивы сельскохозяйственных угодий осушены системой мелиоративных каналов через каждые 40–45 м (кроме песчаных почв).

В зависимости от характера водораздельного пространства залегание популяций на местности по элементам рельефа является пониженным (варианты на торфяниках и суглинках) или же повышенным (варианты на песках и супеси). Участки с песчаными почвами характеризуются лучшей прогреваемостью и дефицитом влажности воздуха в дневное время. Агроценозы на суглинистых и торфянистых почвах отличаются более прохладным микроклиматом и повышенной влажностью окружающей среды, обусловленной избытком влаги в почве.

Окружающее пространство популяций вследствие самозарастания осушительных каналов лесными культурами является замкнутым, непродуваемым (с трех сторон изо-

лировано лиственными породами высотой 10–12 м), полуоткрытым (прерывистая изоляция с двух сторон) или же открытым (расстояние до границы леса 50–200 м). На части сельскохозяйственных угодий, расположенных на торфяниках, с конца июня – начала июля создавался искусственный полуоткрытый продуваемый режим путем скашивания соседних массивов многолетних злаковых трав на кормовые цели.

Природно-климатические условия. Территория исследований относится к подзоне средней тайги и входит в состав Европейско-Западно-Сибирской таежно-лесной биоклиматической области, для которой характерны короткий безморозный период, значительная облачность и недостаток солнечного света в ультрафиолетовом диапазоне, избыточное увлажнение. Устойчивый снежный покров появляется 11–16 ноября и лежит до 17–19 апреля. Продолжительность вегетационного периода 165–186 дней, в том числе безморозного 105 дней (77–139). Среднегодовые суммы температур выше 15 °С равны 911 °С (54–57 дней); 10 °С – 1577 °С (107–110 дней); 5 °С – 1936 °С (153 дня). Средняя температура июля +17,4 °С. Абсолютные перепады температуры достигают +35 °С в тени и –51 °С на поверхности почвы.

Переход температуры воздуха через +5 °С и начало вегетации многолетних культур приходятся на конец апреля – начало мая. Заморозки на поверхности почвы до –5...–7 °С и возвраты холодов с повторным выпадением снега тормозят рост и развитие растений до начала второй–третьей декады мая. Весенние заморозки полностью прекращаются в конце первой декады июня, осенние начинаются в конце августа – начале сентября. Осенний переход температуры через +5 °С с завершением вегетации наблюдается в конце сентября – начале октября.

Регион характеризуется длинным световым днем. Продолжительность светлого времени суток в начале вегетации равна 16 ч, во время цветения *R. carthamoides* (в конце 2-й – начале 3-й декады июня) – 20 ч. В начале фазы цветения *S. coronata* (середина июля) она составляет 18 ч, во второй половине фазы цветения (середина августа) – 15 ч.

Зональный коэффициент увлажнения (отношение количества осадков к испарению)

близок к 1,5. За год выпадает 495–538 мм осадков, в том числе за теплый период 367–387 мм. Среднедекадная относительная влажность воздуха в полуденное время составляет 54–62 %. В отдельные летние засушливые периоды влажность днем опускается до 25–35 % и ниже; в ночные и утренние часы происходит атмосферная конденсация водяного пара в виде росы.

Для территории характерна частая смена воздушных масс. Проникающие на территорию воздушные арктические массы служат причиной заморозков в воздухе и на поверхности почвы. Летом со стороны Атлантики и Баренцева моря часто вторгаются циклоны, вызывая похолодания и морозящие, а нередко и ливневые дожди. Скорость ветра составляет в среднем 4,2 м/с. Ветры со скоростью 15 м/с и более бывают очень редко (до 9 дней в году). Зимой преобладают южные ветры, летом – северо-западные [20].

Методы исследований. Биологические исследования по периодизации жизненного цикла проводили на основе работ Т. А. Работнова [21] и Л. В. Заугольной с соавторами [22]. В онтогенезе агропопуляций процесс непрерывного развития разделяли на виргинильный (прегенеративный), генеративный и сенильный (постгенеративный) периоды. Календарный возраст отсчитывался со времени появления всходов, биологический – приведен по доминирующей группе в структуре возрастного спектра. Возрастные состояния и их отличительные особенности выявляли на основе изучения качественных признаков особей в ходе полевых фенологических наблюдений и стационарных морфологических анализов – соотношения долевого участия генеративных и вегетативных побегов в структуре надземной биомассы, репродуктивных параметров, уровня и качества плодоношения, биоморфологических особенностей строения корневищ и т. д.

В прегенеративном периоде индикаторными признаками возрастных состояний служили: ювенильного – формирование зародышевого розеточного побега со стеблекорнем, иматурного – кущение вегетативных побегов и формирование корневища, виргинильного – развитие системы вегетативных побегов, отсутствие плодоношения. Отличительные особенности молодых, средневозрастных

и старогенеративных растений определяли на основе учета абсолютных и относительных показателей вегетативных, репродуктивных и недоразвитых побегов (по числу и долевого участию), реальной семенной продуктивности и качеству продуцируемых семян (по средней массе 1000 шт., соотношению выполненных и щуплых фракций).

Критерии выделения молодого генеративного возрастного состояния – формирование репродуктивных побегов, слабое плодоношение, отсутствие процессов отмирания корневища; взрослого генеративного – относительный максимум репродуктивных побегов, высокая интенсивность процессов роста и плодоношения, уравновешенность процессов новообразования и отмирания; старого генеративного – резкое снижение доли репродуктивных побегов, ослабленный рост, неполноценность и периодичность плодоношения, преобладание процессов отмирания на ветвях корневища. В постгенеративном периоде субсенильное возрастное состояние различали по отсутствию генеративных побегов у большинства особей, резкому снижению качества плодоношения и ослабленной способности к формированию почек возобновления, партикуляции корневища.

Полевые и фенологические наблюдения за прохождением фаз развития растений в вегетационном периоде проводили в соответствии с “Методическими указаниями...” [23]. Отмечали следующие фазы: отрастание побегов, бутонизацию, начало цветения, массовое цветение, плодоношение и отмирание побегов, покой. Взаимоотношения растений с насекомыми выявляли методом феноменологического мониторинга в течение жизненного цикла растений, в ходе постоянных наблюдений за их ростом и развитием. Периодичность наблюдений составляла: с момента отрастания до фазы бутонизации – 3, во время цветения – 2, плодоношения – 1 раз в неделю. При появлении признаков заселения отдельных органов растений насекомыми-фитофагами наблюдения проводили ежедневно или через день.

Относительную влажность и температуру воздуха в агроценозе измеряли цифровыми переносными приборами; данные снимали в течение вегетационных периодов 1996–2004 гг. Измерения проводили в трех точках:

в травостое, на уровне бутонов и соцветий, выше уровня травостоя (соответственно 60–70, 140–160 и 220 см). Время измерений – с 13 до 17 ч, длительность фиксации в каждой точке – 3–5 мин, повторность – 3-кратная. В ночное время данные снимали при помощи программируемой функции памяти цифровых устройств.

При отборе модельных особей для исследования биологического возраста, морфологического строения, определения величины содержания экидистероидов и поражаемости растений насекомыми в агропопуляциях закладывали учетные площадки в 6–9 точках по двум диагоналям поля размером 60–80 м² каждая.

Для изучения структуры фитомассы с учетных площадок произвольно отбирали по 6–10 типичных особей, надземную часть которых срезали на уровне поверхности почвы, а подземную выкапывали, отряхивали от прикорневой почвы и промывали в проточной воде. В составе надземных частей выделяли морфологически разнородные органы: а) вегетативные побеги, состоящие из розеточных листьев разного возраста (молодые, взрослые и старые); б) генеративные побеги, включающие стебли, стеблевые листья (верхние молодые, средние взрослые и нижние старые) и соцветия. У генеративных побегов дополнительно различали апикальную, верхнюю, среднюю и нижнюю части, у соцветий – цветоложе и семена. В составе подземных органов выделяли: а) корневище, состоящее из почек возобновления и придаточных корней; б) главный корень, разветвленный на боковые.

Динамику фитозкидистероидов в онтогенезе агропопуляций отслеживали по возрастным периодам и возрастным состояниям жизненного цикла – на супесчаной почве для *R. carthamoides*, на супесчаной и торфянистой – для *S. coronata*. В прегенеративном периоде анализировали образцы растений ювенильного, имматурного и виргинильного возрастного состояния; в генеративном – у молодых, средне- и старогенеративных; в постгенеративном – у субсенильных растений. Объектами сбора служили элементы в структуре биомассы, являющиеся концентраторами экидистероидов – листовые пластинки вегетативных побегов у *R. carthamoides*, апи-

кальные части генеративных побегов у *S. coronata*. Время отбора образцов приурочено ко времени максимального содержания целевых веществ – фазе бутонизации – цветения [24, 25]. Образцы вегетативных побегов отбирали от 20–25 растений (по два розеточных листа длиной 35–45 см), генеративных – от 12–15 особей (по 7–8 метамеров длиной 25–30 см).

Растительный материал сушили при переменной температуре от 23–25 до 35–40 °С и относительной влажности воздуха 25–40 %. Сушку проводили в тени слоем 2–3 см на стеллажах, располагающихся на высоте 40–60–150 см от уровня пола. Материал высушивали в цельном виде, за исключением наиболее крупных цветonoсных стеблей, которые разрезали на части по 5–7 см. Остаточная влажность воздушно-сухого сырья, определенная методом ускоренной сушки при 130 °С, составляла 10–12 %. Образцы из воздушно-сухого сырья для определения фитоэктистероидов формировали методом квартования. До анализа их хранили в полиэтиленовых пакетах при комнатной температуре.

Концентрацию эктистероидов в различных органах и элементах биомассы растений исследовали методом обращенно-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии (ОФ-ВЭЖХ) с компьютерной обработкой данных по методу внутреннего стандарта¹ [26]. Оборудование и режимы их работы: жидкостный микроколоночный хроматограф "Миллихром-5-3", колонка 80 × 2 мм, сорбент Nucleosil C18 с размером частиц 5 мкм (ООО "Медикант", г. Орел, Россия); элюент вода – этанол – бутанол 75 : 24,2 : 0,8. Скорость элюирования 100 мкл/мин. Детектор УФ, $\lambda = 242$ нм. В работе приводятся средние значения двух биологических и трех аналитических повторностей. Содержание суммы фитоэктистероидов в работе приведено в процентах на воздушно-сухое вещество.

Изучение поражаемости видов фитофагами – индивидуальную заселенность побегов *R. carthamoides* фитофагами (жуками-бронзовками, клопами-щитниками) учитывали методом визуального подсчета количества осо-

бей на одно соцветие; популяционную – с использованием учетных площадок, охватывающих каждая по 250–330 особей растений. При оценке поражаемости *S. coronata* тлями определяли число пораженных побегов, отмечали длину заселенной части, среднюю численность насекомых на 1 см их длины по периметру. Пораженные растения на учетных площадках для прослеживания последствий их заселения фитофагами отмечали бирками.

Ущерб, наносимый фитофагами, определяли после ручного сбора и обмолота урожая семян (раздельно с единично, средне, сильно пораженных и непораженных растений). Зависимость качества плодonoшения от степени поражения насекомыми-вредителями оценивали по уровню репродукции на 1 побег и особь (по массе и числу соцветий, долевого выходу семян). Реальную семенную продуктивность *R. carthamoides* выявляли на основе урожая соцветий по вариантам, состоящим каждый из 110–970 цветочных корзинок. Выборки *S. coronata* состояли из 550–1100 корзинок, включающих в себя сумму соцветий главных и боковых побегов, собранных от 15–25 особей. После обмолота по результатам взвешивания на лабораторных весах определяли выход семян из соцветий. Качество семян определяли по средней массе 1000 шт., соотношению фракций выполненных и щуплых семян; отмечали поврежденность их вредителями. Полноценность семян выявляли методом поперечного разрезания (надавливания) острым предметом на их боковые грани.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовые особенности развития. По жизненной форме оба рассматриваемых вида являются многолетними поликарпическими травянистыми растениями. Онтогенез *R. carthamoides* в условиях субальпийских лугов длится 50–75 лет. Средний относительный возраст особей 25–35 лет. В генеративном периоде отмечены растения в возрасте с 6–9 до 30–48 лет. Сенильные особи в природных ценозах чаще всего отсутствуют [27, 28]. В условиях культуры жизненный цикл растений может длиться до 12–15 лет и более [29, 30].

¹Биохимические анализы растительных образцов выполнены в лаборатории биохимии и биотехнологии растений (1992–2000 гг.) и биохимической лаборатории Ботанического сада (2001–2005 гг.) Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар).

В условиях агропопуляций взрослые особи *R. carthamoides* состоят преимущественно из вегетативных побегов (17–50 шт.), образующих куст диаметром 50–110 см. Репродуктивные побеги немногочисленны: в среднем 0,2–0,8 шт./особь в молодом, 0,7–1,1 шт. – во взрослом, 0,2–0,5 шт. – в старом и 0,03–0,13 шт. – в субсенильном возрастном состоянии. Структура фитомассы вида на европейском Севере в основном представлена розеточными листьями вегетативных побегов: в имматурном возрастном состоянии – на 100 %, в виргинильном – на 90–95, в генеративном – на 84–91 % [31]. Розеточные листья крупные, черешковые, длиной от 60–80 до 100–120 см и шириной листовой пластинки от 10–25 до 35–43 см [6, 28]. Стеблевые листья значительно мельче: снизу – черешковые длиной 15–24 см; к вершине – сидячие длиной 2–5 см.

Развитие генеративных побегов *R. carthamoides* до фазы бутонизации занимает 15–23, цветения – 48–56, плодоношения – 72–77 дней. Со времени зацветания их рост прекращается. Формирование и развитие семян связано с функционированием цветоложа, через ткани которого происходит транспорт питательных веществ от листовых органов к апикальным частям генеративных побегов. Высота репродуктивных побегов 150–180 см; на верхушке полого стебля формируется одиночное соцветие – корзинка диаметром 4–7 см. Сроки цветения дружные, в зависимости от возраста и почвенных условий они приходятся на 11–26 июня, а фаза плодоношения – на 10–17 июля. Семена после созревания разносятся ветром и до весеннего прорастания находятся в вынужденном покое под слоем снега. После плодоношения репродуктивные побеги отмирают, розеточные продолжают вегетировать до наступления устойчивых заморозков, постепенно уменьшаясь в размерах и численности.

Онтогенез *S. coronata* мало изучен. По данным Н. С. Савиновской [32], длительность его при культивировании в условиях европейского Севера составляет не менее 11 лет, по данным Н. П. Тимофеева [30] – свыше 14 лет. Молодые особи состоят из 3–7 розеточных побегов и достигают высоты 35–40 см. Взрослые особи образуют куст диаметром 100–150 см и высотой 140–190 см, состоящий глав-

ным образом из прямостоячих или полуразвалившихся стеблей репродуктивных побегов. Число их колеблется в пределах 12–34 шт./особь во взрослом и 5–14 шт. – в старом генеративном возрастном состоянии. В структуре фитомассы участие вегетативных побегов незначительное – 1–8 шт. или 3–12 (15 %) по массовой доле [31]. Длина розеточных листьев 32–74 см; стеблевые постепенно уменьшаются в размерах от основания к верхушке – от 40–20 до 7–3 см по длине и от 18–10 до 3–2 см по ширине.

Рост и развитие генеративных побегов *S. coronata* в отличие *R. carthamoides* после вступления в фазу цветения не прекращается, а длится еще около 1,5–2,0 мес – со второй декады июля до конца августа – начала сентября из-за ветвления и формирования системы побегов младшего порядка. В целом длительность развития *S. coronata* до фазы бутонизации занимает 33–40, цветения – 65–90, плодоношения – 105–120 дней. Развитие вегетативных побегов наблюдается до фазы бутонизации, после вступления в фазу цветения они постепенно отмирают.

Осевое строение генеративных побегов *S. coronata* включает в среднем 13–15 (9–18) метамеров, которые по вертикальному профилю условно можно подразделить на 4 зоны: нижнюю, среднюю, верхнюю и апикальную. На неразветвленной части стебля нижние метамеры № 1–3 длиной по 8–20 см и отличаются от других черешковыми листьями; средние метамеры № 4–7 (длина их по оси 5–16 см) – сидячими листьями. У верхних метамеров № 8–11 (3–9 см по оси) из пазух стеблевых листьев развиваются боковые побеги 2-го порядка длиной до 70 см, которые цветут и формируют побеги 3-го порядка с бутонами, из которых лишь часть достигает фазы цветения. У апикальных метамеров № 12–15 (по 2–7 см) боковые побеги длиной 5–20 см; они цветут вслед за главным побегом и формируют полноценные семена. Общее число соцветий на особи в пределах 15–70 шт.

Подземная часть растений *R. carthamoides* 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 [6, 33]. Система главного корня малоразвита и значима только в начальных фазах развития, до образования корневища. Корневище одревесневшее, в верхней его части, основании приростов базальных частей розеточных побегов, закладываются почки возобновления, развивающиеся в ди- и полициклические вегетативные побеги, которые через 2–5 сезонов функционирования переходят в генеративные и зацветают.

У взрослых растений *S. coronata* корневище деревянистое, горизонтальное, в верхней части его расположены дициклические почки возобновления, из которых в первый год развития разворачиваются вегетативные побеги, а на второй – генеративные. От средней и нижней частей корневища отходят многочисленные шнуровидные придаточные корни желтовато-серой окраски, длиной 10–25 см и диаметром 1–2 мм. Система главного корня неразвита и функционирует только до начала генеративного периода.

Динамика фитостероидов в онтогенезе *R. carthamoides*. Известно, что характерной особенностью фитостероидов является высокая мобильность, способность к перераспределению и концентрированию после биосинтеза в пределах возрастных элементов [34, 35]. Перераспределение между стареющими и временно развивающимися органами через структурные элементы фитомассы может зависеть как от биоморфологических особенностей вида, так и от различий в прохождении онтогенеза.

Литературные сведения о содержании экистероидов в надземной сфере растений фрагментарны и не проясняют закономерностей онтогенетической изменчивости; исследованы генеративные растения у *R. carthamoides* на 1, 3-й и 4, 6-й годы произрастания [24, 36]; у *S. coronata* – на 3–4-й годы жизни [25, 37–39]. При этом синтезирующими и донорными органами у *R. carthamoides* являются взрослые листья вегетативных (розеточных) побегов, акцептирующими – интенсивно растущие апикальные части и развивающиеся семена репродуктивных побегов.

Полный жизненный цикл *R. carthamoides* в изучаемых условиях длится до 16 и более лет. Длительность нахождения в генеративном периоде зафиксирована: на суглинках –

с 3-го по 9-й, на торфянике – с 4-го по 11-й, на супеси – с 4-го по 12-й, на песках – с 6-го по 11-й годы жизни. Старые популяции в субсенильном возрастном состоянии отмечены на суглинках на 10–11-й, на супеси – на 13–16-й годы культивирования. На песках и торфяниках через 12 лет возделывания агропопуляции все еще находились в среднем-генеративном возрастном состоянии.

Согласно нашим исследованиям, содержание фитостероидов в надземных органах находилось в прямой или относительной зависимости от ростовых процессов, обусловленных многолетним развитием видов в онтогенезе. Уровень их концентрации во взрослых листьях вегетативных побегов минимален в первые годы развития, с прохождением возрастных этапов концентрация возрастает и в дальнейшем, после достижения генеративного периода, относительно стабилизируется (рис. 1). У старых растений она с годами постепенно снижается до уровней регенеративного возраста.

В ювенильном возрастном состоянии, через 25–40 дней после всходов, этот показатель в вегетативных побегах равен 0,06–0,11%, в иматурном – 0,17–0,19 (1–2-й годы жизни), виргинильном – 0,22 (3-й год), в мо-

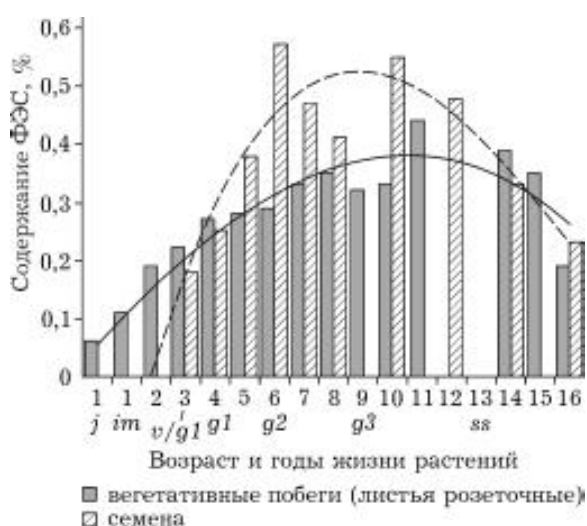


Рис. 1. Динамика фитостероидов (ФЭС) в онтогенезе *Rhaponticum carthamoides*.

Линии на рис. 1, 2 – сглаженные кривые аппроксимации экспериментальных данных, R^2 – величина их достоверности (Архангельская обл., подзона средней тайги европейского Севера; 1990–2005 гг.). Обозначение возраста растений см. в разделе "Методика"

лодом генеративном – 0,27–0,28 % (4–5-й годы). Содержание экдистероидов в особях во взрослом, старом генеративном и субсенильном возрастных состояниях практически одинаковое. У взрослогенеративных растений оно составляет 0,33–0,35 % (7–8-й годы жизни). У старогенеративных растений (9–12-й годы жизни) наблюдается варьирование по годам от 0,32 до 0,44 %. У субсенильных растений 14–15-го года жизни содержание составило 0,39–0,35 %, а на 16-й год было сниженным, близким к уровню виргинильных растений – 0,19 %.

В генеративных побегах *R. carthamoides* апикальные части, концентрирующие экдистероиды, в фазе бутонизации представлены цветоложами соцветий, плодоношения – семенами. Уровень содержания фитоэкдистероидов в плодах во время онтогенеза изменяется аналогично динамике содержания их в розеточных листьях. В прегенеративном периоде агропопуляции встречаются единичные плодоносящие растения, семена которых содержат незначительные количества экдистероидов – 0,19 %. В генеративном периоде концентрация значительно возрастает – до 0,57 %, а в сенильном снижается до 0,33–0,23 %.

В семенах растений разных возрастных состояний содержание экдистероидов изменялось следующим образом, %: а) молодые генеративные – на 4-й год 0,25, на 5-й 0,38; б) средневозрастные – на 6-й год 0,57, на 7-й 0,47, на 8-й 0,41; в) стареющие – на 10-й год 0,55, на 12-й 0,48. Снижение уровня экдистероидов, наблюдаемое у средневозрастных растений во время ежегодного массового плодоношения (с 0,57 до 0,41 %), восстанавливалось почти до прежнего уровня (0,53 %) после годичного срока перерыва в репродукции. По всей вероятности, это свидетельствует о существовании напряженности в распределении фитоэкдистероидов между вегетативными и генеративными побегами в донорно-акцепторных связях.

Динамика фитоэкдистероидов в онтогенезе *S. coronata*. Онтогенез *S. coronata* в наших исследованиях длился более 14 лет. Отличительной особенностью вида является ранний переход в репродуктивную фазу развития – со 2–3-го года жизни. Длительность пребывания в генеративном возрасте состав-

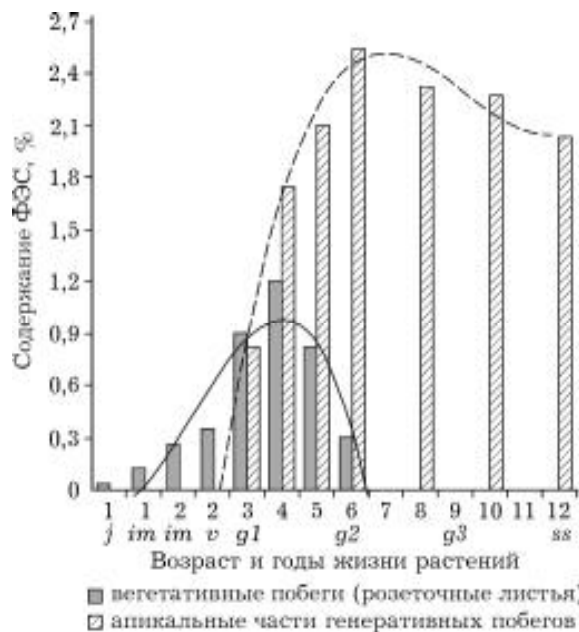


Рис. 2. Динамика фитоэкдистероидов в онтогенезе *Serratula coronata*

ляет: на суглинках – с 3-го по 10-й, на торфянике – с 3-го по 12-й, на супеси – с 3-го по 12-й годы жизни. Стареющие генеративные растения отмечены на 8–10-й годы жизни на суглинках, на 9–12-й годы на торфяниках и супеси; старые – на 13–14-й годы на супеси. На песчаных почвах в связи с засушливыми условиями происходит задержка развития, поэтому в период с 6-го по 10-й год жизни агропопуляция все еще находилась в молодом генеративном возрастном состоянии.

Содержание экдистероидов в вегетативных побегах *S. coronata* в отличие от *R. carthamoides* возрастает только до молодого генеративного возрастного состояния (рис. 2) и составляет во время фазы бутонизации: у ювенильных растений (через 1–2 мес после всходов) – 0,03–0,05 %, иматурных – 0,12–0,25 (1–2-й годы жизни), виргинильных – 0,34 (2-й год), молодых генеративных – 0,89–1,20 % (3–4-й годы жизни). В дальнейшем, с доминированием в структуре фитомассы генеративных побегов, концентрация во взрослых листьях вегетативных побегов резко снижается – вначале до 0,81 (5-й год), затем до 0,30 % (6-й год).

В апикальных частях репродуктивных побегов молодых генеративных растений *S. coronata* концентрация фитоэкдистероидов последовательно возрастает по годам жизни и

Т а б л и ц а 1

**Концентрация фитозкдистероидов (ФЭС) и повреждаемость органов и структурных элементов
R. carthamoides и *S. coronata* фитофагами**

Органы растения	<i>R. carthamoides</i>			<i>S. coronata</i>		
	Концентрация ФЭС, %		Повреждае- мость фитофа- гами	Концентрация ФЭС, %		Повреждае- мость фитофа- гами
	Бутонизация	Цветение		Бутонизация	Цветение	
Вегетативные побеги						
Листья:						
молодые	0,35	0,31	-	1,2	0,7	-
взрослые	0,28	0,19	-	0,8	0,3	-
старые отмирающие	0,10	0,03	-	0,2	0,07	-
Генеративные побеги						
Стебель, часть:						
апикальная	0,58	0,11	-	2,8	0,9	+++
верхняя	0,25	0,03	-	2,3	0,7	++
средняя	0,16	0,02	-	0,4	0,1	-
нижняя	0,10	0,01	-	0,1	0,03	-
Соцветие:						
цветоложе	0,72	1,17	+ ... ++	1,7	2,0	+ ... +++
семена	-	0,57	-	-	1,2	+
Листья стеблевые:						
верхние молодые	0,28	-	-	1,8	1,1	-
средние взрослые	0,28	0,03	-	1,3	0,4	-
нижние старые	0,28	0,02	-	0,20	0,05	-
Корневая система						
Корневище	0,18	0,07	-	0,4	0,3	-
Почки возобновления	-	0,1-0,3	-	-	0,1-0,2	-
Главный корень	0,13	0,12	-	0,2	0,1	-
Придаточные, боковые						
корни	0,15	0,11	-	0,3	0,2	-

П р и м е ч а н и е. Оценка частоты поражаемости: - ... отсутствие; + ... редко, иногда; ++ ... часто; +++ ... очень часто. Жирным шрифтом отмечена концентрация фитозкдистероидов в повреждаемых частях растений.

составляет, %: на 3-й год - 0,81, на 4-й - 1,75, на 5-й - 2,10. Максимальные показатели характерны для взрослого генеративного возрастного состояния - 2,53 % (6-й год жизни), но во время процессов массового плодоношения они последовательно снижались до 2,32-2,27 % (8-10-й годы). У старых растений субсенильного возрастного состояния (12-й год) содержание экдистероидов было близко к таковому у молодых генеративных растений - 2,03 %.

Распределение экдистероидов в структуре фитомассы растений. В вегетационном периоде максимальные концентрации экдистероидов у обоих видов наблюдаются в фазе бутонизации - начале цветения. В составе вегетативных побегов она выше в более молодых по физиологическому возрасту

элементах - 0,35 % у молодых, 0,28 - у взрослых, 0,10 % - у старых отмирающих розеточных листьев (табл. 1). Такая же закономерность характерна и для *S. coronata* - соответственно 1,2-0,8-0,2 % для розеточных и 1,8-1,3-0,2 % для стеблевых листьев.

В генеративных побегах градиент концентрации (%) возрастает от нижних метамеров к апикальным: во время фазы бутонизации у *R. carthamoides* - 0,10 в нижней части стебля, 0,16 - в средней, 0,25 - в верхней и 0,58 - в апикальной части; у *S. coronata* - 0,1 в нижней, 0,4 - в средней, 0,7-2,3 - в верхней и 2,0-2,8 - в апикальной зоне. Во время фазы цветения максимальные концентрации фитозкдистероидов характерны для интенсивно развивающихся органов (соответственно для *R. carthamoides* и *S. coronata*):

1,17/2,0 % – цветоложе соцветий, 0,57/1,2 % – семена. В подземных органах концентрация (%) сравнительно невысокая: для *R. carthamoides* – 0,07 в корневище (базальные части побегов), 0,11–0,12 в корнях, 0,1–0,3 в почках возобновления; для элементов фитомассы корней и корневищ *S. coronata* – 0,1–0,3.

Полагают, что перераспределение и концентрирование фитоэксдистероидов в развивающихся и интенсивно растущих апикальных частях растений связаны с функцией отпугивания и защиты от поедания их фитофагами [19]. Эта же гипотеза (объяснение физиологического смысла аккумуляирования эксдистероидов в репродуктивных органах) высказана И. Ф. Чадиным с соавторами [25] для растений *S. coronata*, выращиваемых в Коми Республике, а также Л. Н. Зибаревой [40] для растений сем. Caryophyllaceae, интродуцированных в ботсаду Томского государственного университета.

Взаимоотношения *R. carthamoides* с насекомыми-фитофагами. В прегенеративном возрасте, независимо от почвенных условий и темпов развития, а также несмотря на относительно невысокий уровень эксдистероидов (0,1–0,2 %), ни в одной из популяций не наблюдалось поражения органов растений насекомыми. Вегетативные побеги, представленные листьями и черешками, а также почки возобновления не повреждались ни в одном из возрастных состояний генеративного и сенильного периодов онтогенеза и фаз сезонного развития (содержание суммы фитоэксдистероидов варьирует в пределах от 0,10 до 0,75 %). Не выявлено повреждений и на подземных органах (корни и корневища с содержанием 0,07–0,18 % эксдистероидов).

Зафиксированы единичные случаи незначительного повреждения мягких тканей старых и отмирающих листьев вегетативных побегов растений генеративного возраста личинками неидентифицированного вида насекомого из отряда чешуекрылых (Lepidoptera). Точечные окошечковидные выгрызания размерами от 2–3 до 10–15 мм наблюдались после прохождения растениями фазы плодоношения (в августе – сентябре). Концентрация эксдистероидов была очень низкой (0,06 %), близкой к таковой в тканях отмерших листьев (0,03 %).

Аналогично, на 1-м году жизни на всходах (в фазе шести листьев) точечные повреждения обнаружены на 15 из обследованных 1014 растений. При этом в 80 % случаев повреждения наносились физиологически старому первому листу, реже (в 20 % случаев) – второму или третьему листу. Концентрация эксдистероидов в тканях этих листьев 0,026 %. По всей видимости, единичные случаи точечных повреждений у старых листьев на фоне неповрежденных молодых и взрослых свидетельствуют о наличии детеррентного отпугивающего эффекта у последних, наблюдаемого при концентрации эксдистероидов свыше 0,1 %.

Иная картина взаимоотношений репродуктивных побегов с фитофагами. В молодом генеративном возрастном состоянии (4–5-й годы жизни на супеси, 1993–1994 гг.; 9–11-й годы жизни на песках, 2003–2005 гг.), в фазе бутонизации на соцветиях *R. carthamoides* появились жесткокрылые (Coleoptera: Curculionidae) и полужесткокрылые (Heteroptera: Pentatomidae). Представители семейства долгоносиков (клеверный стеблевой долгоносик *Apin seniculus*, листовая грушевый слоник *Phyllobius pyri*) и клопов-щитников (щитник светло-зеленый *Palomena prasina*, щитник ягодный *Dolycoris baccarum*) в течение 7–10 дней в светлое время суток скапливались в пределах обертки соцветий, от 2–3 до 12–15 экз. на соцветие (содержание фитоэксдистероидов в бутонах 0,25–0,29 %). Присутствие насекомых не сказывалось негативно на формировании и качестве семян.

С переходом во взрослое генеративное состояние на репродуктивных побегах отдельных растений отмечено появление жуков-бронзовок (Cetoniinae) из отряда жесткокрылых (Coleoptera: Scarabaeidae), которые выгрызались в соцветия, питались соком и повреждали цветоложе. Насекомые находились в пределах соцветий круглосуточно. По результатам многолетних наблюдений, тяжесть поражения изменялась с возрастом и усугублялась процессами старения в онтогенезе (табл. 2). С календарным возрастом частота поражаемости (%) ежегодно увеличивалась: на 6–8-й годы жизни – 0, на 9-й – 0,46, на 10-й – 0,72, на 11-й – 5,57, на 13-й – 40, на 14–15-й – 98 особей в агропопуляции засе-

Факторы, характеризующие поражение *R. carthamoides* жуками-бронзовками (*Oxythyrea funesta*)

Вариант популяций	Окружающее пространство популяции	Влажность воздуха в 13-17 ч, %	Возраст растений		Поражаемые части растений		Заселенность побегов	
			в онто-генезе*	годы жизни	органы	элементы биомассы	пораженные соцветия, %	фитофаги, экз./побег
Песок	Открытое	9-21	g2	6-8	Не поражались		-	-
»	»	9-21	g2	9	Репр. побеги	Цветоложе	0,46	1-2
»	»	9-21	g2	10	То же	»	0,72	1-3
»	»	9-21	g2	11	»	»	5,57	1-3
Супесь	Полуоткрытое	16-33	g2-g3	6-11	Не поражались		-	-
»	»	16-33	ss	13	Репр. побеги	Цветоложе	40,00	2-6
»	»	16-33	ss	14-15	То же	»	98,00	3-20
»	»	16-33	ss	16	»	»	52,94	1-12
Торфяник	»	38-53	g2	11	»	»	2,78	1-2
»	Замкнутое	43-69	g2	11	Не поражались		-	-
Суглинок	Полуоткрытое	37-45	g2-g3	6-9	То же		-	-

* П р и м е ч а н и е. *Возрастные состояния: g2, g3 - взрослое и старое генеративное; ss - субсенильное. Обозначения идентичны для всех таблиц и указаны для доминирующей группы в структуре возрастного спектра, характеризующей биологический возраст агропопуляции.

лены фитофагами. Одновременно увеличивалась и численность фитофагов: если в каждом соцветии растений среднегенеративного возрастного состояния одновременно находились 1-3 жука, то субсенильного - от 2-6 (13-й год) до 3-20 (14-15-й год) жуков. У побегов, где насчитывалось 15-20 фитофагов, апикальная часть приобретала признаки завядания.

Структура видового разнообразия бронзовок, как правило, на 98-99 % представлена пятнистой или вонючей бронзовкой (*Oxythyrea funesta*). Медная или металлическая бронзовка (*Potosia cuprea ssp. metallica*) встречалась в единичных экземплярах; лишь в 2005 г. на старовозрастных плантациях (16-й год жизни) ее доленое участие увеличилось до 8,1 %. Иногда встречался восковик полосатый или перевязанный (*Trichius fasciatus* - Scarabaeidae: Trichiinae); в среднем 1 экз. на 250-500 соцветий. Во время фазы плодоношения *R. carthamoides*, совпадающих со сроками зацветания *S. coronata*, наблюдались единичные случаи заселения верхней части стебля генеративных побегов тлями (*Aphididae*) из отряда равнокрылых (Homoptera). Нимфы тлей располагались на теневой, северной стороне побега; развитие их было заторможен-

ном, они отмирали после засыхания стебля, не достигнув взрослой фазы.

Результаты биохимических анализов показали, что в составе структуры фитомассы повреждались части растений, в которых наиболее высокая концентрация экидистероидов, и, наоборот, не уязвимы органы с более низким их содержанием (см. табл. 1). Поражались апикальные части генеративных побегов, представленные цветоложами соцветий, содержащие 0,54-0,72-1,17 % экидистероидов. При сравнении условий обитания агропопуляций на разных почвах выявлено (см. табл. 2), что сопутствующим фактором поражения является низкая относительная влажность воздуха в травостое (9-33 %). Последнее обстоятельство сочетается с повышенной температурой воздуха в дневное время (34-39 °C) и обусловлено местоположением популяции на хорошо прогреваемых элементах рельефа с песчаными почвами.

Популяции на суглинках (6-9-й годы жизни) и торфяниках (7-10-й годы), отличающиеся более высокой относительной влажностью в травостое (до 43-69 %) и умеренной температурой (26-31 °C), не повреждались фитофагами. В 2005-м г. при обследовании популяции 11-го года жизни на торфяниках

обнаружено, что на более прогреваемой и проветриваемой зоне участка 2,78 % соцветий *R. carthamoides* заселены пятнистой бронзовкой (*Oxythyrea funesta*). Замкнутая, более увлажненная зона агроценоза, занимающая около 80 % площади, свободна от насекомых.

Таким образом, главные факторы, влияющие на поражение агропопуляций *R. carthamoides* насекомыми-вредителями, – биологический возраст и процессы старения, сопровождающиеся, по всей вероятности, структурными изменениями в составе мажорных и минорных экдистероидов, активность которых может различаться на несколько порядков [41]. Дополнительным фактором, стимулирующим заселение репродуктивных органов фитофагами, является низкая относительная влажность окружающей среды. Повышенная влажность, сочетающаяся с прохладным микроклиматом, задерживает наступление насекомых.

Хозяйственный ущерб, наносимый вредителями репродуктивным побегам, выразился в снижении массы соцветий, количестве и качестве продуцируемых семян (табл. 3). По результатам отдельного сбора, выход семян из соцветий у сильно пораженных растений составил 16,5 %, у слабо пораженных – 30,8 % (при 47,8 % у непораженных). Из-за повреждения цветоложа насекомыми семена оставались недоразвитыми, а качество плодonoшения – низким и характеризовалось присутствием значительного количества щуплых (49,1–54,4 % против 15,1 % у непораженных). Общее число полноценных (развитых) семян в соцветии составило соответственно 39,8 и 60,6 шт. (191,6 шт. у непораженных). Масса 1000 шт. семян равна 9,2 и 11,1 г (против 14,4 г).

Взаимоотношения *S. coronata* с фитофагами. В прегенеративном возрасте на вегетативных побегах *S. coronata* не зафиксированы фитофаги (содержание экдистероидов 0,25–0,34 %). В течение всех лет наблюдений не обнаружено повреждений розеточных и стеблевых листьев у растений генеративного и сенильного периодов (концентрация экдистероидов 0,3–1,1 %). На репродуктивных побегах отмечены вредители, начиная со взрослого генеративного возрастного состояния, а массовое поражение популяций зафиксировано после перехода их в старогенеративное возрастное состояние (табл. 4). Фитофагами в данном случае являются тли (*Aphididae*).

Колонии этих насекомых заселяют апикальные и верхушечные части стеблей репродуктивных побегов, начиная со второй половины фазы бутонизации или в начале фазы цветения, когда содержание суммы экдистероидов достигает в апикальных метамерах 2,0–2,8 %, верхних – 1,6–2,3 % (см. табл. 1). При этом не отмечено ни одного случая массовой или единичной гибели тлей, хотя поверхность их тела находилась в прямом контакте с выделяющимся и растекающимся по стеблю растений соком. Непораженными остаются растения, отстающие в развитии и не достигшие фазы цветения. Непораженной в течение 14 лет оставалась популяция на супеси, расположенная на открытой, продуваемой ветрами местности – в летнее время тля не обнаружена как на молодых и взрослых, так и на стареющих и старых растениях (см. табл. 4).

При анализе факторов, характеризующих поражение *S. coronata* тлями, выявлено, что

Т а б л и ц а 3

Зависимость качества плодonoшения *R. carthamoides* от степени поражения фитофагами (супесь, субсенильный возраст, жуки-бронзовки *Oxythyrea funesta*)

Степень поражения насекомыми	Репродукция на 1 побег			Качество семян		Семян на 1 соцветие, шт.	
	Масса соцветия, г	Масса семян, г	Выход семян, %	Щуплые, %	Масса 1000 шт., г	Всего	Выполненных
Непораженные	6,8	3,25	47,8	15,1	14,4	225,7	191,6
Пораженные:							
сильно	4,4	0,72	16,5	49,1	9,2	78,3	39,8
средне	5,4	1,66	30,8	54,4	11,1	132,9	60,6
единично	6,4	2,80	43,7	27,7	13,2	211,8	157,4

Факторы, характеризующие поражение *S. coronata* фитофагами (Aphididae)

Вариант популяций	Влажность		Возраст растений		Поражаемые части растений			Заселенность тлями		
	Окружающее пространство популяции	Воздуха в 13-17 ч, %	В онтогенезе	В онтогенезе	Органы	Элементы биомассы	Доля побегов, %	Длина побегов, см	Число на 1 см	
Песок	Открытое	9-21	g1	9	Не поражаются		-	-	-	
Супесь	»	16-33	g2-g3	6-14	То же		-	-	-	
Торфяник	Замкнутое	43-69	g1	3-5	»		-	-	-	
»	»	43-69	g2	6-8	Репродуктивные побеги	Апикальные и верхние меламеры	30-40	20-30	25-40	
»	»	43-69	g3, ss	9-13	То же	То же	70-100	50-70	40-60	
Торфяник ¹	Полуоткрытое	33-47	g2-g3	7-10	»	Апикальные меламеры	5-10	2-10	8-15	
Сутлинок ²	»	37-45	g3	8	»	То же	0-10	5-15	7-10	

Примечание: ¹... обкашивание краевых зон и соседних участков; ²... без отчуждения во все годы.

существенное значение имели биологический возраст в онтогенезе и фаза цветения в вегетационном периоде. В агропопуляции среднегенеративных растений (6-8-й годы жизни), расположенной на торфяниках, около третьей части побегов *S. coronata* заселено колониями тлей. У стареющих растений (9-10-й годы) заселенность побегов увеличилась с 30-40 до 70 %, старых (13-й год) - практически до 100 %. Верхние и апикальные части репродуктивных побегов колонизированы тлями на 50-70 см, на каждом сантиметре длины по периметру стебля насчитывалось 40-60 нимф тлей.

Сопутствующий фактор поражения - высокая влажность воздуха, обусловленная месторасположением агропопуляций. Замкнутое и не продуваемое окружающее пространство вокруг популяции на торфянике способствовало, а открытое на песках и супеси, наоборот, предотвращало процесс массового заселения репродуктивных побегов фитофагами. На торфяниках температура в вечернее время снижается с 26-29 до 12-15 °С и выпадает роса, которая держится в травостое с 21-22 до 10 ч утра. Создается повышенная влажность - 80-95 % в вечернее и утреннее, 43-69 % - в дневное время. Температура воздуха в травостое популяций на песчаных почвах достигает 39-41 °С; роса выпадает поздно ночью и испаряется рано утром. В дневное время наблюдается дефицит атмосферной влаги (9-21 %).

Режим возделывания, при котором проводилось скашивание краевых зон и соседних участков на сельскохозяйственных угодьях, размещенных на торфяниках, в начале фазы бутонизации с целью создания полуоткрытого проветриваемого пространства снижало частоту поражаемости побегов с 30-40 до 5-10 %, а общую численность насекомых на заселенных побегах - в 5-15 раз. Кроме того, агропопуляция на сутлинках (8-9-й годы жизни) с влажным микроклиматом, но возделываемая без отчуждения биомассы, в старогенеративном возрастном состоянии также незначительно заселена тлями (на 0-10 %).

В начале осени на участках с влажным микроклиматом в соцветиях *S. coronata* появляются мелкие личинки красного цвета, предположительно галлиц из отряда двукры-

Зависимость качества плодоношения *S. coronata* от степени поражения фитофагами

Степень поражения	Репродукция					Параметры плодоношения			
	на 1 побег		на 1 соцветие			Качество семян		Масса семян	
	Число соцветий, шт.	Масса соцветий, г	Масса соцветия, г	Масса семян, г	Выход семян, %	щуп-лые, %	масса 1000 шт., г	на 1 побег, мг	на 1 особь, г
Непораженные:									
цветение	4,9	1,98	0,39	-	-	-	-	-	-
плодоношение	10,6	4,58	0,43	114,3	26,6	7,8	4,38	1216,1	6,08
Пораженные:									
сильно	4,9	0,86	0,18	4,8	5,4	28,4	2,61	23,9	0,22
средне	6,0	2,21	0,37	88,1	23,8	32,2	3,78	526,8	2,30
слабо	8,4	3,44	0,41	84,3	20,5	50,9	3,76	704,7	4,11

лых (Diptera: Itonididae). Они развиваются в тканях цветоложа и питаются семенами, начиная с фазы молочно-восковой спелости до фазы полного покоя глубокой осенью (концентрация фитоэксдистероидов 0,9–1,2 %).

Существует прямая связь между степенью поражения фитофагами и качеством репродукции *S. coronata* (табл. 5). У пораженных растений апикальные и верхние метамеры главных побегов останавливаются в развитии и засыхают, семена не формируются или остаются недоразвитыми. Сильно- и среднепораженные растения характеризуются меньшим числом и массой развитых соцветий (4,9–6,0 шт. на 1 побег против 10,6 шт.; 0,86–2,21 г на одно соцветие против 4,58 г у непораженных).

При этом параметры плодоношения низкие – при сильном поражении выход семян из одного соцветия составляет 5,4 % в сравнении с 26,6 % у непораженных. Семена недоразвитые и на фоне непораженных растений характеризуются повышенной долей фракции щуплых (28–32 % против 7,8 %). Масса 1000 шт. равна 2,61 г против 4,38 г у непораженных. Ущерб, причиняемый вредителями урожаю семян, значителен: масса семян с пораженных особей в 30–40 раз меньше, чем с не пораженных фитофагами растений (0,22 г против 6,08 г/особь).

ВЫВОДЫ

1. В ходе многолетних исследований *R. carthamoides* и *S. coronata* на европейском Се-

вере установлено, что полный жизненный цикл видов в условиях агропопуляций длится до 16 лет и более. У *R. carthamoides* концентрация основных действующих веществ – фитоэксдистероидов в вегетативных побегах минимальна в первый год развития (0,06–0,11 %), возрастает с годами и после достижения генеративного периода относительно стабилизируется (0,33–0,44 % на 7–12-й год жизни). У старых растений она постепенно снижается до уровней прегенеративного возраста (0,39–0,35–0,19 % на 14–15–16-й год). В апикальных частях репродуктивных побегов (семенах) содержание эксдистероидов у молодых генеративных растений незначительное (0,25–0,38 % на 4–5-й год), максимальное у средневозрастных и стареющих (0,41–0,57 % на 6–12-й год), у сенильных близко к уровню молодых генеративных (0,33–0,23 % на 14–16-й год).

2. Содержание эксдистероидов в вегетативных побегах *S. coronata* возрастает только до молодого генеративного возрастного состояния (0,89–1,20 % на 3–4-й годы жизни). У зрелогенеративных растений концентрация резко снижается (до 0,81–0,30 % на 5–6-й год). В апикальных частях репродуктивных побегов концентрация последовательно возрастает с минимального (0,81 % на 3-й год) до максимального у взрослогенеративных растений (2,53–2,27 % на 6–10-й годы). У старых субсенильных содержание эксдистероидов близко к таковому у молодых генеративных растений (2,03 % на 12-й год).

3. В вегетационном периоде максимальная концентрация экидистероидов у обоих видов наблюдается в фазе бутонизации – начале цветения. В структуре вегетативных побегов она выше в более молодых по физиологическому возрасту листьях. В генеративных побегах градиент концентрации экидистероидов возрастает от нижних метамеров к апикальным. Максимальные уровни характерны для интенсивно развивающихся органов (соответственно для *R. carthamoides*/*S. coronata*): 1,17/2,0 % – цветоложе соцветий, 0,57/1,2 % – семена.

4. Не существует прямой зависимости между общей концентрацией фитозкидистероидов и повреждаемостью растений насекомыми-вредителями. Вегетативные побеги в онтогенезе не повреждались фитофагами. Апикальные части репродуктивных побегов стареющих растений *R. carthamoides* во время фазы цветения подвергались массовому нападению жуков-бронзовок (Cetoniinae) из отряда жесткокрылых (Coleoptera: Scarabaeidae), *S. coronata* – тлей (Aphididae). Поражались структурные элементы фитомассы с наиболее высокой концентрацией экидистероидов (цветоложе и семена у *R. carthamoides*; верхние и апикальные метамеры у *S. coronata*). Тяжесть поражения усугублялась процессами старения растений в онтогенезе.

5. Предполагается, что поражаемость репродуктивных органов у стареющих и старых растений насекомыми вызвана биохимическими изменениями в составе экидистероидов, обладающих различной активностью. Сопутствующим фактором является микроклимат окружающей среды (влажность и температура воздуха), зависящий от месторасположения агропопуляций. Открытое и хорошо прогреваемое пространство с низкой влажностью среды способствовало заселению *R. carthamoides* жуками-бронзовками. Замкнутое и непродуваемое пространство вокруг популяций *S. coronata*, сочетающееся с повышенной влажностью, способствовало, а открытое, наоборот, предотвращало процесс массового заселения тлями.

6. Существует прямая связь между степенью поражения растений фитофагами и качеством репродукции. Из-за повреждения насекомыми семена остаются недоразвитыми, а качество плодоношения – низким и ха-

рактеризуется повышенной долей фракции щуплых. У *R. carthamoides* выход семян из соцветий у сильно пораженных растений составил 16,5 % (против 47,8 % у непораженных); число полноценных семян – 39,8 шт. (при 191,6 шт. у непораженных). Масса 1000 шт. семян равна 9,2 г против 14,4 г. Ущерб, причиняемый вредителями урожаю семян *S. coronata*, также значителен: масса семян с пораженных фитофагами растений в 30–40 раз меньше, чем с непораженных (0,22 против 6,08 г/особь).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Администрации Архангельской области Российской Федерации (гранты № 08-04-98840 и 03-04-96147). Автор выражает признательность ведущему научному сотруднику лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) канд. биол. наук А. Л. Лобанову за помощь в идентификации насекомых; ст. научному сотруднику биохимической лаборатории Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар) канд. хим. наук В. В. Пунегову за помощь в проведении ВЭЖХ-анализа экидистероидов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование, Сем. Asterales, СПб., Наука, Ленингр. отд-ние, 1993, 7, 161–163.
2. Э. Н. Ануфриева, В. В. Володин, А. М. Носов и др., *физиология растений*, 1998, 3, 382–389.
3. М. Bathori, H. Kalasz, S. A. Csikkelne, I. Mathe, *Acta Pharm Hung.*, 1999, 69: 2, 72–76.
4. Т. Г. Харина, Эколого-биологические особенности серпухи венценосной в связи с интродукцией в Западной Сибири: Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Новосибирск, 1990.
5. Т. К. Головкин, Е. В. Гармаш, С. В. Куренкова и др., Рапонтик сафлоровидный в культуре на европейском Севере-Востоке (Эколого-физиологические исследования), Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 1996.
6. Н. П. Тимофеев, Биологические основы введения в культуру *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2000.
7. Введение в культуру и сохранение на Севере коллекций полезных растений (Отв. ред. В. П. Мишуров), Екатеринбург, УрО РАН, 2001.
8. Б. А. Постников, Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. науч. трудов, М., РАЕН, 2003, 9, 87–103.

9. L. S. Smith, *Trends in Endocrinology and Metabolism*, 1998, **9**: 7, 301-302.
10. А. А. Ахрем, В. В. Ковганко, Экдистероиды: Химия и биологическая активность, Минск, Наука и техника, 1989.
11. Y. Tanaka, *Eur. J. Entomol.*, 1995, **92**, 155-160.
12. К. Г. Уфимцев, Т. И. Ширшова, А. П. Якимчук, В. В. Володин, *Раст. ресурсы*, 2002, **38**: 2, 29-39.
13. Н. П. Тимофеев, В. В. Володин, Ю. М. Фролов, Междунар. совещ. по фитоэкдистероидам, Сыктывкар, Коми НЦ УрО РАН, 1996.
14. Т. А. Шаталова, Э. Т. Оганесян, Ю. Г. Пшуков, Патент РФ 2112540, 1998, Июнь 10.
15. В. В. Пунегов, В. П. Мишуков, Е. Н. Никитина, Патент РФ 2138509, 1999, Апрель 26.
16. G. Ferrari, L. Canonica, V. Danieli, US Patent 4045555, 1977, August 30.
17. Yu. D. Kholodova, *Ukr. Biokhim. Z.*, 2001, **73**, 21-29.
18. К. Г. Уфимцев, Т. И. Ширшова, В. В. Володин, *Раст. ресурсы*, 2003, **39**: 4, 134-142.
19. Л. Дайнен, *Физиология растений*, 1998, **3**, 347-359.
20. Природно-климатический очерк Котласского района Архангельской области, М., ТСХА, 1994.
21. Т. А. Работнов, Фитоценология, М., МГУ, 1983.
22. Л. В. Заугольнова, А. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова, Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии), М., Наука, 1988.
23. Методические указания по изучению коллекции многолетних кормовых трав (Под ред. А. И. Иванова), М., ВИР, 1979.
24. Н. П. Тимофеев, В. В. Володин, Ю. М. Фролов, *Раст. ресурсы*, 1998, **34**: 3, 63-69.
25. И. Ф. Чадин, Н. А. Колегова, В. В. Володин, *Сиб. экол. журн.*, 2003, **1**, 49-53.
26. В. В. Пунегов, Н. С. Савиновская, *Раст. ресурсы*, 2001, **37**: 1, 97-102.
27. А. В. Положий, Н. А. Некратова, Биологические особенности растений, нуждающихся в охране, Новосибирск, 1986, 198-226.
28. Б. А. Постников, Маралий корень и основы введения его в культуру, Новосибирск, СО РАСХН, 1995.
29. Е. А. Анищенко, *Раст. ресурсы*, 1977, **13**: 3, 485-491.
30. Н. П. Тимофеев, Там же, 2005, **41**: 3, 1-14.
31. Н. П. Тимофеев, Науч. тр. Зонального НИИСХ им. Н. В. Рудницкого, посвящ. 110-летию Вятской с/х опытной станции, Киров, НИИСХ, 2005, **2**, 390-396.
32. Н. С. Савиновская, Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. науч. трудов, М., РАЕН, 2003, **7**, 154-161.
33. К. А. Моисеев, В. С. Соколов, В. П. Мишуков и др., Малораспространенные силосные растения, Л., Колос, 1979.
34. J. H. Adler, R. J. Grebenok, *Lipids*, 1995, **30**, 257-262.
35. L. Dinan, T. Savchenko, P. Whiting. *Cellular and Molecular Life Sci.*, 2001, **58**: 8, 1121-1132.
36. В. В. Володин, В. П. Мишуков, Н. А. Колегова и др., Экдистероиды растений сем. Asteraceae (Сер. науч. доклады), Сыктывкар, Коми НЦ УрО РАН, 1993, **319**.
37. І. Ахмед, П. А. Возіян, Г. В. Кляшторна и др., *Укр. ботан. журн.*, 1990, **47**: 4, 81-83.
38. M. Bathori, I. Mathe, A. Guttman, *Chromatographia*, 1998, **48**: 1-2, 145-148.
39. В. В. Володин, Экдистероиды в интактных растениях и клеточных культурах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., Инст. физ. раст. им. К. А. Тимирязева РАН, 1999.
40. Л. Н. Зибарева, Фитоэкдистероиды растений семейства *Caryophyllaceae*: Автореф. дис. ... д-ра хим. наук, Новосибирск, Ин-т биоорг. химии СО РАН, 2003.
41. L. Dinan, *Studies in Natural Products Chemistry*, 2003, **29**, 3-71.

Ecological Relations of the Agropopulations of Ecdysteroid-Containing Plants *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. with the Insects-Phytophagans

Report 1

N. P. TIMOFEEV

CF BIO, Koryazhma, Russia
E-mail: timfbio@atnet.ru

Accumulation of phytoecdysteroids in the agropopulations of *R. carthamoides* (Willd.) Iljin and *S. coronata* L., as well as their resistivity to phytophagans over the age periods of ontogenesis were investigated for 16 years. As a result of the investigations, the species-specific features of the accumulation of ecdysteroids in vegetative and reproductive organs of plants were determined; interrelations between the distribution of phytoecdysteroids in the structure of plants and the ecological relations with insects were revealed; the factors promoting damage were outlined; the damage caused by pests was evaluated.

Key words: *Rhaponticum carthamoides*, *Serratula coronata*, лекарственные растения, agropopulations, ecdysteroids, phytophagan insects.