

61:01-3/21-5

Российская академия наук
Уральского отделения
Коми научный центр
Институт биологии

УДК 582.998.2.-152.4(1-924.82)

На правах рукописи

Тимофеев Николай Петрович

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВВЕДЕНИЯ В
КУЛЬТУРУ *RHAPONTICUM CARTHAMOIDES*
(WILLD.) ILJIN В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

специальность: 03.00.05- "Ботаника"

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук В.П. Мишуров

Сыктывкар - 2000

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Анализ изученности предмета исследований	9
1.1. Систематическое положение, распространение	9
1.2. Морфологические особенности	10
1.3. Онтогенез	12
1.4. Сезонный ритм развития	14
1.5. Размножение	16
1.6. Экология и фитоценология	18
1.7. Биологическая продуктивность	21
1.8. Структура и качество фитомассы	23
1.9. Биохимический состав	24
1.10. Сведения по интродукции, возделыванию, использованию ...	25
Глава 2. Объект и методы исследований	31
2.1. Природно-климатические условия	31
2.2. Объект изучения	37
2.3. Методика исследований	38
Глава 3. Особенности онтогенеза рапонтикума сафлоровидного в агропопуляции	45
3.1. Латентный период	46
3.2. Прегенеративный период	48
I год жизни. <i>Проростки</i>	48
<i>Ювенильные растения</i>	51
<i>Имматурные растения</i>	55
II год жизни	57
III год жизни. <i>Взрослые вегетативные растения</i>	61
3.3. Генеративный период	66
IV-V годы жизни. <i>Молодые генеративные растения</i>	66
VI-VIII годы жизни. <i>Зрелые генеративные растения</i>	72
IX-X годы жизни. <i>Старые генеративные растения</i>	78
3.4. Сенильный период	80
Глава 4. Устойчивость рапонтикума сафлоровидного в агроценозе	85
Факторы ценотической устойчивости	85
Особенности межвидового взаимодействия с пыреем ползучим	90

Глава 5. Биологическая продуктивность рапонтикума сафлоровидного и распределение 20-гидроксиэкдизона в структуре надземной биомассы	96
5.1. Биологическая продуктивность	96
5.2. Структура, элементы и качество надземной биомассы	102
5.3. Теоретический выход 20-гидроксиэкдизона из надземной биомассы	105
Заключение	110
Выводы	113
Рекомендации производству	114
Список использованной литературы	116
Приложения:	
1. Фотоиллюстрации, характеризующие онтогенез <i>Rh. carthamoides</i> (Willd.) Iljin на супесчаных почвах	129
2. Массовая и количественная структура вегетативных побегов <i>Rh. carthamoides</i> в онтогенезе при произрастании на супесчаных почвах	140
3. Динамика роста побегов <i>Rh. carthamoides</i> в онтогенезе	144

ВВЕДЕНИЕ

АКТУАЛЬНОСТЬ ИССЛЕДОВАНИЙ. В настоящее время в медицине, ветеринарии и животноводстве большое внимание уделяется использованию природных адаптогенов, одним из которых является растение рапонтicum сафлоровидный (большоголовник, левзея сафлоровидная, маралий корень) – *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (Иванченко, 1984; Бобков и др., 1984; Ветеринарная фитотерапия, 1988). Препараты рапонтикума занесены в Государственный реестр лекарственных средств (1995) и имеют определенное преимущество перед другими адаптогенами как растительного, так и синтетического происхождения (Саратиков и Краснов, 1987; Беспалов и др., 1992; Selepcova и др., 1995).

Надземная масса растения по фармакологической активности не уступает корневищам и может использоваться для снижения смертности молодняка, увеличения среднесуточного прироста и улучшения воспроизводительной функции различных сельскохозяйственных животных и птиц (Постников, 1969; Кочанов и др., 1994; Попов и Иванов, 1997). Выделенный из рапонтикума 20-гидроксиэкдизон (20Е), относящийся к фитоэкдистероидам, ответственен за физиологическую активность растения и входит в состав тонизирующего таблеточного фармпрепарата *экдистен* (Куракина и Булаев, 1990). В настоящее время на предприятиях по производству препаратов рапонтикума в качестве сырья используются только подземные органы растений из дикорастущих популяций, площадь которых катастрофически сокращается (Постников, 1995; Некратова, 1998). Вид отнесен к категории редких, уязвимых и исчезающих (Соболевская, 1991), поэтому для его сохранения необходимо создать промышленные плантации.

Первые интродукционные работы по рапонтикуму в бывшем

СССР были начаты в конце 20-х годов и активно проводились в 50-60-е годы во многих его регионах (Моисеев и др., 1963; Положий и Некратова, 1986)). Однако, до настоящего времени эти исследования велись только в условиях коллекционных питомников и экспериментальных делянок. К сожалению, существующие проблемы выживаемости в ценозе (Кушке и Алешкина, 1955; Трулевич, 1991; Постников, 1999), получения качественных семян (Черник, 1983; Тихонова и др., 1997) не позволяют создавать крупные промышленные плантации этого ценного растения.

Кроме того, рекомендации по его возделыванию принципиально не отличаются от агротехники других крупнотравных видов, непосредственно используемых на корм, травяную муку и силос (Моисеев и др., 1979). Очевидно, что для производства растительного сырья с высоким содержанием экдистероидов необходимо знание динамики их накопления в отдельных органах в онтогенезе растений, структуры биомассы, оптимальных сроков заготовки и теоретического выхода основного действующего вещества 20-гидроксиэкдизона, что чрезвычайно важно для оптимизации доз кормовых добавок и создания высокоактивных фармакологических препаратов на основе рапонтикума.

ЦЕЛЬ РАБОТЫ – изучить особенности онтогенеза рапонтикума сафлоровидного в условиях европейской среднетаежной провинции России, разработать научные основы создания агропопуляций, оптимизировать его культивирование для получения экдистероидсодержащих кормовых добавок и фармпрепаратов.

ЗАДАЧИ РАБОТЫ. 1. Исследовать длительность жизненного цикла и выявить факторы, влияющие на устойчивость рапонтикума сафлоровидного в агроценозе:

- режимы хозяйственного использования;
- аллелопатические взаимоотношения с сорными видами.

2. Оценить биологическую продуктивность агропопуляции, установить структуру и качество надземной биомассы.

3. Исследовать динамику содержания экистероидов в различных органах растений в течение вегетационного периода. Определить оптимальные сроки заготовки лекарственного сырья, теоретический выход 20Е с единицы массы и площади.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА. Изучены особенности онтогенеза рапонтикума сафлоровидного на супесчаных почвах в условиях европейской среднетаежной провинции России. Впервые установлено, что жизненный цикл растений в агропопуляции может длиться свыше 10 лет по сравнению 5-6 годами, описанных в литературе. Выявлены причины, вызывающие сокращение продолжительности большого жизненного цикла: а) неблагоприятный водно-воздушный режим микросреды обитания корневой системы; б) раннее вступление в генеративный период, обильное плодоношение; в) антропогенные воздействия в первые годы жизни (отчуждение надземной биомассы, рыхление междурядий); г) аллелопатические отношения с пыреем ползучим. Обнаружено, что опад рапонтикума обладает ценозорегуляторной активностью. Регулируя его накопление в подстилке, можно как ингибировать, так и стимулировать рост и развитие сорных видов.

Установлено, что потенциал продуктивного долголетия растений закладывается в виргинильном периоде и обеспечиваются многолетним циклическим развитием побеговой системы розеточных побегов. Наивысшие показатели продуктивности приходятся на VI-VII годы существования агропопуляции, составляя 8,5 т/га по воздушно-сухой массе. Максимальное содержание 20Е обнаружено в молодых неразвернутых и полуразвернутых листьях вегетативных и апикальных частях генеративных побегов, не зависящее от фазы развития растений в вегетационном периоде.

Выявлено, что оптимальным сроком заготовки лекарственного сырья является начало интенсивных ростовых процессов, теоретический выход 20Е составляет 2,6 кг из 1 т сухого сырья (или 3,8 кг с 1 га).

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ. Разработаны научные основы создания агропопуляций рапонтikuма сафлоровидного и оптимизирована технология возделывания с высокой продуктивностью фитомассы. Созданы эксплуатируемые плантации общей площадью 11 га в ОАО «Котласский ЦБК». Рекомендованы сроки заготовки растительного сырья с высоким содержанием 20Е, приходящиеся на вторую декаду мая – первую декаду июня и совпадающие с фазой начала бутонизации. Внедрено использование надземной части растения в качестве лечебно-кормовых добавок на свиномкомплексе подсобного сельского хозяйства ОАО «Котласский ЦБК», на птицефабрике «Сольвычегодская» Архангельской области.

Основные выводы и положения диссертационной работы могут быть использованы при чтении курса лекций по лекарственному растениеводству, положены в основу создания новых высокоактивных фармпрепаратов.

СТРУКТУРА И ОБЪЕМ РАБОТЫ. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, рекомендаций производству, списка литературы и приложений. Работа изложена на 128 страницах, иллюстрирована 9 рисунками и 16 таблицами. Список цитируемой литературы включает 188 наименования, в т.ч. 15 иностранных источников. В приложения включены 26 фотоиллюстраций, 3 таблицы и 18 рисунков.

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ И ПУБЛИКАЦИИ. Результаты исследований представлялись на VIII и IX Международном симпозиуме по новым кормовым растениям «Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование»

(Сыктывкар, 1993; 1999); на III и IV Международной научно-производственной конференции «Селекция, экология, технологии возделывания и переработки нетрадиционных растений» (Симферополь, 1994; 1995); на I, II и III Международном симпозиуме «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования» (Пущино, 1995; 1997; 1999); на Международном совещании по фитоэкдистероидам (Сыктывкар, 1996); на Международной научно-практической конференции «Растительные ресурсы и биотехнология в агропромышленном комплексе» (Владикавказ, 1998). По материалам диссертации опубликовано 24 печатные работы.

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю д.б.н. В.П.Мишурову и научному консультанту к.х.н. В.В.Володину, искреннюю благодарность сотрудникам отдела ботанический сад, других лабораторий Института биологии Коми НЦ УрО РАН за практическую помощь, консультации и поддержку в процессе работы; особую признательность членам своей семьи за проявленное понимание и терпимость.

ГЛАВА 1. АНАЛИЗ ИЗУЧЕННОСТИ ПРЕДМЕТА ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Систематическое положение, распространение

Rhaponticum carthamoides subsp. carthamoides. – *Rh. carthamoides* (Willd.) Iljin, 1933, в тр. Ботанического института АН СССР, сер. 1,1: 204. – *Cnicus carthamoides* Willd., 1800, Sp. Pl. 3: 1686. – *Leuzea carthamoides* DC. – Рапонтикум сафлоровидный, левзея, маралий корень, большеголовник альпийский.

Многолетнее травянистое, полурозеточное, поликарпическое растение с монокарпическими побегами. Вид относится к трибе Cynareae, подтрибе Centaureae, семейству Asteraceae, подсемейству Tubuliflorae. Родовая принадлежность ранее устанавливалась как *Rhaponticum Adans* (Сосков; 1963, 1971). В настоящее время отнесен к роду *Rhaponticum* Hill (*Leuzea* DC.) по следующим признакам системной классификации (Флора Сибири, 1997):

1. Войлочно-опушенное, особенно в основании стебля, растение с вертикальным корневищем, стебель до 60 см высоты. Листочки обертки голые, щетинки хохолка с короткими шипами **4. Rh. uniflorum**

+ Немного паутинистое растение с горизонтальным корневищем, стебель до 150 см высоты. Листочки обертки или придатки волосистые, щетинки хохолка перисто-волосистые 2

2. Листья цельные, зубчатые, или при основании перисто надрезанные на 1-3 пары долей. Листочки обертки шерстистые, придатки почти голые

3. Rh. serratuloides

+ Листья глубоко перисто надрезанные на 4-8 пар лопастей с крупной конечной долей. Листочки обертки в нижней части голые, придатки с двух сторон волосистые..... 3

3. Наружные листочки обертки с широкояйцевидными заостренными слабонерасщепленными придатками **1. Rh. carthamoides subsp. carthamoides**

+ Наружные листочки обертки с широко округло-яйцевидными веерообразно расщепленными придатками **2. Rh. carthamoides subsp. orientale**

В природе имеет ограниченный ареал распространения, располагающийся почти целиком на территории бывшего СССР, в его среднеазиатско-южносибирской части. За пределами СССР встречается в Монгольском Алтае. Основными районами распространения являются Алтай-Саянская горная область (Алтай, Кузнецкий Ала-Тау, Западные и Восточные Саяны), Забайкалье, Средняя Азия и Казахстан (Положий и Некратова, 1986; Постников, 1995). Большая часть фрагментов ценокомплексов рапонтикума сафлоровидного расположена в субальпийском поясе (Некратова, 1992). Наиболее плотные популяции встречаются на Алтае (на высоте 1400-1800 м над ур.м.), в Западном Саяне (1550-1800 м над ур.м.), Кузнецком Алатау (1200-1400 м над ур.м.).

Отнесен к числу редких и исчезающих видов (Белоусова и др., 1979). Из 35 видов лекарственных растений Сибири, нуждающихся в охране, 3 относятся к роду *Rhaponticum* (Соболевская, 1991). Вид резко сокращает численность природных популяций. Категория угрожаемого состояния 2 (V) – уязвимое (Положий и Некратова, 1986). 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). После эксплуатации дикорастущие заросли восстанавливаются крайне медленно (Атлас ареалов, 1986). На субальпийских лугах время восстановления занимает более 20 лет, на лесных лугах 40-50 лет (Сахарова, 1980).

1.2. Морфологические особенности

В естественных условиях произрастания рапонтикум – много-

летнее травянистое, летнезеленое, полурозеточное поликарпическое растение с симподиально-ветвящимся корневищем и с полициклическими монокарпическими побегами. Побег до начала цветения нарастает моноподиально, затем симподиально с перевершиниванием главной оси побега и его ветвей после каждого цветения. Взрослые особи являются образованиями, возникшими в результате многолетнего симподиального нарастания корневища (Положий и Некратова, 1986).

Подземные органы: Корневая система, независимо от типа почвы, на 90-98 % находится в пахотном слое почвы 0-20 см (Моисеев и др., 1979; Иевлев, 1983). Отдельные корни могут проникать на глубину 1,2-1,5 м. Активность камбия у корневищ сохраняется в течение всей жизни, вследствие чего одновременно с центробежным разрастанием корневищ идет ежегодное утолщение его за счет отложения годовых колец ксилемы (Некратова и др., 1989). Форма корневища является одним из важнейших видовых признаков рода *Rhaponticum* (Флора Сибири, 1997). Описание ее в литературных источниках расходится – в одних случаях приводится как горизонтальное, деревянистое, утолщенное, укороченное с многочисленными жесткими и тонкими придаточными корнями серого цвета (Моисеев и др., 1979; Флора Сибири, 1997). По другим источникам рапontiкум сафлоровидный стержнекорневое (Головкин и др., 1996), стержне-кистекоорневое (Анищенко, 1977) растение или развивается по смешанному типу (Моисеев и др., 1979).

Вегетативные побеги: На корневищах растений из природных ценопопуляций ежегодно развиваются до 50 побегов. Розетка у взрослых особей состоит из 40-60 крупных черешковых листьев длиной 60-100 см, при ширине листовой пластинки до 25 см (Положий и Некратова, 1986; Постников, 1995). В условиях культуры

число побегов намного меньше (8-12 шт); в розетке присутствуют 33-47 черешковых листа длиной 63-88 см и шириной 20-24 см (Селиванова, 1979; Иевлев, 1983; Головки и др., 1996). Листья немного паутинно-опушенные, глубокоперистораздельные, с более крупной конечной и 5-8 (2-10) парами боковых ланцетовидных или яйцевидно ланцетовидных, заостренных по краям зубчатых долей.

Генеративные побеги: Имеют простые полые, мелкобороздчатые, более или менее паутинисто-опушенные стебли, длиной от 50-100 до 150 (180-185) см (Положий и Некратова, 1986; Постников, 1995). Стеблевые листья мельче по размерам в сравнении с розеточными: нижние черешковые, перисто-раздельные; верхние сидячие, перисто-лопастные; а самые верхние часто цельные, более или менее крупнозубчатые. На верхушке генеративных побегов формируются одиночные соцветия – корзинки, 4-8 см в диаметре (в среднем 4,7 см), с обычно прижатыми наружными многорядными, черепитчато-расположенными листочками обертки. В корзинке собраны пятичленные, трубчатые, фиолетово-пурпуровые обоополые цветки в количестве 320-430 штук. Ложесоцветия немного выпуклые, щетинистые. Опыление перекрестное. Завязь нижняя.

Плоды – семянки, голые, эллипсоидальные, серовато-коричневые, четырехгранные или почти плоские, ребристые, длиной 6-8 мм, шириной 3-4 мм, при основании с косо нарезанной площадкой прикрепления.

1.3. Онтогенез

В природе жизненный цикл растения продолжается 50 лет и более, а в наиболее благоприятных условиях и до 75-150 лет (Положий и Некратова, 1986; Постников, 1995). Средний относительный возраст особей 25-35 лет. Зацветает рапонтикум сафлоровидный на

5-7-м году жизни (Сосков, 1959). В генеративном периоде отмечены растения в возрасте с 6-9 до 30-48 лет (Постников, 1995).

Детальных исследований полного онтогенеза рапонтникума в условиях культуры не проводилось. В большинстве случаев изучение ограничивалось описанием растений 1-3, реже 4-6 годов жизни по высоте побегов и количеству листьев в розетке, размерам листовых пластинок и соцветий, массе 1000 шт семян, надземных или подземных органов, обычно приводимых в сыром виде. Имеющиеся в литературе редкие сведения по онтогенезу охватывают или отдельные периоды жизни растения (Моисеев и др., 1979; Постников, 1995; Султангазина и др., 1998), или полный жизненный цикл рассматривался только для условий коллекционных питомников и экспериментальных полей (Анищенко, 1977; Головкин и др., 1996). При этом изучение велось рассадным и квадратно-гнездовым способом выращивания, требующих больших затрат ручного труда, но не имеющих преимуществ при возделывании перед общепринятым в производстве широкорядным способом прямого посева в грунт с междурядьями 60-70 см (Вавилов, 1964; Постников, 1995). Влияние условий возделывания и режимов хозяйственной эксплуатации на темпы прохождения жизненного цикла, его качественные и количественные характеристики остаются не исследованными.

В целом при интродукции в условиях коллекционных питомников длительность прохождения жизненного цикла развития, по результатам 30-летних исследовательских работ Постникова Б.А. не превышает 5-6 лет, а в полевых производственных условиях онтогенез еще короче и завершается в течение несколько лет. Лишь в отдельных случаях особи могут цвести и плодоносить в возрасте 12-15 лет (Анищенко, 1977; Постников, 1995). Прегенеративный период может длиться 1-3 вегетационных сезона (Моисеев и др., 1979; Тих-

винский и Тючкалов, 1989; Свиридова, 1993; Головки и др., 1996; Кшникаткина и др., 1998). Продолжительность раннегенеративного состояния чаще всего 1 год, средневозрастного генеративного с высокой репродуктивной активностью 2 года (Флора, 1990). В этих условиях зафиксировано ускоренное развитие, иногда с пропуском одного или нескольких возрастных состояний.

1.4. Сезонный ритм развития

Рапонтikum сафлоровидный входит в группу растений, побеги которых в первый год жизни формируют вегетативную розетку, названную первичной. Листья ее отмирают после наступления устойчивых осенних заморозков. Терминальная почка весной следующего года продолжает развитие, формируя новую, вторичную розетку листьев, а затем репродуктивные органы, развивающиеся в удлиненный ортотропный стебель, заканчивающийся соцветием. Почки возобновления закладываются в пазухах листьев первичной розетки. В том случае, когда генеративная часть побега не сформирована в достаточной степени к осени года, предшествующего цветению, в следующем году весь незаконченный цикл повторяется снова и так до тех пор, пока не возникнет благоприятное сочетание двух следующих друг за другом вегетационных периодов, дающее возможность образовавшемуся полициклическому побегу закончить свое развитие (Положий и Некратова, 1986).

У рапонтикума феноритмотип летнезеленого растения с зимним покоем зимующих почек или подземных побегов (Макаревич В.Н. и Понятовская В.М., 1972). По данным Ларина Л.Г. (1982), Грибковой Н.Г. и Корецкой Т.П. (1987) растения начинают отращивать при температуре 2-3 градуса тепла, проходят все фазы вегетации. Наиболее интенсивный рост побегов происходит в июне. Ко-

личество побегов, их средняя высота и масса надземных органов максимальны в июле. В августе появляются засохшие листья, надземная масса уменьшается. Розеточные листья существуют в течение одного вегетационного периода.

Начало весеннего отрастания растений в Коми Республике, по данным Моисеева К.А. и др.(1979), приходится на третью декаду апреля – начало мая. Бутонизация наступает через 19-26 дней, цветение – через 48-53 дня после начала отрастания, в двадцатых числах июня. На юге Томской области в фазу цветения растения 2-3 года жизни вступают 24-25 июня, 4-5 года произрастания 15-17 июня (Свиридова, 1993). Цветение и оплодотворение в условиях Новосибирска наступает 5-15 июня (Постников, 1995), в Белоруссии – в первой декаде июня (Романович, 1981). Длительность вегетационного периода при культивировании составляет 147-185 дней.

Соцветия закладываются во второй половине предыдущего лета. Генеративный побег перед уходом в зиму полностью сформирован до соцветия и цветков. На открытых, хорошо освещенных и прогреваемых местах, за редким исключением, рапontiкум нормально заканчивает вегетацию с образованием семян. Характерно дружное вызревание семян через 15-20 дней после отцветания.

В литературе имеются наблюдения и других феноритмов развития рапontiкума сафлоровидного, когда в пределах вышерассмотренных географических широт 54-62° растения второго года жизни зацветали в конце мая, а созревание семян происходило в первой декаде июня (Анищенко, 1977). Описан и случай формирования генеративных побегов по типу озимого и ярового (Моисеев и др., 1979; Головки и др., 1996). Озимые побеги приступали к цветению 20 мая – 27 июня, а ярового типа 1 августа – 10 сентября. Семена в последнем случае не вызревали.

1.5. Размножение

Размножение рапонтикума сафлоровидного достигается двумя способами: вегетативным и семенным. Факторы, предопределяющие доминирование того или иного способа размножения, являются факторами биоценотического порядка (Левина, 1981).

Вегетативное размножение в природе играет ведущую роль, начиная проявляться с генеративного возраста. Осуществляется по корнеотпрысковому типу, т.е. плагиотропные подземные побеги дают новые надземные ортотропные побеги (Постников, 1995), со временем приводящие к возникновению глубоко омоложенных особей. Для условий культуры естественное вегетативное размножение не описано – при кратковременности жизненного цикла корневые отпрыски не образуются, а партикуляция не успевает завершаться (Головки и др., 1996).

Изучение малого жизненного цикла побегов, начинающегося с фазы видимого роста почек и происходящего на фоне большого жизненного цикла особи, до сих пор не проводилось. Известно лишь, что общее количество почек возобновления на второй год жизни растений составило 7,2-8,5 (13,3), на третий год – 8,8 (15,0-16,2) шт (Демина и Суслов, 1976; Моисеев и др., 1979). При квадратно-гнездовом способе выращивания общее количество пазушных почек на третий год было 25-28 шт, на четвертый год 23-26 шт (Анищенко, 1977).

Семенное размножение является основным и надежным способом при выращивании в культуре. Высокая потенция к продуцированию семян реализуется даже в малоблагоприятных климатических условиях. В среднем по зонам страны требуется 75-85 дней для получения урожая семян (Моисеев и др., 1979). Растения в условиях европейской части Северо-Востока России в репродуктив-

ную фазу развития вступают на второй-третий год жизни. Плодоношение начинается с 15-20 июля, со второй декады августа зрелые семена начинают осыпаться. Анализ литературных данных показывает, что имеются большие противоречия в оценке параметров семенной продуктивности:

Так, по результатам одних исследователей выход зрелых семян с одного соцветия довольно стабилен. За период с третьего по шестой год жизни он держится в пределах амплитуды изменчивости 7,0 % (Головко и др., 1996); ежегодное количество зрелых семян в корзинке составляет 351-381 шт при общей массе 5,6-7,0 г и выполненности 95,9-93,8 % (Моисеев и др., 1979). Приводятся данные, когда урожайность семян для условий Коми Республики в пересчете на 1 га площади составляла 940 кг (Демина и Суслов, 1976), по Кировской области 300-600 кг/га (Тихвинский и Тючкалов, 1989).

В противоположность приведенным данным, высокая потенциальная плодовитость у рапонтикума сафлоровидного не реализуется из-за низкого коэффициента завязываемости и деградации семянпочек на разных этапах развития. Доля семян наивысшего 5 класса оценки составляет чуть более 10 % (Черник, 1983). Образцы семян, собранные на опытных полях ВИЛАР (г. Москва) и его зональных опытных станциях, были неоднородны по цвету, размерам и выполненности – относительная доля щуплых и пустых составляла до 70 % (Тихонова и др., 1997). Вызваны такие явления прекращением питания к развивающимся семянпочкам, но неизвестны причины, при которых они возникают и реализуются.

Анализ данных литературы показывает, что в целом наблюдается большой разброс в параметрах семенной продуктивности, независимо от географической местности. Диаметр цветочной корзинки в Коми Республике колеблется от 2,0 до 6,5 см (Головко и

др., 1996), в Карелии на третий год жизни 3,0-4,6 см (Селиванова, 1979). В среднем на одну корзинку приходится 2,5-4,2 г семян. Семена в полевых условиях вызревают ежегодно, но масса 1000 штук варьирует от 10,6 до 22,4 г (Головко и др., 1996). На торфяных осушенных почвах она равнялась 9,1 г (Иевлев, 1983).

Реальная семенная продуктивность в условиях Белоруссии составляла 132 семянки на соцветие (Романович, 1981). На юге Томской области этот показатель варьирует по годам жизни от 94,2 до 365,7 шт на соцветие (Свиридова, 1993). Доля щуплых и неполноценных семян для Новосибирской области находится в пределах от 4,6 до 31,0 % (Постников, 1995). Урожайность семян в Ленинградской области в пересчете на 1 га в среднем составляла 100-200 кг, в наиболее благоприятные годы доходя до 300-400 кг (Медведев и Сидоров, 1970). В Пензенской области на второй год она была равна 72 кг/га, на третий и четвертый год соответственно 215 и 245 кг/га (Кшикаткина и др., 1998); в Подмосковье на третий год жизни составляла 60-120 кг/га (Ткаченко и др., 1974).

Причины больших различий в параметрах воспроизводства, возрастные изменения в онтогенезе и антропогенные воздействия, влияющие на реальную репродукцию и качество плодоношения в агроценозе, являются неисследованными.

1.6. Экология и фитоценология

Рапонтикум сафлоровидный – высокогорное, типичное для субальпийского пояса и верхней границы леса (Атлас ареалов, 1986), умеренно холодостойкое и достаточно влаголюбивое растение (Некратова, 1992). Интродукционные исследования в различных климатических условиях Нечерноземной зоны РСФСР, европейского Северо-Запада и Северо-Востока, Сибири, Прибалтики, Украины, Бело-

руссии, Республик Средней Азии и Казахстана выявили высокую *зимостойкость, холодо- и засухоустойчивость* вида, успешное прохождения всего цикла развития (Моисеев и др., 1979; Редкие и исчезающие, 1983; Головкин и др., 1996). Он начинает отрастать сразу после таяния снега, при температуре воздуха 2-3° С, хорошо переносит весенние заморозки. Гибель растений за зиму по разным причинам составляет не более 1-3 % (Аброськин, 1976).

Не предъявляет больших требований к теплу. Необходимая сумма температур от весеннего отрастания до начала цветения составляет 300-700° С, по сравнению с 500-800°С у других крупнотравных видов растений (Грибкова и Корецкая, 1987). Большинство растений рода *Rhaponticum* являются ксерофитами (Сосков, 1963). Рапонтicum сафлоровидный способен переносить временную почвенную и атмосферную засуху (Постников, 1996) и может возделываться в условиях аридных зон (Султангазина и др., 1998). *Устойчивость* растений к засухе с возрастом повышается (Флоря, 1990). В годы с прохладной весной и нежарким летом дает более высокие урожаи зеленой массы. В Узбекистане в период летней засухи жизнь растения временно замирает и вновь оживает с началом осенних дождей (Ходжаев и Халматов, 1963).

Увлажнение - необходимая сумма осадков для вхождения в фазу бутонизации-цветения составляет 45-110 мм (Ларин, 1982). Возделывание его может быть успешным при выпадении в данной местности 300-600 мм осадков. Расход воды на формирование единицы сухого вещества равен 350-400 единицам. Для него благоприятна высокая относительная влажность воздуха (Ларин, 1982; Постников, 1995). Вид весьма отрицательно реагирует на близость грунтовых вод, сильное переувлажнение, затопление. На участках с застойными водами страдает от вымокания (Кушке и Алешкина,

1955). Весеннее затопление даже на короткий срок (8-10 дней) действует неблагоприятно, растения бывают ослабленными и на 40-45 % снижают продуктивность (Аброськин, 1976).

Почвы – считается, что рапontiкум сафлоровидный может произрастать на различных типах почв, имеющих разную степень окультуренности, кислотности (Постников, 1995), хотя наивысший урожай большинства культур все же получают при реакции почвенной среды, близкой к нейтральной (Томпсон и Троу, 1982). Общее требование к почве – ее оструктуренность и высокий уровень плодородия, отсутствие засоренности и затопляемости (Кушке и Алешкина, 1955; Моисеев и др., 1979; Тихвинский и Тючкалов, 1989; Постников, 1999).

Посев – наилучшей схемой посева, с учетом последующего выполнения механизированных работ по уходу и заготовке сырья, является широкорядный с междурядьями 70 см. Оптимальная густота ~~стояния~~ всходов 71-100 тысяч особей на 1 га, при расстоянии между растениями в рядке 15-20 см. Увеличение площади питания в два-три раза значимо лишь в первый год жизни растения и не оказывает значительного влияния на урожайность в последующие годы. При квадратно-гнездовом способе (по 3-6 особей в гнездо) продуктивность фитомассы в 1,4-2 раза больше лишь на первых этапах развития растений (Постников, 1995).

Оптимальные сроки посева – подзимний и ранневесенний. Летние сроки посева неоправданны, так как большинство особей в состоянии всходов гибнет. Общепринятая норма высева семян составляет от 6-8 до 12 кг/га, при глубине заделки в почву 2-4 см (Моисеев и др., 1979; Постников, 1969, 1995). Следует заметить, что такая норма в три-четыре раза выше оптимальной густоты стояния всходов и подразумевает гибель 80 % особей уже на первых этапах развития,

причины которых не исследованы.

Болезни и вредители массового распространения не имеют. Отмечена некоторая поражаемость грибными болезнями (аскохитоз, макроспориоз, ржавчина и мучнистая роса). Из вредителей в отдельные годы замечены свекловичная блоха, повреждение корней в первый год жизни личинками шелко-провода (Долбая, 1990; Мелоян и др., 1990; Постников, 1995).

Засоренность – рапонтикум является малоконкурентным растением на первых этапах развития. С возрастом конкурентная способность повышается (Кушке и Алешкина, 1955). Вид не обладает необходимыми защитными свойствами по отношению к сорным растениям, особенно к пырею ползучему (Мишуров и др., 1990). Признано, что для агротехники рапонтикума характерна нерациональная система ухода в борьбе с сорняками как следствие слабого знания его биологии (Постников, 1995).

1.7. Биологическая продуктивность

Промысловые запасы рапонтикума сафлоровидного сосредоточены на высокогорных субальпийских лугах на высоте 1200-1800 м над ур.м. Общая продуктивность подземных органов в ценокомплексах колеблется в диапазоне 80-1500 кг/га сухого вещества (Атлас ареалов, 1986; Триль и Паршутин, 1987). Сухая масса одного корневища находится в пределах 71-104 г (Синицына, 1988)

В условиях культуры элементы продуктивности каждого вида изменяются в соответствии с его адаптивным потенциалом, сложившимся в процессе эволюции. В целом для Европейского Севера характерно накопление более высоких показателей сухого вещества, как в надземной, так и в подземной части растений по сравнению с регионами, находящимися южнее. Максимум накопления

надземной фитомассы приходится на второй-третий год и составляет 43-89 (5-171) г/особь, подземной на четвертой год произрастания – 76-125 г/особь и убывает в дальнейшем (Постников, 1969; Моисеев и др., 1979; Свиридова, 1980; Головкин и др., 1996).

К сожалению, результаты предыдущих исследований трудно применимы для использования в лекарственном растениеводстве. Данные приведены не комплексно, приводится биомасса или надземной, или подземной части особей в пересчете на 1 га площади, в большинстве случаев без учета содержания сухого вещества.

Между тем продуктивность на единице площади есть величина, зависящая от количества растений (плотности) и средней массы одной особи. Нам не удалось обнаружить в литературе ни одной ссылки на фактическую плотность рапонткума сафлоровидного в исследованиях авторов. Известно, что первичное изучение вида в различных научных учреждениях во многих случаях ограничивалось десятками и сотнями экземпляров (Редкие и исчезающие, 1983). Можно предполагать, что показатели урожайности получали, пересчитывая густоту стояния растений с квадратных метров делянок на гектары через фиксированные коэффициенты, что не отражает реальной продуктивности вида в агропопуляции (Методические указания, 1985; Сацыперова и Рабинович, 1990; Гродзинский, 1991). Исходя из показателей продуктивности, приводимых различными исследователями, нами вычислены усредненные значения плотностей для разных лет жизни рапонткума сафлоровидного и которые сопоставлены с его физиологическим оптимумом (Головкин и др., 1996):

1. Плотность особей по физиологическому оптимуму (максимум): 1 год – 1000 тыс./га; 2 год – 283 тыс./га; 3 год – 56 тыс./га; 4 год – 28 тыс./га.

2. Плотность особей по подземной массе: 1 год – нет данных; 2 год – 21 тыс./га; 3 год – 28 тыс./га; 4 год – 31 тыс./га.

3. Плотность особей по надземной массе: 1 год – 731 тыс./га; 2 год – 158 тыс./га; 3 год – 75 тыс./га; 4 год – 66 тыс./га; 5 год – 111 тыс./га; 6 год – 111 тыс./га; 7 год – 75 тыс./га.

Плотность, рассчитанная по продуктивности подземных органов, совпадает с оптимальной для данного вида на 3-4 год жизни. При расчете по надземной массе она совпадает с оптимальной за 1-2 год и преувеличена в 2-3 раза за 3-4 год, в 4 раза за 5 год жизни растений. Преувеличением плотности можно объяснить и факты сверхвысокой урожайности семян с 1 га, достигающей 940 кг (Демина и Суслов, 1976).

1.8. Структура и качество фитомассы

Основным лекарственным сырьем для извлечения действующего вещества у рапontiкума сафлоровидного служит надземная фитомасса, в качестве дополнительного источника – корневища и семена. Все заготовленное сырье должно быть высушено, в свежем виде после уборки растительный материал почти не перерабатывается (Мартынов, 1979). Решающая роль в соблюдении параметров качества принадлежит выращиванию и заготовке физиологически устойчивых компонентов растений (Токарева, 1974).

В каждый отдельный момент времени сезонная динамика вегетационного периода характеризуется определенным составом надземной фитомассы, состоящей из фракции живой растительной массы, фракции старых органов и фракции ветоши (Семенова-Тян-Шанская, 1977). Изменение возрастной структуры розеточных листьев, связанной с разворачиванием и отмиранием побегов рапontiкума во время прохождения вегетационного периода, ранее не ис-

следовалось. Соответственно неизвестен вклад различных фракций в структуру лекарственного растительного сырья, обуславливающих ее качество. Распределение массовой доли сухого вещества по органам растения хотя и изучалось, но охватывает поздние фазы вегетации растений – цветение и плодоношение (Головко и др., 1996).

1.9. Биохимический состав

Подземные части: Содержат моно-, ди- и полисахариды, инулин, органические кислоты, стероиды, фитоэкдизоны (экдистерон, интегристерон, полиподин, рапистерон, инокостерон и их производные), сапонины тритерпеновые (рапонтикозиды), витамины, полиацетиленовые соединения, каучук, фенолкарбоновые кислоты и их производные, лигнин, катехины, дубильные вещества, хиноны, эфирное масло, алкалоиды, кумарины, флавоноиды, антоцианы, жирное масло, воска, липиды (Растительные ресурсы, 1993), а также камеди, кристаллы щавелевокислого кальция, соли фосфорной кислоты (Положий и Некратова, 1986), макро- и микроэлементы (Головко и др., 1995, 1996; Постников, 1995).

Надземные части: За небольшими исключениями, содержат те же самые вещества, что и корневая система. Довольно обстоятельно химический состав рапонтикума сафлоровидного изучен, исходя из зоотехнических требований как кормовой культуры: по содержанию сырого протеина, клетчатки, жира, сахаров, сырой золы (Постников, 1995). Физиологами исследована динамика химического состава на содержание моно- и дисахаридов, фруктозанов, аминокислот, зольных элементов, пигментного комплекса (Буинова, 1988; Головко и др., 1996). С точки зрения лекарственного растения фармакологические качества исследованы по показателям горечи, выходу экстрактивных веществ (Постников, 1995; Головко и др., 1996;).

Основными действующими веществами, обуславливающими лекарственные свойства рапонтикума, выступают фитоэкдизоны (Вересковский и др., 1983; Абубакиров, 1984;), где наибольшая массовая доля приходится на 20-гидроксиэкдизон, являющегося стандартом биологической активности экдистероидов (Ахрем и Ковганко, 1989; Володин и др., 1993). До сих пор изучены только отдельные общие моменты содержания этого вещества в растении, а сами результаты у разных авторов расходятся во много раз. Согласно одним данным, содержание экдистероидов в надземной части следующее: стебли содержат 0,35 %, листья 0,6–0,7 %, цветки 0,3–0,4 % 20Е (Растительные ресурсы, 1993). Наибольшее содержание 20Е (0,81 %) приведено для начала весенней вегетации растений (Положий и Некратова, 1986).

По другим данным, уровень 20Е в целом растении в условиях Сибири не превышает 0,28 %; в листьях содержится 0,57 %, корнях 0,14 % (Постников, 1995). На европейском Севере ранней весной 20Е в молодых листьях обнаружен в количестве 0,08–0,12 %, а во второй половине вегетации 0,03 %; корни осенью содержат 0,14 % 20Е (Головкин и др., 1995, 1996). Для средней полосы содержание его в сухом веществе приведено как 0,54–0,92 % (Попов и Иванов, 1997). В то же время показано, что не наблюдается эколого-географической зависимости по накоплению 20Е в растениях. Содержание 20Е в образцах, отобранных в фазу цветения из различных мест произрастания в природе, варьировало от 0,02 % до 0,26 % (Володин и др., 1993; Орлова и др., 1994).

1.10. Сведения по интродукции, возделыванию, использованию

Интродукционное изучение. В качестве декоративной культуры рапонтикум встречался в ботанических садах Европы еще в

прошлом веке. Наибольшую популярность приобрел в 50-х годах нашего столетия, тогда же началось серьезное методическое изучение возможностей переноса в культуру. Интродукционные исследования в СССР велись во многих районах. В 1927-1928 гг. рапонтикум сафлоровидный высевался на участке Омского с/х института семенами, собранными из дикорастущих популяций, в 1938-1941 гг. – Новосибирской области, 1942-1945 гг. – Томской области (Положий и Некратова, 1986).

С начала 50-х годов вид интродуцирован в Сибирском ботаническом саду, на опытных полях Сибирской зональной станции ВИЛР, Алтайском опорном пункте плодово-ягодной станции и некоторых других районах Западной Сибири. В Европейской части СССР рапонтикум сафлоровидный впервые высевался в 1931-1932 гг. в Московской и Ленинградской областях семенами из природных популяций, а в 1948 году в Карелии на стационаре Ботанического института АН СССР. С 1963 года высевался на Сахалине.

Работы по широкой интродукции рапонтикума были начаты в 1954 году ботаническими садами АН СССР, опытными станциями ВИЛАР и другими научными учреждениями. На европейском Северо-Востоке они начались в начале 60-х годов. К середине 80-х годов были проведены работы по интродуцированию в ЦБС Белоруссии, Коми АССР, Башкирской АССР, Смоленской области, в странах Прибалтики, Польше, Болгарии, Чехии (Моисеев и др., 1963, 1979; Положий и Некратова, 1986; Постников, 1995).

Следует отметить, что в вышеуказанных исследованиях довольно часто использовалось ограниченное количество экземпляров: от 3-10 до 40-60 (250) особей (Редкие и исчезающие, 1983). При длительных наблюдениях (свыше 20 лет) в ботанико-географических экспозициях системы ботанических садов АН

СССР показал себя слабоустойчивым растением – жизненное состояние ослаблено, тип онтогенеза чаще ускоренный или (реже) замедленный, годичный цикл развития побеги проходят нерегулярно (Трулевич, 1991). В отделе Ботанический сад Института биологии Коми НЦ УрО РАН рапонтикум культивируется около 30 лет. Опыт его интродукции показал, что создание многолетней плантации имеет определенные сложности (Мишуров и др., 1990).

Промышленное возделывание. Внедрение в производственную практику, т.е. создание эксплуатируемых промышленных плантаций, является завершающим этапом интродукционного изучения лекарственных растений (Сацыперова и Рабинович, 1990; Мишуров, 1993).

Еще в начале 60-х гг. было признано, что в каждом хозяйстве европейского Нечерноземья и Севера в целях создания высокоэффективной кормовой базы животноводства целесообразно выращивать три-четыре вида новых многолетних растений, одним из которых должен быть рапонтикум сафлоровидный (Вавилов и Моисеев, 1966). Он был рекомендован как зимостойкое и холодостойкое, очень долголетнее (более 30 лет) растение, требующее плодородных суглинистых почв, с возможностью получения 320-350 цн/га зеленой массы за 2-3 укоса (Мухина и др., 1980). Специальным постановлением коллегии МСХ СССР от 23.12.75 г. вид рекомендовался для всестороннего изучения и внедрения наряду с другими новыми культурами. Подсчитано, что в каждом хозяйстве необходимо иметь в составе посевов от 10-20 (Косторной, 1989) до 20-40 га (Постников, 1989) этой культуры.

В планы ряда семеноводческих хозяйств были включены долгосрочные программы по производству семян рапонтикума сафлоровидного. Приказом № 284/183 от 17.07.75 МСХ Белоруссии обязало ряд хозяйств наладить производство травяной муки и семеноводство

рапонтикума. Всего к его выращиванию приступили более 100 хозяйств краев и областей в различных районах страны. В дальнейших планах только по Сибирскому региону была заявлена необходимость иметь 50-100 тыс. га посевов под этой культурой (Косторной, 1989).

Имеются всего лишь два упоминания опытно-производственного возделывания рапонтикума. Продуктивность надземной биомассы при этом оказалась в три-пять раз меньше, чем заявлено в интродукционных работах (Попов, 1990; Шуткин, 1993). Плантации в большинстве случаев после посева зарастали сорняками и становились совершенно непригодными к эксплуатации (Постников, 1995). Имеются сведения, что в конце 60-х годов рапонтикум выращивался в двух совхозах Новосибирской и Кировской области (Положий и Некратова, 1986). Кроме того, в начале 80-х годов были заложены две промышленные плантации в специализированных лекарственных совхозах Московской и Новосибирской области, в которых заготавливалось менее 10 т воздушно-сухого корня в год (Постников, 1995).

По состоянию на 1990-1998 гг., исходя из различных источников, можно предполагать, что фактически его нет в производстве на европейской части России (Регистр РАУ-ПРЕСС, 1991; Здравохранение и фарминдустрия, 1994; Фармпроизводство России, 1998). В широкодоступную аптечную сеть препараты рапонтикума ни в России (М-СИТИ, 1995; Регистр лекарственных средств, 1993, 1997; Фарминдустрия – 97); ни за рубежом (Фирмы Германии, 1996; Фирмы Японии, 1996) не поступают.

Использование. Изучаемый вид может быть использован в народном хозяйстве комплексно: в медицине, пищевой отрасли, в кормопроизводстве, как медоносное и декоративное растение (Постников, 1969, 1999; Соколов и Базылев, 1976; Пельменев, 1985).

Экстракты рапонтикума сафлоровидного используются в народной и официальной медицине в качестве тонизирующего и стимулирующего средства при функциональных расстройствах нервной системы, умственном и физическом утомлении, ослаблении функций разных органов, как средство от болезней сердечно-сосудистой системы, эндокринных патологий и т.д. (Бендер и др., 1988; Машковский, 1993; Гончарова, 1998; Кортиков, 1998).

Идентичность фитозкдистероидов ключевому гормону линьки членистоногих выдвинули их в качестве перспективных онторегуляторов в поддержании жизнеспособности и повышения продуктивности медоносной пчелы, для ускоренного размножения полезных насекомых в энтомологии (Холодова, 1987; Какпаков, 1993).

Вид может использоваться в переработанном виде как кормовая оздоровительная добавка для сельскохозяйственных животных, пушных зверей и птиц. Травяная мука из него стимулирует репродуктивную функцию, повышает надой и жирность молока, усиливает синтез протеина в организме животных (Сыров и Курмуков, 1976). Фитомасса не токсична, нормы скармливания могут достигать очень больших величин без отрицательных последствий (Selepcova и др., 1995).

С практической точки зрения для ветеринаров и животноводов важно, что экдистероидсодержащие препараты обеспечивают неспецифическую иммунную резистентность и адаптацию организма к экстремальным факторам промышленных систем содержания животных: микробно-вирусной агрессии, дефицита естественного освещения, повышенной влажности и загазованности, неполноценного кормления по незаменимым аминокислотам, витаминам и т.д. (Сыров и Курмуков, 1977; Slama и Lafont, 1995). Эти факторы, являясь теневой стороной промышленных технологий, ведут к высо-

кому уровню смертности молодняка и низким среднесуточным приростам, существенно удорожают себестоимость продукции (Самохин и Бузлама, 1983; Марченко, 1993; Игловиков, 1993).

Общепринятым сроком уборки надземной массы рапонтикума является период времени от фазы цветения до плодоношения, характеризующийся наибольшим накоплением сухого вещества (Моисеев и др., 1979; Иевлев, 1983, Постников, 1995). Используемые при этом в практике животноводства нормы скармливания составляют 0,2-1,0 кг в сутки на одну голову по сухому веществу. Эти дозы являются эмпирическими и не учитывают содержание экидистероидов в растительном сырье (Кочанов, 1994; Постников, 1995; Попов, 1997). В то же самое время имеются результаты производственных испытаний надземной фитомассы при ранних сроках отчуждения, которые свидетельствуют о высокой анаболической и иммуно-резистентной активности малых доз экидистероидсодержащего сырья в различных отраслях животноводства (Тимофеев, 1993, 1994, 1996, 1999).

Таким образом, большая потребность сельскохозяйственных предприятий в растительном сырье обуславливает необходимость минимизации суточных доз рапонтикума с учетом содержания 20Е. Установление оптимальных сроков заготовки, характеризующихся высоким содержанием 20Е, на основе знания концентрации действующего вещества в определенных органах растений и фракциях надземной биомассы, позволит приступить к созданию новых высокоактивных фармпрепаратов. Эта задача является на сегодняшний день весьма актуальной для народного хозяйства России (Постников, 1998).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Территория подсобного сельского хозяйства ОАО «Котласский ЦБК» расположена на юго-востоке Архангельской области, на левом берегу р. Вычегды, входит одновременно в состав Котласского района и г. Коряжмы. Административный центр находится в г. Коряжма. Расстояние до областного центра составляет 490 км, г. Котласа 30 км, г. Сыктывкара 220 км (на восток), г. Кирова 330 км (на юг), Вологды 400 км (на юго-запад). Географические координаты – 61°20' с.ш., 47°00' в.д.

Согласно природно-сельскохозяйственному районированию земельного фонда бывшего СССР территория принадлежит к Европейской таежной провинции, среднетаежной зоне, умеренно-прохладному природно-сельскохозяйственному поясу (Природно-сельскохозяйственное, 1986). По почвенному районированию она отнесена к среднетаежной подзоне подзолистых почв Онего-Вычегодской почвенной провинции. Протяженность подзоны подзолистых почв средней тайги с востока на запад, включая территорию Карельской и Нижнеиртышской провинций, составляет более пяти тысяч километров. Подзона входит в состав Европейско-Западно-Сибирской таежно-лесной биоклиматической области (Почвы Котласского ЦБК, 1994; Добровольский и др., 1998;).

2.1. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Температура. Район характеризуется умеренно-прохладным летом и умеренно-прохладной зимой. Переходные сезоны года – весна и осень, хорошо выражены. Продолжительность безморозного периода в среднем составляет 105 дней (наименьшая – 77, наибольшая – 139). Количество дней со среднесуточными температу-

рами и суммы тепла при этом составляют (Природно-климатический очерк, 1994):

выше 0 °С	—	195...197 дней	(сумма тепла 2044 °С);
5 °С	—	153 дня	(сумма тепла 1936 °С);
10 °С	—	107...110 дней	(сумма тепла 1577 °С);
15 °С	—	54...57 дней	(сумма тепла 911 °С).

Средняя температура самого теплого месяца +17,4 °С (июль), а самого холодного –14,3 °С (январь). Абсолютные перепады температуры достигают: +35 °С (июль); –48 °С (январь). Средняя глубина промерзания почвы – 65 см. Число дней со снежным покровом за зиму в районе составляет 170-179 дней, в т.ч. с устойчивым 152-159 дней. Устойчивый снежный покров появляется 11-16 ноября и лежит до 17-19 апреля. Высота его 52-58 см (местами до 98 см). Снежный покров важен как защита растений от вымерзания, и толщина его более 40 см является надежным теплоизолятором при любых погодных условиях. Температура на глубине узла кущения многолетних трав держится в пределах –1,5...–2,2 °С; лишь в отдельные периоды абсолютные перепады могут достигать –3,5...–4,0 °С (Научно-прикладной справочник, 1992-1996).

Снег с полей исчезает к концу второй декады апреля. Прогревание почвы до 5-10 °С совпадает со сроком устойчивого перехода температуры воздуха через +5-10 °С. Дата 29 апреля (переход температуры воздуха через +5 °С) является началом вегетации многих многолетних сельскохозяйственных культур. Наиболее холодоустойчивые культуры начинают вегетацию еще раньше, непосредственно после стаивания снега 16 апреля. Однако часты возвраты холодов: заморозки на поверхности почвы с интенсивностью –5 °С тормозят рост и развитие растений до начала второй декады мая.

Выборочная пахота на суглинистых почвах, дошедших до мягкопластичного состояния, возможна в конце апреля – начале мая.

На супесях спелость почвы наступает на 5-7 дней ранее указанных сроков. В конце мая воздух прогревается до температуры свыше 15 °С, к концу июня доходит до 20 °С и держится на отметке 19-22 °С до середины июля. Прекращение вегетации растений наблюдается в начале октября месяца, что совпадает с осенним переходом температуры через +5 °С и началом заморозков с интенсивностью –5 °С. Продолжительность вегетационного периода для холодостойких культур составляет 165-186 дней.

Осадки. Зональный коэффициент увлажнения (отношение количества осадков к испарению) близок к 1,5 (Маслов и др., 1989). За год выпадает 495-538 мм осадков, в т.ч. за теплый период 367-387 мм. Относительная влажность воздуха на европейском Северо-Востоке в дневное время составляет 62-74 % (Концепция развития, 1998), где наиболее низкие показатели приходятся на полуденное время – 54-57 % (Природно-климатический очерк, 1994). Запасы продуктивной влаги в слое почвы 0-20 см под озимыми культурами за теплый период держатся в пределах 37-44 мм, а в слое 0-50 см – 55-70 мм, что в принципе достаточно для большинства многолетних сельскохозяйственных культур с транспирационным коэффициентом 500-650, так как наименьшая влагоемкость пахотного слоя для супесчаных почв равна 30-40 мм (Полевой, 1992).

Световой режим. Северные регионы характеризуются длинным световым днем. На географической широте 62° (Петрозаводск, Котлас, Сыктывкар) продолжительность светлого времени суток в начале вегетации (25 апреля) равна 15,5 часов, а к 22 июня постепенно увеличивается до 20 часов (против 16 часов на широте 46°). После летнего солнцестояния фотопериод плавно уменьшается до 18 часов на 25 июля. Количество часов светлого времени за период с 1 мая по 2 сентября равно 2300 часам, что составляет в

среднем около 78 % от продолжительности суток (Швецова, 1987).

На Европейском Севере ультрафиолетовая составляющая солнечного спектра значительно ослаблена. Большую часть суток растения во время вегетации находятся под физиологическим воздействием красноволнового излучения. Здесь также избыток рассеянного света из-за повышенной облачности. Но при этом рассеянный свет в два раза богаче активным для фотосинтеза красноволновым излучением по сравнению с прямыми лучами (Тропические, 1988).

Ветры. Скорость ветра составляет 4,2 м/сек в среднем за год. Ветры со скоростью 15 м/сек и более бывают очень редко (до 9 дней в году). Зимой преобладают южные ветры, летом северо-западные. Характерна частая смена воздушных масс. В мае месяце проникающие на территорию воздушные арктические массы вызывают заморозки в воздухе и на почве. Со стороны Атлантики и Баренцева моря нередко вторгаются циклоны, вызывая летом похолодания и морозящие, а иной раз и ливневые дожди.

Почвы. Зональным почвообразовательным процессом для территории является подзолообразование, при котором происходит перемещение по профилю минеральных и органоминеральных веществ в условиях промывного водного режима (Почвы Котласского ЦБК, 1994). Подзолистые почвы в неокультуренном состоянии характеризуются низким содержанием гумуса, высокой кислотностью и их плодородие зависит прежде всего от хозяйственной деятельности человека, от количества применяемых органических и минеральных удобрений, известкования. В пониженных элементах рельефа, в зависимости от продолжительности и характера переувлажнения, формируются почвы различной степени оглеения. По более глубоким понижениям на водораздельных пространствах залегают торфяные почвы.

В хозяйстве используется следующий перечень окультуренных почвенных разновидностей под сельскохозяйственное производство а) супесчаные дерново-среднеподзолистые, на водноледниковых песчаных отложениях; б) тофянисто-подзолистые глееватые, на двучленных отложениях, с примесью песка; в) суглинистые дерново-слабоподзолистые поверхностно-глееватые.

По механическому составу в пахотном слое почв первого типа преобладают фракции крупного, среднего и мелкого песка. Этим определяется их высокая воздухо- и водопроницаемость, низкие сорбционные и буферные свойства в неокультуренном состоянии. Весной они быстрее прогреваются и на 5-7 дней раньше суглинистых поспевают к полевым работам. Рельеф на участке ровный.

На супеси реакция среды близка к нейтральной, гумуса содержится 1,5 %; почвы характеризуются высоким уровнем насыщенности основаниями, подвижного фосфора и калия содержится соответственно 25 и 10 мг на 100 г почвы. Супесчаные почвы по комплексу агрохимических показателей для дерново-подзолистых почв можно отнести к высокоокультуренным почвам (Кулаковская, 1990).

Верхний горизонт торфяных почв представляет собой органо-генную неоднородную массу с примесью минеральной части нижележащего горизонта. Отличаются высокой влагоемкостью и фильтрацией, но низкой водоподъемной способностью, приближающейся к песчаным. В периоды переувлажнения в почвенных горизонтах возможны процессы оглеения. Осушены системой мелиоративных каналов через каждые 50 м.

На суглинистых почвах из фракций механического состава преобладает физическая глина. Для всего профиля этих почв характерно плотное сложение, что определяет низкую водопроницаемость, переувлажнение в ранневесенний и осенний периоды.

Таким образом, факторы, осложняющие ведение традиционного сельскохозяйственного производства на территории хозяйства, сводятся к короткому безморозному периоду и ее изменчивости в разные годы, значительной облачности и недостатку солнечного света в ультрафиолетовом диапазоне, избыточному увлажнению, атмосферной конденсации водяного пара в виде росы в утренние и вечерние часы. Эти же природно-климатические факторы в приложении к естественной модели среды обитания рапонтикума выступают как благоприятные для его роста и развития. Кроме того, в северных регионах действует эффект компенсации или взаимозаменяемость одних факторов другими (Полевой, 1992). Длинный световой день и избыток красноволнового солнечного излучения компенсируют недостаток тепла, недостаток влаги в дневное время на супесчаных почвах компенсируется повышением относительной влажности воздуха в ночные и утренние часы. Высокие широты стимулируют образование пазушных и придаточных почек на растениях, развитие боковых побегов более высоких порядков (Головкин, 1973; Акназаров и др., 1984; Маркаров и Маслова, 1998). Избыток красного света симулирует большее накопление биомассы растениями (Тихомиров и др., 1991), увеличивает содержание экдистероидов на единицу сухого веса (Ревина и др., 1984; Карначук и др., 1987).

Использование суглинистых и торфяных почв для закладки агропопуляций рапонтикума нежелательно из-за неблагоприятного водно-воздушного режима в период отрастания растений, предрасположенности к заселению сорными видами (Nosberger и др., 1986; Емельянова и др., 1987; Зайдельман, 1992; Ветроградская, 1993; Лайдинен, 1995). Высокоокультуренные супесчаные почвы меньше подвержены этим недостаткам и в наиболее полной мере могут обеспечить жизнедеятельность вида при произрастании в ценозе.

2.2. ОБЪЕКТ ИЗУЧЕНИЯ

В качестве объекта исследования использовались растения рапонтикума сафлоровидного, выращиваемые на производственных плантациях подсобного сельского хозяйства ОАО «Котласский ЦБК» площадью 0,8-3,0 га. Первая плантация была заложена осенью 1989 года семенами, полученными из отдела Ботанический сад Института биологии Коми НЦ УрО РАН. В 1984-87 гг. были заложены еще пять участков семенами местной репродукции. Первичное происхождение семян из субальпийского пояса горного Алтая (1970 г, п. Грандиозный, верховья р. Казыра, 2100 м над у.м.).

Для посева выбирался участок, где предшественниками в течение четырех лет были картофель, зерновые и однолетние культуры. Предпосевная обработка почвы включала вспашку на глубину 22-25 см, дискование и двукратную культивацию с одновременным боронованием. Перед высевом семян рапонтикума участок прикатывался гладкими катками. Посев проводили в середине октября, четырехрядной овощной сеялкой с междурядьями 70 см. Норма высева семян 2,7 кг/га при массе 1000 штук 13,0 г; глубина заделки – 2-4 см. В течение зимнего времени семена прошли холодный этап стратификации при температуре от +3 до –2° С. Продолжительность этапа составила около 6 месяцев.

Участки представлены моноэдикаторными ценозами с плотностью 24-27 тысяч особей на гектар. Изучение жизненного цикла длилось 10 лет (1989-1999). В экспериментах моделировались факторы антропогенного воздействия: отчуждение надземной массы, междурядные обработки в начале отрастания растений, а также кратковременное подтопление участка снеговыми водами. Органические удобрения вносили на 3,6 и 8 годы жизни растений (60-80 т/га); минеральные – ежегодно в дозе $N_{90}P_{90}K_{90}$.

2.3. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Любая особь растений как компонент популяции характеризуется определенным набором признаков, которые выступают в качестве параметров ее морфологического статуса. Специфичность реагирования вида на экологические факторы обнаруживается как на уровне популяционных параметров, так и на количественных параметрах отдельных особей. Экологический оптимум организма ассоциируется с величиной созданной фитомассы или ее приростом за единицу времени. В качестве дифференциальных характеристик, положительно коррелирующих с фитомассой, могут выступать такие параметры, как высота, диаметр, число побегов и т.д. (Злобин, 1989). Отношение популяции к условиям произрастания можно оценить динамикой плотности, а также смертностью особей, отражающейся на плотности. Возрастное состояние ценопопуляции характеризуют уровень и качество репродукции, коэффициент вегетативного или семенного возобновления. В оптимальных условиях произрастания показатели соотношения репродукции, роста и продолжительности жизни в наименьшей степени должны отклоняться от средних для данного вида величин (Зайцев, 1983).

Ввиду чрезвычайной трудоемкости многолетних работ по исследованию жизненного цикла точность и достоверность результатов должны быть обусловлены критерием целесообразности. Достижение повышенной точности сложная задача и не всегда оправдано (Разумов, 1996). Считается, если признак варьирует на высоком уровне, то разница (случайная погрешность) в 10 % будет несущественной (Мамаев, 1975). Для особей рапонтикума, независимо от условий произрастания – в природе или культуре, – характерна большая внутривидовая изменчивость (Селиванова, 1979; Некрато-

ва, 1995). При этом отсутствует корреляция в морфологии признаков, не зависящая от экологических факторов (Положий и Некратова, 1986; Флоря, 1990).

Так как в наши задачи не входит изучение уровня варьирования отдельных признаков, но важно сопоставление изменения средних значений параметров, обусловленных различными условиями обитания, то для статистически достоверного вывода с точностью 10 % количество репрезентативного числа типичных особей в исследованиях лежит в пределах 16-20. Для статистической точности в 12-14 % в этих случаях необходимый минимум составляют 8-10 особей, для точности в 16-17 % достаточно иметь шесть модельных особей.

Методика исследований в нашей работе соответствовала «Проекту общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений» (Сацыперова и Рабинович, 1990). Популяционные параметры устанавливались с использованием метода сплошного подсчета. При отборе модельных особей из агропопуляции закладывались трансекты в 5-6-кратной повторности, совпадающие с направлением рядков изучаемых растений (Заугольнова и др., 1988). Качественные признаки выявляли в ходе полевых фенологических наблюдений и стационарных морфологических анализов. Для исключения систематических погрешностей краевые участки агроценоза, поверхностные слои отбираемых проб отбрасывались; единичные экземпляры, сильно отличающиеся от нормальных, не обрабатывались статистически; а остаточный материал или типичные особи подвергались организации случайной выборки. Массу особей и их частей определяли по сухому веществу.

Динамические показатели агропопуляции рассматривали, исходя из «Принципов и методов изучения ценотических популяций

растений» (Злобин, 1989). Ботаническая терминология приведена по общепринятой для «Анатомии и морфологии растений» (Васильев и др., 1978); с уточнениями в соответствии «Основами биоморфологии семенных растений» (Нухимовский, 1997).

Изучение онтогенеза и его периодизацию по возрастным состояниям проводили на основе работ Работнова Т.А. (1983), Заугольной Л.Б. и др. (1988), Жуковой Л.А. (1995). При рассмотрении жизненного цикла побегов исходили из работ Смелова С.П. (1947), Серебряковой Т.И. (1971); с учетом особенностей роста и развития травянистых многолетников в условиях Севера по Мишурову В.П. (1993). Биоморфологические особенности корневищ приведены по Игнатьевой И.П. (1994).

Для установления комплекса признаков, характеризующих переход растений из одного возрастного состояния в другое, в изучаемой популяции на 1-2 году жизни регулярно брали 18-20 случайно выбранных особей с корневой системой. На 3-4 год жизни число особей в каждой выборке на дату отбора составляло 8-10, на 6-9 год – 6. В течение вегетационного периода было взято проб: 1 года жизни – 10; 2-3 года жизни – 4; 4-9 года жизни – 3.

В генеративном периоде прослеживали за отличительными особенностями молодых, средневозрастных и старых генеративных растений. Для выделения этих возрастных состояний ежегодно проводили сплошной подсчет общего числа генеративных побегов в агропопуляции, учет реальной семенной продуктивности, качества продуцируемых семян. Аналогичные работы проводили и в сенильном возрасте искусственно созданной популяции.

В онтогенезе побегов отмечали развертывание, взросление, старение и отмирание листьев, исходя из характера листосложения, функционирования и степени разрушенности листовой пластинки.

Применительно к подземной части растения описывали строение корневища, характер его ветвления, наличие процессов некроза.

Фенологические наблюдения проводили в соответствии с «Методическими указаниями по изучению коллекции многолетних кормовых трав» (1979). Отмечали следующие основные фазы развития растений: в цикле вегетативных фаз – отрастание и отмирание вегетативных побегов; в цикле репродуктивных – начало отрастания, бутонизации, цветения, плодоношения. За отрастание и начало вегетации принимали момент разворачивания первых листьев, бутонизации – выход соцветий из-под обертки листьев, начало цветения – распускания первых цветков у 10-20 % растений, плодоношения – побурение верхней третьей части стебля и приобретение семенами коричневой окраски в наружных кругах корзинки. Периодичность наблюдений составляла: с момента отрастания и до цветения через день, в остальные периоды – два раза в неделю. Динамику роста вегетативных и генеративных побегов определяли измерением их высоты через каждые 5-6 дней.

После начала весеннего снеготаяния проводили обследование участка на предмет подтопления талыми снеговыми водами, фиксировали границы и глубину водного зеркала, длительность процесса во времени. Через две недели с начала отрастания растений учитывали число погибших особей методом сплошного учета, проходя каждый ряд отдельно. Устойчивость к болезням и вредителям выявляли в ходе наблюдений за ростом и развитием растений в течение вегетационного периода.

Методом феноменологического мониторинга (Василевич, 1993; Заугольнова и др., 1993) учитывали динамику растительности в агропопуляции, выясняли ответную реакцию ценоза на антропогенные и природные воздействия, анализировали естественно-

складывающуюся картину проявления последствий засоренности. Определяли ботанический состав сорных и культурных растений, появляющихся из почвенного слоя; учитывали виды, выпавшие из посевов естественным путем и внедрившихся в популяцию. Взаимоотношения между видами выявляли по конечному эффекту, основанному на анализе размещения видов в горизонтальном пространстве методом сплошного порядкового учета (Заугольнова и др., 1988; Журавлева, 1994): количество особей рапонтикума сафлоровидного на единице площади; площадь истинного покрытия для пырея ползучего.

Пространственная структура ценопопуляции была установлена соотношением плотности в модельных вариантах с основным вариантом и выражена в процентах. Степень захвата территории внедрившимся сорным видом (заселенность) определяли как абсолютную площадь под этим видом, соотнесенную ко всей площади рассматриваемого варианта и выраженной в процентах. Учет динамики плотности, смертности основной культуры в онтогенезе вели в пересчете количества особей на 1 га площади.

Реальная семенная продуктивность выявлялась по средней из двух выборок. Каждая выборка состояла из 20 соцветий (корзинок), отобранных из производственного урожая ручного сбора. Полноценность семян выявлялась методом поперечного разрезания (надавливания) острым предметом на их боковые грани (Левина, 1981). Из численного соотношения фракций выводили процентное содержание выполненных и щуплых семян. По результатам взвешивания корзинок и семян на аналитических весах выводили их массовые доли. Параметры агропопуляции: семенная продуктивность, репродуктивное усилие (доля генеративной сферы в надземной биомассе), коэффициент размножения (соотношение коли-

чества вызревших семян на единице площади к числу особей) получали на основе полного пересчета плодоносящих соцветий.

Биологическую продуктивность фитомассы особей определяли на основе первичных показателей, полученных при изучении структуры надземных и подземных органов растений, популяционную – с учетом фактической плотности агроценоза. В структуре биомассы надземной части выделяли морфологически разнородные органы (Методические указания, 1985), в составе розеточных листьев различали разновозрастные фракции (Семенова-Тян-Шанская, 1977). Валовый выход 20Е с 1 т сырья и с 1 га рассчитан, исходя из структуры и качества элементов сырья.

Растительный материал, сгруппированный по элементам биомассы, сушили при температуре 23-25 °С, относительной влажности воздуха 30-40 %. Сушку проводили в соответствии с правилами по заготовке и сушке лекарственного сырья (Справочник по заготовкам, 1989) в тени, слоем 2-3 см на стеллажах с ячеистой сетью, располагающихся на высоте 40-60 см от уровня пола. Воздухообмен естественный со скоростью движения 0,5-1,0 м/сек. Материал высушивали в цельном виде, за исключением наиболее толстых черешков и цветоносных стеблей, которые расщепляли на 2-3 части. Остаточная влажность воздушно-сухого сырья, определенная методом ускоренной сушки при 130 °С (Разумов, 1996), составляла 10-12 %.

Образцы для определения 20Е формировали из воздушно-сухого сырья методом квартования. Содержание 20Е в образцах определяли с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии, на колонке Диасорб 130 С16Т,8 (БиоХимМак, Россия) (150 x 4 мм), элюент вода-ацетонитрил-тетрагидрофуран 100:16:4. Скорость элюирования 0,7 мл/мин, насос НРР 4001 (ЧСФР), детек-

тор UV-VIS LCD 2536 (ЧСФР), $\lambda=254$ нм. В работе приводятся средние арифметические значения двух биологических и трех аналитических повторностей. Аналитические работы проводились в лаборатории биоорганической химии ИБ Коми НЦ УрО РАН.

Математическая и техническая обработка экспериментальных данных проводилась методами вариационной статистики (Доспехов, 1985), с использованием алгоритмов биометрии (Плохинский, 1980). В работе приведены параметры генеральной (по результатам сплошного учета) и выборочной совокупности (Елисеева и др., 1996).

Из технических средств в первичной обработке цифрового материала использовали калькулятор для научных вычислений “Scientific calculator”. Верстку текста, построение диаграмм производили в программной среде “WinWord 9.0” и “Excel 8.0b” с встроенным пакетом графического анализа семейства “Microsoft Office 2000”. Ввод фотоизображений в рукопись осуществлен на сканерах “HP ScanJet IIp”, “Mustek ScanExpress 12000SP” с разрешением 300 dpi (0,08 мм); растровая их обработка выполнена с использованием программ “Adobe Photoshop 5.0”, “Micrografx Picture Publisher 8.0”. Все программы работали под управлением операционной среды “Microsoft Windows 98 (4.10.1998; 4.10.2222)” для персонального компьютера.

Условные обозначения в таблицах:

- отсутствие явления;
- ... явление было, но не зарегистрировано.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА РАПОНТИКУМА САФЛОРОВИДНОГО В АГРОПОПУЛЯЦИИ

До настоящего времени исследования по рапонтикуму на европейском Северо-Востоке велись на суглинистых (Моисеев и др., 1963, 1979; Головки и др., 1996) и осушенных торфяных почвах (Иевлев, 1983; Шуткин, 1993). Климатической особенностью Нечерноземья является высокая относительная влажность воздуха, обильная роса, частые дожди, идущих до 4-5 дней в декаду (Справочник агронома, 1990). Суглинки в этих условиях отличаются высокой связностью и влагоемкостью при слабой водопроницаемости, у них неблагоприятный воздушный режим. Поэтому на тяжелых почвах рапонтикум часто страдает от близости грунтовых вод и вымокания. При переувлажнении растения ослабляются и отстают в росте, наблюдается процесс загнивания корневой системы (Кушке и др., 1955; Аброськин, 1976). Культивирование на осушенных торфяниках также приводит к отставанию в росте и развитию особей по сравнению с дерново-глеевой почвой на 8-10 дней (Иевлев, 1989).

В природных ценокомплексах почвенные горизонты также суглинистые и с избыточной влажностью (Некратова, 1992; Постников, 1995), но при этом они значительно отличаются по другим свойствам. Кроме влажности, в сложении водно-физических свойств почвы участвуют водопроницаемость, фильтрация и аэрация. Последние зависят от гранулометрического состава, водопропрочности агрегатов, вертикального сложения почвенных горизонтов, наличия различных включений. На Алтае, в Саянах и Забайкалье распространены высокогорные дерново-гольцовые почвы, у которых горизонт 13-20 см сложен с обилием щебня и обломков горных пород, постепенно переходящий в нижележащий каменисто-

глыбистый элювий (Добровольский, 1998). Верхний почвенный горизонт зернистой мелкокомковатой структуры вперемежку с мелким щебнем (Постников, 1995).

Сочетание рыхлого строения почвенных горизонтов и водоотводно-незатопляемого месторасположения сообществ ценокомплекса (пологие склоны, борта долин, верховья рек, вершины гольцов) создают естественную высококачественную дренажную сеть. При этом исключается застой воды и нет процессов оглеения, являющейся причиной загнивания корневой системы многих с/х культур (Зайдельман, 1992). Достаточная скорость фильтрации, сброс избытка вод через нижние горизонты обеспечивают оптимальные условия аэрации корнеобитаемого слоя даже при интенсивных осадках.

На европейском Севере оптимальные условия аэрации корнеобитаемого слоя могли бы обеспечить супесчаные высококультуренные почвы. Кроме того, они определяют возможность начала отрастания холодостойких культур непосредственно после схода снежного покрова, так как замерзают на меньшую глубину, быстрее прогреваются. До наших исследований интродукция вида на данном типе почвы не проводилась и особенности онтогенеза рапонтикума оставались неизвестными.

В соответствии с общебиологическими представлениями в жизненном цикле рапонтикума сафлоровидного различаются 4 периода, дифференцированных на 7 возрастных состояний.

3.1. ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД

В оценке параметров семенной репродукции рапонтикума имеются многократные расхождения по урожайности и качеству семян (Демина и Суслов, 1976; Моисеев и др., 1979; Черник, 1983; Иевлев, 1983; Постников, 1995; Тихонова и др., 1997). Нами выявлено,

что разнокачественность семян объясняется фактами недоразвитости соцветий на генеративных побегах и вызвана: а) противоречием между вегетативным ростом и репродукцией на уровне особей; б) внутривидовыми взаимоотношениями с сорными растениями на уровне ценоза. Плоды рапontiкума сафлоровидного представлены семянкой удлинённо-четырёхгранной формы с хохолком из 60-90 перистых щетинок длиной 1,5-2,0 см, образующих зонтик. Снаружи они защищены жестким околоплодником, внутри находится зародыш без эндосперма, покрытый тонкой пленчатой оболочкой.

Полная спелость семян достигается после трехнедельного срока развития завязей в соцветиях, когда отсутствуют признаки пожелтения и отмирания листьев в верхней трети стебля. Если соцветие засыхает раньше этого срока, то поступление питательных веществ к семенам прекращается и зародыши остаются недоразвитым на разных этапах формирования, налива и созревания.

Полностью созревшие семена фиолетово-коричневой окраски, массу 1000 шт имеют 16-17 г. Они характерны для соцветий диаметром 6-7 см. На массу семянки приходится 11-12 мг зародыша и 4-5 мг околоплодника. Доля выполненных семян в них составляет 96-97 %. Семена, прекратившие развитие в фазу молочно-восковой спелости, окрашены в буро-коричневый цвет, имеют среднюю массу 10-13 мг (доля выполненных 62-84 %). Они характерны для соцветий диаметром 4,5-5,5 см. Пустые и щуплые семена имеют серую и серо-бурую окраску, масса их равна 5-6 мг, выполненность 6-37 %. Они присутствуют в соцветиях диаметром 3,0-4,0 см.

Неполноценные семена в пределах 3-5 % присутствуют и в нормально развитом соцветии в центральной ее части, что связано с поступлением питательных веществ в первую очередь к развивающимся плодам в краевой части цветоложа.

3.2. ПРЕГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД

В природных ценопопуляциях продолжительность виргинильного периода составляет 5-9 лет (Сосков, 1959; Положий и Некратова, 1986). В условиях коллекционных питомников Европейского Севера на суглинистых и торфянистых почвах продолжительность его чаще всего 1-2 года (Моисеев, 1979; Селиванова, 1979; Тихвинский и Тючкалов, 1989; Головки и др., 1995, 1996). Описание, где приводятся особенности онтогенеза рапонтикума на супесчаных почвах аридной зоны Центрального Казахстана, этот период также длится 2 года: в 1-й год жизни растения проходят возрастные состояния проростков и ювенильности, вступают в имматурный возраст. В течение 2-го вегетационного периода все растения переходят во взрослое вегетативное состояние (Султангазина и др., 1998).

I год жизни. Проростки. В наших исследованиях первые единичные проростки рапонтикума обнаруживаются через 5-7 дней после схода снежного покрова. Основная масса семян всходит в начале первой декады мая, в течение двух недель. В конце мая, после установления повышенной температуры воздуха до 20-25 °С, новые особи не появляются. В состоянии проростков растения находятся 25-30 дней. Появление дополнительных всходов из глубокого покоя отмечено в течение ряда лет: весной 1-го года появляются 85-88 % особей от общего их числа, на 2-й год 10-12 %, на 3-й год 2-3 %. Примечательно, что аналогичный характер прорастания семян присущ многим растениям высокогорий (Тюрина, 1981) и не всегда может быть выявлен в лабораторных условиях, так как требует особого режима стратификации (Левина, 1981).

Процесс всходов у рапонтикума сафлоровидного условно можно разбить на ряд непрерывных во времени этапов (см. приложе-

ние 1, рис. 1): Сухие семена впитывают влагу, зародыши набухают, семенная кожура разрывается (1) и с наступлением благоприятных условий (температура, свет, отсутствие химических ингибиторов) корешок зародыша выходит из семенной оболочки и укрепляет молодое растение в почвенном пространстве (2). Зародышевый стебелек проростка, петлеобразно изогнутый, верхушкой своего изгиба пробивается через слой почвы на ее поверхность (3). Корешок зародыша становится главным корнем проростка и приобретает розовую окраску.

После выхода зародышевого стебелька на поверхность почвы оболочка семени сбрасывается; семядоли, первоначально сложенные вдвое и набок, выпрямляются в вертикальной плоскости (4). Они приобретают светло-желто-зеленую окраску, что свидетельствует о начале фотосинтеза и переходе на смешанный тип питания.

С разворачиванием в горизонтальной плоскости семядольные листья приобретают темно-зеленую окраску, увеличиваются в размерах (5). Строение у них простое, без зубцов и зазубрин по краям; форма удлинненно-овальная, ближе к обратнойцевидной, консистенция мясисто-плотная, эпидерма матово-гладкая. Длина семядольных листьев 15-17 мм, ширина 5-7 мм. Средняя масса в сухом виде равна 13,3 мг. Жилкование простое, визуально слабо выражено.

Гипокотиль светло-зеленой окраски; длина его, заключенная между семядольным узлом и собственно корнем, зависит от глубины залегания семени в почве и составляет 1-3 см; диаметр около 0,15 мм. Главный корень темно-розовой окраски, длиной 4-5 см, диаметром 0,1 мм, ветвится в апикальной части на боковые диаметром в сотые доли миллиметра, образуя первичную корневую систему главного корня. Доля подземных органов в общей фито-

массе особи через 10 дней после всходов составляет 16,8 %.

Из терминальной почки зародышевого побега, расположенного между двумя семядолями, появляется первый настоящий лист (6). Листосложение его трубчатой формы, поперечным сечением 0,12 мм; поверхность сильно опушенная, покрытая белесо-войлочными мягкими волосками. За счет интеркалярного роста оснований черешка он увеличивается в длину, находясь в свернутом виде (7).

После достижения длины 15-20 мм лист полностью разворачивается и приобретает темно-зеленую окраску (8). Строение листовой пластинки по сравнению с семядолями несколько усложняется – края мелко-зубчато-городчатые, форма эллиптическая, прилистники и сегментация отсутствуют; пластинка более тонкая, опушенность средней степени, сильнее выражена с нижней стороны. На долю черешка приходится около третьей части длины листа.

Настоящий первый лист растет очень быстро: за 5-7 дней длина увеличивается почти в три раза и достигает 5,2 см при ширине 1,4 см (9). Черешок длиной 1,5 см и шириной 0,2 мм. В ходе разрастания листовой поверхности опушенность в значительной мере теряется. На краях листовой пластинки наблюдается городчатость глубиной не более 0,2 мм, с пиками через каждые 4-6 мм, переходящих в шиповатость с иглами около 0,10-0,15 мм, направленных к вершине листа под углом 45-60°. Зазубренность отсутствует в основании и верхушечной части листовой пластинки. Форма ее ланцетовидная, жилкование сетчатое.

После появления второго настоящего листа (10), по строению полностью идентичного предыдущему, семядоли начинают стареть; в сочленении их с семядольным узлом проявляется фиолетово-красная окраска. В это время начинает усиленно развиваться корневая система, по всей длине главного корня закладываются

боковые корни, самые развитые из которых начинают ветвиться на следующем уровне. Сечение главного корня в базальной части составляет 0,2 мм, диаметр боковых ответвлений 0,03 мм.

Ювенильные растения – в своем развитии проходят две фазы. В начальной фазе формируется розеточный побег из 5-7 листьев (см. приложение 1, рис. 2), а затем в зоне гипокотилия формируются придаточные корни и почки (см. приложение 1, рис. 3). Возникает качественно новый подземный орган – стеблекорень.

А. Длительность формирования розеточного побега занимает 30-40 дней. Появление новых листьев и их развертывание из побега продолжается в течение всего вегетационного периода. Наиболее интенсивный рост характерен для самых молодых листьев, каждый последующий во взрослом состоянии крупнее предыдущего.

С началом роста второго-третьего листа семядоли стареют и постепенно отмирают, приобретая вначале желтый, а затем бурый цвет. С момента появления пятого неразвернутого листа стареет первый – его пластинка приобретает желто-зеленый оттенок, а кончик верхушечной части буреет, постепенно засыхает и скручивается к основанию черешков. Таким же образом, с появлением шестого-седьмого листа, стареют и отмирают второй и третий лист – т.е. происходит постепенная смена листьев на побеге.

На 69-й день вегетации розеточный побег содержит в среднем 5,7 настоящих листьев, четвертая часть из которых находится в отмершем состоянии (табл. 1). Высота побега составляет 17,4 см.

Наибольшей высоты (21,1 см) побег достигает в конце августа на 93-й день вегетации. Последующие листья побега достигают взрослости при размерах, постепенно уменьшающихся к концу вегетации. После отмирания первых листьев в их основании начинается рост пазушных почек в виде бугорков размерами около 0,5-1 мм.

Таблица 1

Динамика изменчивости морфологических показателей *Rh. carthamoides* на 1-й год жизни

Показатели	Ед. изм.	Дата								
		14.05	18.06	11.07	22.07	25.08	26.09 07.10			05.11
Срок вегетации	дней	10	35	58	69	93	135	146	159	175
Возрастное состояние		<i>p</i> (проросток)	<i>j</i> (ювенильное)				<i>im</i> (имматурное)			
<u>Надземная часть:</u>										
Побеги, всего	шт	1	1	1	1	1	1	1	1	1
в т.ч. генеративные	шт	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Вегетативный побег: высота	см	1,5	7,2	15,2	17,4	21,1	16,3	13,8	13,6	2,5
... диаметр базальной части	мм	...	2,0	...	2,5	3,2	4,0	4,0	4,6	4,6
Семядоли, всего	шт	2,0	2,0	2,0	-	-	-	-	-	-
в т.ч. отмершие	шт	-	1,0	2,0	-	-	-	-	-	-
Листья, всего	шт	-	3,0	5,4	5,7	7,4	9,6	9,6	9,6	9,0
в т.ч. отмершие	шт	-	-	1,3	1,5	2,0	3,6	3,0	4,2	9,0
Почки возобновления, всего	шт	-	-	1,2	1,5	2,5	3,6	3,9	4,0	4,1
в т.ч. гипогеевые	шт	-	-	-	-	-	0,2	0,5	0,8	0,8
Величина почек, всего	мм ³	-	-	1,4	2,1	2,4	10,1	23,3	27,8	29,7
Отмершие побеги и почки	шт	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>Корневая система:</u>										
Диаметр стеблекорня	мм	-	-	-	2,8	3,7	6,0	6,6	8,0	6,8
Главный корень: длина	см	3,5	4,0	...	...	7,5	5,2	5,9	6,6	7,9
... диаметр базальной части	мм	0,1	1,2	1,7	1,9	2,6	2,8	2,9	2,9	3,1
Придаточные корни, d > 0,5 мм	шт	-	-	-	-	0,7	3,1	5,6	5,9	5,9
... их диаметр	мм	-	-	-	-	0,3-0,5	0,7-1,0	0,7-1,3	0,7-1,5	0,7-1,5
<u>Масса сухая, всего:</u>	мг	16,0	73,3	225,7	336,7	360,6	606,0	515,5	622,9	618,3
- корневой системы	мг	2,7	15,0	42,5	71,7	118,7	182,3	218,8	270,0	302,2
- надземной части	мг	13,3	58,3	183,2	265,0	241,9	423,7	296,7	353,9	316,1
Доля корневой системы	%	16,9	20,5	18,8	21,3	32,9	30,1	42,4	43,3	48,9

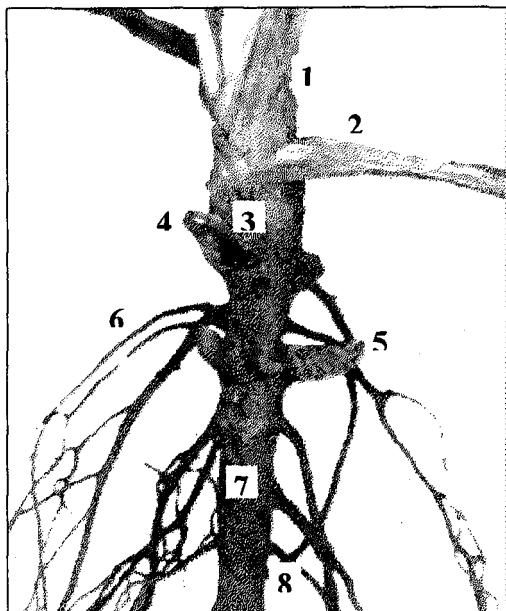
Каждая последующая почка увеличивается в размерах после старения очередного листа, визуально наблюдаемое количество их примерно соответствует количеству отмерших листьев за вегетацию.

Размеры гипокотилия в конце июля составляют: по длине около 2 см, диаметру 2 мм; поверхность его голая. Длина главного корня около 7 см, диаметр его в базальной части 1,9 мм. В длину он почти не растет, но на нем интенсивно формируется активная всасывающая поверхность, состоящая из мельчайших корневых волосков на боковых корнях 2-го и 3-го порядка диаметром в 0,03-0,05 мм. Сухая масса побега в возрасте 35 дней составляет 58,3 мг, на 69-й день 265,0 мг. Масса корневой системы через 69 дней вегетации равна 71,7 мг. Доля корней от общей фитомассы растения в этой фазе ювенильного периода в целом меняется незначительно и колеблется в пределах 19-21 %.

Б. В фазе формирования стеблекорня рост вегетативных побегов прекращается, пластические продукты метаболизма, вырабатываемые фотосинтетическим аппаратом листьев, направляются на развитие подземных органов. В трехнедельный срок, с 69-го по 93-й день вегетации, массовая доля корневой системы возрастает с 21,3 до 32,9 %. Особенностью фазы является появление и быстрый рост придаточных корней из зоны гипокотилия (рис. 1). Они достигают длины 10-15 см (диаметра 0,5 мм), разветвляются на боковые корни 1-3 порядка. Их развитие идет опережающими темпами по сравнению с первичной корневой системой главного корня.

Гипокотиль утолщается, на нем начинают расти придаточные почки, возникшие из внутренних тканей, и он переходит в новое качественное состояние. Образуется функционально новый подземный орган – стеблекорень. Глубина залегания почек находится на расстоянии 0,5-1,0 см от зоны сближенных междоузлий розеточного побега. В дальнейшем они дают начало плагиотропным побегам и служат для вегетативного

размножения. Для условий культуры гипогеогенные почки у рапонтикума до настоящего времени исследователями не описывались, хотя и показано, что заложение придаточных почек в органогенезе у многих видов растений опережает пазушные, а длинный световой день стимулирует их возникновение (Маркаров и Маслова, 1998). У растений природных ценопопуляций



развитие их в ортотропный побег сильно заторможено и может измеряться десятками лет (Сахарова, 1980; Постников, 1995).

Таким образом, в ювенильном возрасте формируется укороченная розетка надземного побега и закладывается вторичная корневая система смешанного типа, состоящая из придаточных корней стеблекорня и ответвлений главного корня.

Рис. 1. Формирование стеблекорня, масштаб – 350 % (1 - вегетативный побег; 2 – черешок розеточного листа; 3 - зона сближенных междоузлий; 4 - пазушная почка; 5 - придаточная почка; 6 - придаточный корень; 7 - главный корень; 8 - боковые ответвления главного корня).

Критическим периодом в жизнедеятельности особей являются первые два месяца (с момента прорастания семян до формирования придаточных корней). Первичная корневая система в это время слаборазвита и образована боковыми ответвлениями главного корня диаметром 0,03-0,05 мм, расположенных в поверхностном слое почвы. Возможна массовая гибель молодых растений из-за неоптимального водно-воздушного режима микросреды обитания: как вследствие переувлажнения, так и пересыхания почвы. В наших исследованиях численность особей за 58 дней вегетации сократилась в 3,3 раза. Только после появления придаточных корней подземная сфера интенсивно развивается, растение становится устойчивым к засухе, создаются благоприятные условия для интенсивного роста пазушных почек.

Имматурные растения. В конце августа (через 93 дня вегетации) прекращается прирост побега в длину, отмирает апикальная часть главного корня. Массовая доля корневой системы в составе фитомассы возрастает с 19 до 43 %. Одновременно следует активный рост пазушных почек: если в ювенильном состоянии величина их находилась в пределах 0,3-1,0 мм по длине и диаметру, то в начале имматурного возраста они достигают длины 3-5 мм, затем 10-14 мм (рис. 2). При увеличении числа пазушных почек за месяц в 1,4 раза общая их величина, рассчитанная в кубических миллиметрах, возрастает в 4,2 раза, а в следующие 11 дней еще в 2,3 раза.

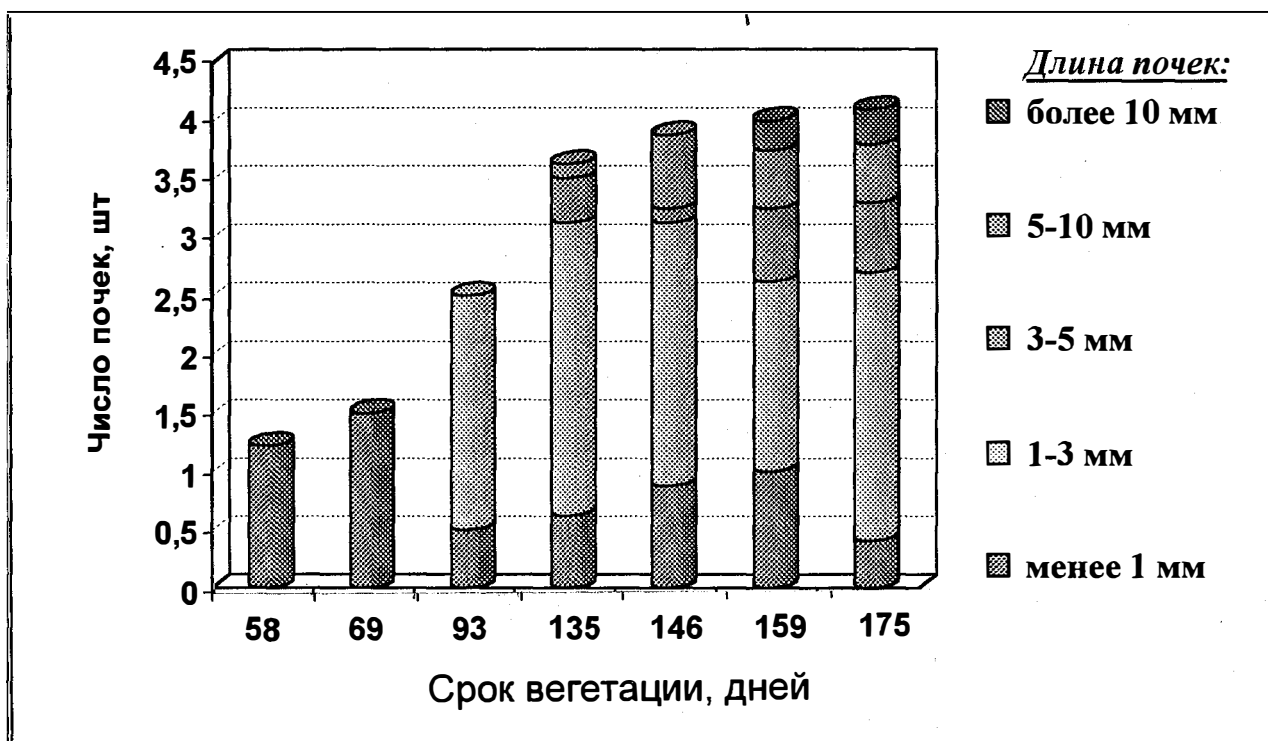


Рис. 2. Формирование почек возобновления на особи *Rh. carthamoides* в 1-й год жизни

Развития пазушных почек в боковые побеги на 1 году жизни не происходит из-за короткого вегетационного периода (см. приложение 1, рис. 3-5). Лишь у единичных особей 1-2 почки успевают пройти цикл развития и перейти в самостоятельные побеги обогащения, участвуя в формировании незначительной доли фитомассы.

С наступлением постоянных заморозков в октябре новые листья в розеточном побеге более не появляются, а существующие молодые и взрослые продолжают функционировать до устойчивых отрицательных температур и установления постоянного снежного покрова, выдерживая заморозки в $-5...-7$ °С. К 20 октября за 159 дней вегетации на укороченном розеточном побеге появилось 9,6 листьев, из которых 4,2 находятся в отмершем состоянии, не теряя связи с материнским растением. Форма листовой пластинки, ее опушенность не меняется в листовом ряду, но усложняется строение, проявляющееся в виде полурассеченности основания листовой пластинки (см. приложение 1, рис. 6). Число таких особей в начале имматурного периода около 10-12 %, а в конце вегетации 25 %, при этом на особи не более одного-двух полурассеченных листьев. Количество элементов листовой пластинки возрастает с 2-3 до 4-7. Глубина рассеченности составляет 0,5-1,7 см от края листовой пластинки, не доходя до средней жилки на 0,5 см.

Рассеченность листовой пластинки как обязательный и отличительный элемент имматурного возрастного состояния от ювенильного (Анищенко, 1977; Селиванова, 1979; Постников, 1995) не всегда присутствует. На рис. 4, приложения 1 представлены особи с 11 и 14 цельными листьями, состоящая каждая из двух побегов. В агропопуляции встречаются особи с нерассеченными листьями и на 2-7 год произрастания, при этом число таких растений с каждым годом становится все меньше и с 8-го года они перестают встречаться. Факт присутствия цельных листьев в возрасте 2-12 лет отмечен и для растений природных ценопопуляций (Положий и Некратова, 1986). Листья розеточного побега не рассечены у взрослых растений рапонтикума пленчатого – *Rh. scariosum* (Чекалинская и др., 1984), цельнолистного – *Rh. integrifolium* (Растительные ресурсы, 1993), серпуховидного – *Rh. serratuloides* (Флора Сибири, 1997).

Стеблекорень к концу 1-го года жизни утолщается в диаметре до

7-8 мм и начинает разрастаться центробежно за счет роста пазушных почек (см. приложение 1, рис.5). Главный корень развит слабо, диаметр его в базальной части 3,1 мм. Придаточные корни многочисленны, разветвлены до V порядка; в т.ч. I порядка на особи 5,9 шт, они диаметром 0,7-1,5 мм, очень жестки; у боковых корней IV-V порядка диаметр составляет сотые доли миллиметра, в сухом состоянии они весьма хрупки и легко обламываются. Доля корневой системы (302,2 мг) возрастает до 48,9 % от всей фитомассы растения.

Осенью в составе корневой системы обнаруживается новый тип корней – контрактильные (втягивающие) корни, диаметром 0,5-0,7 мм, темно-коричневого цвета, с морщинистой поверхностью. Они формируются в верхней части стеблекорня, распространены радиально в самом верхнем почвенном горизонте, не разветвлены до второй половины своей длины, не имеют жесткости, и служат для втягивания зимующей части побега в почву.

К зиме почки возобновления вместе с зоной сближенных междоузлий погружаются в почву на 1,0-1,5 см. Диаметр наиболее развитых почек составляет 2,5-3,0 мм, длина 9-14 мм. Терминальная почка зимует, прикрытая отмершими розеточными листьями. Размеры ее 4-5 мм по диаметру и 20-37 мм по длине. Почки защищены 4-5 кроющими чешуями, под которыми присутствуют 6-7 смолистых зачаточных листьев на зачаточном побеге, густо облепленных кроющими войлочными волосками.

II год жизни. Весной, после схода снежного покрова, зимующая терминальная почка побега трогается в рост, переходит в открытую почку и формирует новую, вторичную розетку листьев. Вслед за ней, примерно через 7-10 дней, начинается разворачивание наиболее зрелых пазушных почек, которые образуют побеги второго порядка (см. приложение 1, рис. 7). Процесс развития боковых побегов полностью

повторяет развитие материнского побега, а из пазух отмирающих листьев также начинают расти почки следующего, третьего порядка. Все пазушные почки прошлогодней закладки (4,1 шт/особь) на втором году постепенно достигают стадии зрелости и переходят в вегетативные побеги. Почки, заложившиеся в пазухах первых листьев розеточного побега, находятся на более продвинутых этапах органогенеза и опережают в своем развитии последующие, так как степень их разнокачественности определяется месторасположением на осевом побеге: чем выше по ярусу они расположены, тем развитие происходит быстрее (Мишуров, 1993).

Таким образом, в имматурном возрасте наблюдается ветвление зародышевого побега на боковые побеги, развитие которых идет одновременно с осевым, но со сдвигом календарного времени разворачивания из почки после достижения зрелости. Количество побегов за два года жизнедеятельности растений в имматурном возрасте увеличивается по нарастающей: 1,0 – в конце 1-го года вегетации; 1,3 – в мае; 2,0 – в начале июля; 2,8 – в конце августа; 4,2 – в конце 2-го года вегетации (табл. 2).

Таблица 2

Развитие особей *Rh. carthamoides* в агроценозе на 2-й год жизни

Показатели	Ед. изм-я	Срок вегетации, дней				
		4	26	68	117	189
Возрастное состояние		<i>im</i> (имматурное)				
Побеги, всего	шт	1,2	1,3	2,0	2,8	4,2
... высота	см	9,5	20,8	64,0	48,2	3,0
... диаметр	мм	5,5	5,6	6,2	6,3	10,8
Листья, всего	шт	6,1	8,0	12,3	17,2	17,4
... отмершие	шт	1,1	2,7	3,8	6,0	17,4
Почки, всего	шт	5,0	5,9	9,0	10,0	12,0
... придаточные	шт	0,8	1,8	...	...	2,4
Масса сухая	г	0,55	0,9	8,5	6,8	8,0
... надземная	г	0,14	0,5	6,2	5,0	3,3
... подземная	г	0,41	0,4	2,3	1,8	4,7
Доля корневой системы	%	74,5	40,9	26,9	26,3	58,8
Диаметр корневища	мм	9x5	10x6	14x9	18x11	28x19

Розеточные листья в своем развитии проходят внутрипочечную и внепочечную стадию. Во внутрипочечной стадии листовая зачаток увеличивается за счет деления клеток и постепенно приобретает форму, характерную для взрослого побега (см. приложение 1, рис. 8). Во внепочечной стадии каждый лист вегетативного побега в своем развитии проходит пять фаз: а) выдвижение из почки за счет интеркалярного роста черешков с белесо-опушенной, свернутой в трубочку листовой пластинкой; б) разворачивание листовой пластинки, приобретение светло-зеленой окраски, интенсивный рост; в) достижение зрелости с прекращением роста и приобретением темно-зеленой окраски; г) старение листовой пластинки с приобретением желто-зеленого оттенка, засыхание верхушечной части; д) побурение и отмирание листа с засыханием, скручиванием листовой пластинки к средней жилке и основанию черешков.

Листовая пластинка первых листьев остается недоразвитой: длина 1,0-1,5 см, ширина на уровне диаметра черешка – 0,5-0,7 см. У последующих листьев она разрастается за счет краевого роста, но наследственно обусловленная неравномерность роста приводит к образованию пластинок с неровным краем и расчлененностью на доли (см. приложение 1, рис. 9).

В начале июля (через 68 дней вегетации) высота вегетативного побега достигает 64 см; на нем 7-11 розеточных листьев. Листовая пластинка взрослых листьев шириной 11-15 см, рассечена в основании на 0-5 долей, верхушечная часть цельная, черешок занимает до половины общей длины. До этого срока каждый появляющийся лист был крупнее предыдущего, но последующие, достигающие зрелости, к окончанию вегетационного периода постепенно уменьшаются в размерах (48,2 см на 23 августа; 29,4 см на 27 сентября и т.д.). Одновременно все большее число листьев на особях проявляют характерные для дан-

ного вида расчленение на доли (7-13) и перисторассеченность.

Длительность жизни первых листьев на розеточных побегах кратковременна. Исполнив свою фотосинтезирующую роль, они быстро стареют и отмирают. На 26-й день вегетации третья часть их от общего числа находится в отмершем состоянии, оставаясь включенной в состав фитомассы в виде ветоши. С начала сентября отрастание новых листьев и их рост замедляется, а после прихода постоянных заморозков надземные побеги отмирают и все растительные остатки переходят в опад. Разновременное формирование листовых зачатков от разных побегов во взрослые органы приводит к накоплению в надземной фитомассе фракций молодых, взрослых, старых и отмерших листьев, соотношение между которыми меняется с весны до осени.

Максимум накопления надземной биомассы приходится на начало июля, совпадая во времени с достижением наибольшей высоты розеточных побегов. Накопление продукции подземных органов сдвинуто относительно надземной – оно возрастает после отмирания последней; наибольшая величина приходится на сроки завершения вегетации. К концу вегетации масса корневой системы увеличивается против летнего уровня в два раза (относительно первого года в 15,7 раза) и составляет 4,7 г/особь.

За время второй вегетации на месте бывшего стеблекорня образуется корневище. При этом базальная часть боковых побегов, которая осенью прошлого года в состоянии пазушных почек была втянута в почву, на втором году жизни после сформирования из них розеточных побегов удлиняется до 0,5-1,0 см, одревесневает; по его периметру формируются придаточные корни (см. приложение 1, рис. 10). Поперечное сечение корневища составляет к концу сезона вегетации 2,8 x 1,9 см. Придаточные скелетные корни, возникшие на нем еще в первый год жизни в состоянии стеблекорня, утолщаются в диаметре

до 1,2-2,0 (2,5) мм.

Общее число почек на особи к концу второго вегетационного периода возрастает до 9-12 (в сравнении 4,1 – что было в конце первого года жизни) При этом относительная доля придаточных почек на стеблекорне не меняется и составляет пятую часть от всех почек. Перед уходом в зиму наиболее развитые терминальные почки побега у 17 % особей достигают 12-15 мм в диаметре и 3,0-3,5 см по длине. Это уже не вегетативные, а флоральные почки, которые в будущем году должны развиться в генеративные побеги. Вместо листовых зачатков в них обнаруживаются зачатки верхушечных частей цветка. По внешнему виду они отличаются от менее развитых вегетативных выпукло-конусообразных почек сплюснуто-бочонкообразной формой и широким, утолщенным апексом. Кроме того, обнаружилось, что верхушечные почки на розеточных побегах у 40 % особей завершили частный онтогенез и находятся в отмершем состоянии, т.е. они являются дициклическими.

Наличие комплекса новокачественных изменений свидетельствует о переходе растений в следующее возрастное состояние – виргинильное.

III год жизни. Взрослые вегетативные растения (см. приложение 1, рис. 11). В облике растений преобладают черты взрослости: перисторассеченность листьев, наличие системы побегов и почек возобновления, сформированность корневища, закладываются генеративные органы, начинается процесс обновления побеговой системы.

Побеговая система. На фоне большого жизненного цикла особи идет индивидуальное развитие побегов разных поколений в малом цикле, находящихся на разных ступенях возрастного состояния. Вегетативная сфера образована системой розеточных побегов трех порядков. В среднем на растениях 5,1 вегетативных побега, из которых 0,4 первого зародышевого; 2,7 второго и 2,0 третьего порядка ветвления. Побегов

обогащения нет. В зоне сближенных междоузлий каждого розеточного побега насчитывается 2-5 пазушных, а в зоне корневища 0-4 придаточных почек возобновления.

Побеги первого зародышевого порядка (у 43 % особей) третий раз формируют вегетативную розетку. Цикл моноподиального нарастания осей I порядка может повторяться и на 4-5 сезон вегетации, пока побеги не пройдут полный цикл развития и не достигнут генеративного состояния, т.е. они являются полициклическими. Растения природных ценозов пребывают в виргинильном возрасте 3-4 вегетационных сезона (Сосков, 1959; Положий и Некратова, 1986). В базипетальной части полициклических побегов ежегодно откладываются годовые приросты. Характер разворачивания зачаточных листьев, а также последующий рост, старение и отмирание соответствуют ранее описанным процессам за 1-2 годы жизни (см. приложение 1, рис. 12).

У 17 % особей сформированы зачаточные соцветия (см. приложение 1, рис. 13), однако дальнейшее развитие их в побег сильно подавлено. Основная часть генеративных побегов отмирает в начале отращивания, достигнув длины 3,5-6,0 см, некоторые проходят фазу бутонизации и зацветают, но семян не завязывают. Средняя относительная высота генеративных побегов в фазе цветения составляет 72-75 % от высоты вегетативных побегов, равной 58,3 см.

Лишь незначительное число особей (менее 0,1 % от общего числа) способно продуцировать семена пониженного качества. Соцветия у таких растений небольших размеров (3,5-4,0 см), масса равна 2,6 г. Количество завязавшихся семян в них составляет 65,0 шт, что в 4 раза меньше показателей репродукции во взрослом генеративном состоянии, а масса 1000 шт равна 10,1 г. В целом урожайность с 1 га составила 0,17 кг. Такой низкий показатель репродукции не может обеспечить даже простого воспроизводства особей в ценозе – отношение всего количест-

ва семян к числу особей на участке произрастания равно 0,4.

Все побеги после формирования удлинённых генеративных побегов, независимо от степени развитости и прохождения фазы плодоношения, полностью отмирают. На месте бывшего побега остается его подземная часть в виде ветви корневища, возникшая как зона ее вторичной деятельности, а при ней боковые побеги и почки возобновления, заложившиеся в предыдущие годы. Один из наиболее развитых побегов (а при их отсутствии почка возобновления) продолжает дальнейшее нарастание ветви корневища, становясь побегом замещения и формирует составную ось – происходит симподиальное перевершинивание моноподиально нараставшей оси. Перевершиниванию побега не обязательно предшествует образование репродуктивных органов, а тем более цветение, как показано в предыдущих исследованиях (Анищенко, 1977). Репродуктивная фаза в цикле развития побега довольно часто (до 30 % случаев) может быть пропущена. У половины особей нами отмечено отмирание боковых вегетативных побегов, сочетающееся с отмиранием генеративных (см. приложение 1, рис. 14).

Подземная часть. Доля корневой системы в общей биомассе растения к середине периода вегетации достигает 40 %. В ювенильном возрасте она была на уровне 18-22 %, имматурном 27-30 %. На супесчаных почвах растения имеют горизонтальную форму корневища, характерную для вида в природных ценозах (Флора Сибири, 1997). Корневище разрастается в горизонтальной плоскости до размеров 4,5 x 2,9 см. Длина главного корня при произрастании в более увлажненных почвенных условиях равна 12-14 см, а в засушливых 7-8 см. Тем самым на супесчаных почвах этот показатель в 5-10 раз ниже, чем при интродукции на других типах почв (Анищенко, 1977; Головкин и др., 1996; Кшникаткина, 1998).

Придаточные корни, возникшие еще в ювенильном возрасте,

утолщаются до 1,2-2,0 (максимум 3,0) мм. Количество более мелких (0,3-1,0 мм в диаметре) насчитывается от многих десятков до сотни штук. Рано весной, сразу же после схода снежного покрова, а также поздней осенью в поверхностном слое почвы вокруг растения обнаруживаются эфемерные нитевидные корни желтоватой окраски, исходящие из зоны корневища. Они достигают длины 15-20 см, разветвлены на 2-4 порядка, имеют диаметр 0,005-0,01 мм. Возникновение их приурочено к периоду перенасыщения почвы влагой.

В зоне корневища залегают 1,8 (0-4) придаточных почек и 1,2 подземных побега. Почки залегают по всей длине корневища, но наиболее развитые располагаются в зоне старых годовичных приростов, ближе к главному корню и медленно растут в длину, образуя подземный побег. Форма побегов удлинено-шилообразная, диаметр 2,5-3,0 мм, поверхность темно-коричнево-бурого цвета, консистенция плотная и упругая, но не одревесневшая, по периметру сплошь (черепитчато) покрыта мелкими чешуевидными сидячими листочками около 2 мм. Направление роста близко к перпендикулярному или под углом к тропической оси растения. Встречаются подземные побеги, меняющие направление роста: первоначально они растут вглубь почвы, затем дугообразно вверх, обходя препятствие из плотно переплетенной верх лежащей корневой системы. После выхода побега на поверхность земли формируется надземный ассимилирующий вегетативный побег, а подземная базальная часть становится ветвью корневища. Развитие подземных плагиотропных побегов сильно заторможено по сравнению с надземными ортотропными и продолжается много (4-7) сезонов, представляя собой запасной вариант возобновления растения в случае утраты надземной части. На глубине 3,0-3,5 см встречаются отдельные отмершие подземные побеги.

Таблица 3

Морфометрические показатели возрастных состояний *Rh. carthamoides*

Показатели	Ед. изм-я	Годы произрастания									
		II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
<i>Возрастное состояние*</i>		<i>im</i>	<i>v</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>		<i>g2</i>		<i>g3</i>		
<u>1. Надземная часть:</u>											
Масса сухая	г	6,2	-	16,4	56,8	210,7	354,0	351,7	282,3	208,7	179,9
Розетка: диаметр	см	37,1	-	40,2	54,7	81,4	90,8	112,0	103,9	98,5	...
... количество листьев	шт	12,3	17,4	23,7	57,9	198,6	329,0	241,8	207,2	174,9	...
Побеги, всего	шт	2,8	4,2	5,7	17,2	35,4	60,4	60,8	52,0	52,1	41,6
в т.ч. вегетативные	шт	2,8	3,8	5,1	16,0	31,1	50,6	54,6	47,6	44,6	38,7
генеративные	шт	-	0,4	0,6	1,2	4,2	9,8	5,2	4,4	7,5	2,9
Почки возобновления	шт	9,0	12,0	9,8	22,0	46,2	80,5	104,7	117,3	123,5	108,5
в т.ч. гипогеегенные	шт	1,8	2,4	1,8	7,2	...	...	...	...	42,0	31,0
Побеги отмершие	шт	-	0,4	1,2	1,0	3,7	71,0	...	...	99,5	94,5
Вегетативный побег: высота	см	64,0	-	58,3	75,0	89,8	98,7	119,1	116,0	100,5	91,0
... диаметр базальной части	мм	6,2	10,8	10,4	8,7	10,0	12,0	...	...	10,0	...
Листовая пластинка: ширина	см	11-15	8-14	12-17	15-20	20-25	26-32	28-38	26-33	25-31	23-26
... рассеченность на доли	шт	0-12	7-13	12-18	15-22	...	17-23	...	...	17-27	15-19
<u>2. Корневая система:</u>											
Масса сухая	г	2,3	4,7	11,9	38,2	141,3	270,6	351,1	354,4	329,4	303,7
Диаметр корневища	см	1,1	2,3	3,2	7,4	12,5	18,2	23,0	25,1	26,2	32,7
Гл. корень: диаметр базальной части	мм	3,5	5,4	6,5	7,8	11,0	13,0	17,8	21,7	23,5	25,5
... длина	см	7,8	8,0	14,3	13,3	12,8	11,8	11,3	11,1	11,0	11,0
Количество партикул	шт	-	-	-	-	0	...	0	...	0-3	0-5
Дупла в корневище: диаметр	мм	-	-	-	-	4 - 6	...	5 - 9	...	7-15	9-18
... длина	см	-	-	-	-	2 - 3	...	3 - 8	...	4-11	5-13

*Возрастные состояния: *im*- имматурное; *v*- виргинильное; *g1*, *g2*, *g3* – молодое, взрослое и старое генеративное

3.3. ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД

Самый продолжительный период в жизнедеятельности растений. В природных условиях продолжительность пребывания в нем составляет 25-40 лет (Положий и Некратова, 1986). В субальпийских лугах встречаются растения, имеющие корневища с хорошо зарубцевавшимися дуплами, отмирание частей корневища происходит редко (Сосков, 1963), а плодоношение нерегулярное и незначительное (Постников, 1995). В интродукционных опытах напротив, репродукция достигает значительных величин, особи находятся в этом периоде в течение 2-3 лет, подвержены явлению партикуляции стеблекорня (Флоря, 1990; Головкин и др., 1996), после чего переходят в сенильный возраст.

По обилию цветущих растений, по мощности развития побегов, качеству сформированных семян, соотношению живых и отмерших органов в агропопуляции выделяются: молодой (IV-V годы жизни), зрелый (VI-VIII годы) и старый (IX-X годы) генеративный возраст.

IV-V годы жизни. Молодые генеративные растения (см. приложение 1, рис. 15). Надземная часть представлена сложной системой побегов. По способу нарастания побега одновременно присутствуют моноподии (годовой прирост обеспечивает верхушечная меристема) и симподии (составная ось после перевершинивания); по функциональной роли – вегетативные розеточные и генеративные удлиненные побеги.

Вегетативная сфера: По численному и весовому соотношению в ней преобладают моноподиально нарастающие полициклические побеги, разветвленные на 2-3 порядка (см. приложение 1, рис. 16). Максимальная емкость их составляет 20-25 листьев по сравнению с 9-12 у дициклических. Число побегов на 4-й год в сравнении с 3-м годом утраивается, а высота увеличивается на 25-30 %, что приводит к возрастанию величины надземной биомассы в 3,5 раза (табл. 3). Всего на особях 17,2

побега, из которых 16,0 вегетативных высотой 75,0 см. Розеточные листья (57,9 шт) рассечены на 15-22 доли, ширина листовой пластинки составляет 15-20 см. На вегетативные побеги приходится и наибольшая доля в надземной фитомассе – 90,7 %.

В зоне сближенных междоузлий вегетативных побегов постоянно закладываются пазушные почки, из которых в последующий год развиваются побеги младшего порядка. В результате число почек и побегов на особи ежегодно удваивается. На пятом году жизни вегетативная сфера (198,6 розеточных листа; 180,0 г фитомассы) включает 31,1 укороченных розеточных и 4,2 генеративных побега, исходящих из радиальной зоны корневища диаметром в 12,5 см. Они образуют куст габитусом 81,4 см в поперечнике. Высота побегов составляет: 89,8 см у вегетативных и 114,0 см у генеративных.

Генеративная сфера. Через 5-7 дней после начала весеннего отрастания (25-30 апреля) почти у всех особей начинается видимый рост генеративных побегов из укрупненной флоральной почки, дифференцированной еще с осени прошлого года на составные элементы. В ней заложен ряд вегетативных листовых метамеров на зачаточном стебле, в верхней части которого находится зачаточное соцветие (см. приложение 1, рис. 17). Аналогично разворачиванию вегетативного побега, вначале расходятся и опадают кроющие почечные чешуи темно-бурого цвета (на рисунке их 6 шт), затем отходят в сторону видоизмененные листья с редуцированной листовой пластинкой светло-желто-зеленой окраски (10 шт), густо покрытые к верхушке беловойлочными волосками.

Генеративный побег нарастает за счет вставочного роста междоузлий стебля, на котором расположены по спиральному кругу 28-55 стеблевых листьев различной сложности строения. В базальной части миниатюрного побега длиной в 3,5-4,0 см расположены листья

низовой формации (10 шт). Листовые пластинки их рассечены почти до основания центральной жилки на 14-20 долей, окраска светло-зеленая, опушенность охватывает 70-80 % поверхности, длина черешков плавно убывает к верхушке стебля от половины общей длины до одной шестой части.

Последующие листья срединной формации (15 шт) сидячие, по размерам они наполовину мельче предыдущих 10 листьев, желто-зеленой окраски, листовые пластинки к основанию сужаются вдвое и непосредственно переходят в стебель, опушение охватывает 100 % поверхности, рассеченность уменьшается. Далее идут листья верховой формации (30 шт), светло-зеленой окраски, полностью опушенные, рассеченность которых сходит на нет; последние из них редуцированные в виде светло-желтых пленчатых чешуй, переходят в область соцветия в виде черепитчато-сложенных кругов, т.е. являются прицветными листьями. Сердцевина стебля полая, диаметр плавно уменьшается с 14-16 мм до 5 мм к верхушке. Соцветие диаметром около 1 см.

Развитие побегов до фазы цветения занимает 52-60 дней и приходится на двадцатые числа июня. Со времени зацветания практически прекращается их рост. Стебель к этому времени претерпевает вторичное утолщение стенок, приобретает многогранно-бороздчатое строение поверхности и покрывается лубяными волокнами, оставаясь при этом зеленым. Вдоль оси соцветия происходит закручивание стебля на 1,0-1,5 оборота и сильное (на порядок) ослабление роста побеговых листьев снизу в акропетальном направлении. Во второй половине вегетации (с июля), все генеративные побеги полностью прекращают рост. Появление новых побегов, их рост и развитие с цветением в июле-сентябре не наблюдается.

Стеблевые листья низовой формации черешковые, длиной до 24 см (в т.ч. черешок 3-6 см), глубина рассеченности листовой пластин-

ки варьирует, не доходя до центральной жилки от 3-5 мм до половины с одного или с обоих боков. Срединная формация начинается с высоты 25-30 см. Листья сидячие, длиной 12-15 см, рассечены с основания листовой пластинки не более чем на треть длины. Листья верховой формации нерассеченные, сидячие, длиной 2,5-3,0 см. Края листовых пластинок редко-зубчатые, переходящие в городчатость. До начала цветения междоузлия в базальной части стебля остаются укороченными, из-за чего побег является полурозеточным. В фазе цветения они вытягиваются и на побеге присутствуют только стеблевые листья.

В генеративном периоде встречаются очень редко особи, у которых генеративный побег на высоте 80-100 см разветвляется на 2-3 части; на концах каждой формируются, цветут и плодоносят соцветия несколько уменьшенных размеров. Постников Б.А (1995) также приводит два аналогичных случая за свою 30-летнюю научную деятельность по изучению рассматриваемого вида в природных ценопопуляциях.

Кроме того, наблюдаются случаи удлинения нижних междоузлий вегетативного побега, с образованием розетки на высоте 50-70 см. Соцветие в последних случаях отсутствует и нет признаков ее закладки. Данный факт никем из исследователей биологии рапонтикума сафлоровидного не описан. При этом известно, что стеблевание розеточных побегов наблюдается у других видов растений и не обязательно сопровождается заложением и развитием цветков, так как эти два процесса контролируются двумя разными генами (Bernier, 1993). Частота встречаемости таких мутантных особей в агропопуляции составляет примерно 1:20000.

На 4-й год жизни 80 % растений имеют генеративные побеги, как правило, по одному на особь. Однако не все они способны пройти полный цикл развития. Лишь каждый седьмой генеративный побег достигает фазы плодоношения (рис. 3.). У остальных, тронувшихся в рост,

ингибируется рост междоузлий, которое может происходить на самых разных этапах развития побега, начиная с момента весеннего отрастания и кончая фазой бутонизации-цветения.

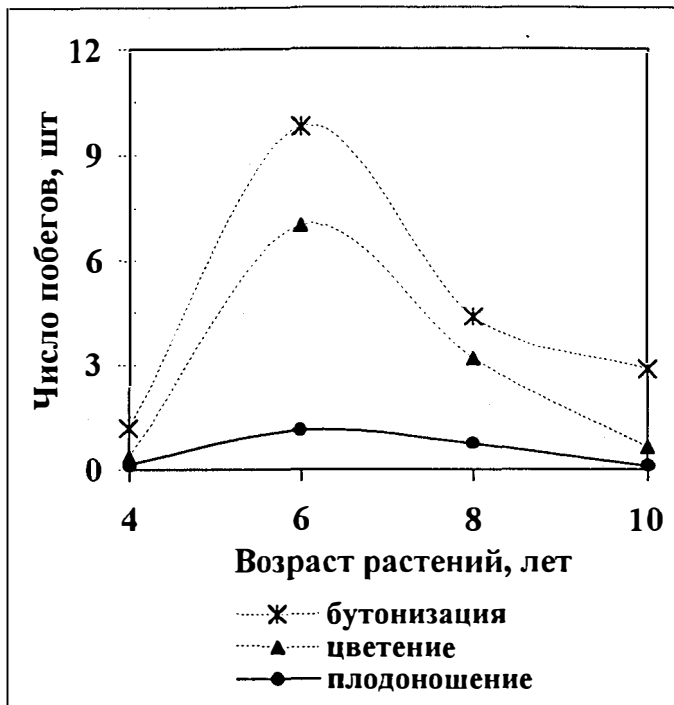


Рис. 3. Ингибирование развития генеративных побегов *Rh. carthamoides* в онтогенезе

Соцветие при этом остается недоразвитым (диаметр 1,5-2,0 см), буреет и засыхает (см. приложение 1, рис.18). Нормально развитое соцветие имеет диаметр 4,5-5,5 см, толщину 2,8-3,5 см. Минимальная репродукция наблюдается у побегов с соцветиями 3,5-4,0 см в диаметре и 2,5-3,0 см по толщине.

Плоды завязываются в срединной и краевой части соцветия, но созревают главным образом только в периферийной. В зависимости от степени его развитости находятся количественные и качественные показатели плодоношения, рассмотренные в гл. 3.1. В итоге выход семян на начало рассматриваемого возрастного состояния не превышает 1,5-1,9 г с одного соцветия, что в 2-3 раза ниже показателей в зрелом генеративном возрасте. Масса 1000 штук семян 12,3 г, выполненность 93,9 %. Урожайность семян с 1 га равна 8,0 кг, что достаточно для воспроизводства численности особей в популяции с коэффициентом 22,2 (табл. 4).

На 5-й год жизни в пять раз возрастает число побегов, достигших фазы плодоношения, в среднем на одну особь их приходится 0,84. Выход семян увеличивается до 30,3 кг/га.

Параметры семенной репродукции *Rh. carthamoides* в агропопуляции

Показатели	Ед. изм-я	Годы произрастания							
		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Возрастное состояние</i>		<i>v</i>	<i>g₁</i>		<i>g₂</i>			<i>g₃</i>	
Побеги, всего	шт	5,7	17,2	35,4	60,4	60,8	52,0	52,1	41,6
в т.ч. вегетативные	шт	5,1	16,0	31,1	50,6	54,6	47,6	44,6	38,7
генеративные	шт	0,6	1,2	4,2	9,8	5,2	4,4	7,5	2,9
... достигшие фазы плодоношения	шт	0,01	0,15	0,84	1,13	0,81	0,74	0,49	0,09
Побеги отмершие	шт	1,2	3,7	...	71,0	...	...	99,5	94,5
Генеративный побег: высота	см	3-42	90,3	114,0	127,4	143,1	142,8	132,1	120,7
... диаметр базальной части	мм	12,0	14,0	15,3	18,0	...	...	12,5	...
Соцветие: диаметр	см	3,5-4,0	4,5-5,5	4,0-5,5	6,0-7,0	6,0-7,0	5,5-6,5	5,5-6,5	5,2-5,8
... толщина	см	2,5-3,0	2,8-3,5	3,0-3,5	3,5-4,0	3,5-4,0	3,0-3,5	3,0-3,5	3,0-3,5
<u>Репродукция:</u>									
Соцветие: масса общая	г	2,6	4,3	3,7	6,7	7,1	5,8	5,1	5,9
... масса семян	г	0,9	1,9	1,5	4,0	4,0	2,8	2,2	2,6
... выход семян	%	34,6	44,2	41,2	59,7	56,3	48,3	43,1	43,2
Количество семян в соцветии	шт	79,2	153,7	143,8	253,8	235,2	221,1	214,1	189,8
... в т.ч. полноценных	шт	65,0	144,3	112,0	239,1	229,6	199,2	155,5	171,7
Качество семян: масса 1000 тук	г	10,1	12,3	10,5	15,8	16,9	12,8	10,4	13,7
... выполненность	%	82,0	93,9	77,9	94,2	97,6	90,1	72,5	90,5
<u>Параметры агропопуляции:</u>									
Плотность: особей	шт/га	27540	27 540	23 950	23 950	24 125	24 125	23 892	25200
Соцветия плодоносящие	шт/га	186	4 233	20 188	27 079	19 480	17 918	11 679	2375
Урожайность	кг/га	0,17	8,00	30,3	108,3	77,9	50,2	25,7	5,5
Репродуктивное усилие:									
... генеративной сферы в целом	%	6,7	9,3	14,6	23,5	18,3	20,4	26,8	13,3
... на продуцирование семян	%	0,37	0,51	0,60	1,28	0,92	0,74	0,52	0,12
Коэффициент размножения		0,4	22,2	94,4	270,3	185,4	147,9	76,0	16,2

Подземная сфера. Сильноразвитая вегетативная сфера обуславливает высокие темпы годичного прироста ветвей корневища, достигающих 2,5 см против 0,6 см у виргинильных растений. Перемещаясь центробежно в пространстве от первоначального центра возникновения, необособленные ветви корневища расселяются в новые области обитания. Масса корневой системы за два вегетационных сезона возрастает в 12 раз (с 11,9 г до 141,3 г).

Основная масса корней располагается в пахотном слое почвы 0-22 см и составлена мелкими корнями диаметром менее 0,1 мм. Подавляющая часть скелетных корней образована одревеснелыми придаточными корнями старших порядков, расположенных в радиусе 14-18 см вокруг растения. Придаточные корни в количестве 10-15 шт, появившиеся еще в первый год жизнедеятельности особей, сильнее развиты – диаметр их составляет 2,0-3,5 мм. Среди них 2-3 наиболее развитых достигают диаметра 5-8 мм. Базальная часть главного корня на 4-м году жизни диаметром 7,4 мм; на 5-м году 11,0 мм. Боковые разветвления главного корня намного менее развиты в сравнении с придаточными (максимальный диаметр 1,5-2,0 мм).

VI-VIII годы жизни. Зрелые генеративные растения. Продолжительность возрастного состояния три вегетационных сезона. Это период окончательного становления жизненной формы вида. Характеризуется наибольшей развитостью побеговой и корневой систем, уравниваемостью процессов новообразования и отмирания, максимальными показателями семенной продуктивности, наилучшими параметрами качества семян.

Надземная часть. Новое качественное состояние возраста проявляется в достижении относительного равновесия в развитии трех различных сфер, достигаемое разнесением во времени ритмов их развития. Опережающий рост вегетативных побегов происходит в начале

отрастания (в течение 36-38 дней), затем преимущество в развитии получают генеративные побеги (рис. 4). Прирост обеих типов побегов в высоту после 62-68 дней вегетации полностью прекращается. Такая корреляция сохраняется за все три последующих года при разнице в сроках отрастания на две недели – 17 апреля, 01 и 03 мая.

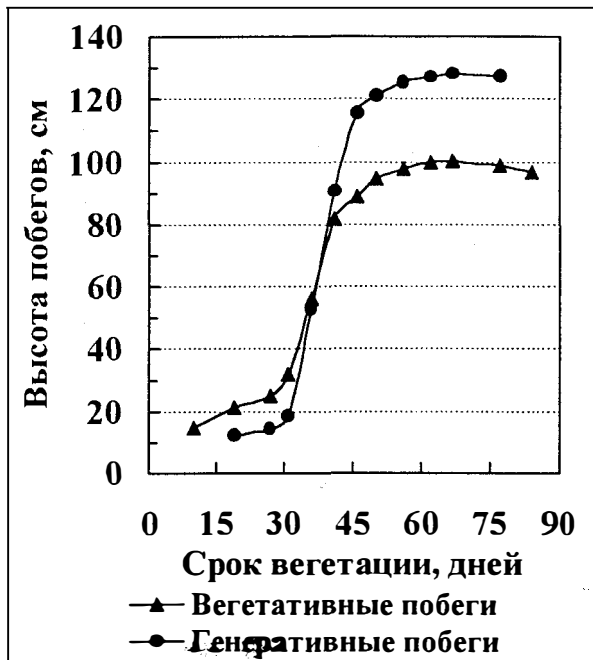


Рис. 4. Динамика роста побегов на 6-й год жизни растений

На 6-й год жизни из общего числа побегов около половины представлены полициклическими побегами, моноподиально нараставшими в течение трех-четырех лет. Соотношение числа вегетативных к генеративным по сравнению с началом генеративного возрастного периода (4-й год жизни) снижается с 14,3 до 6,2.

На 7-м году жизни побеги достигают наивысшей мощности (т.е. количественных показателей) развития в онтогенезе – 119,1 см средней высоты у вегетативных (при ширине листовой пластинки 28-38 см) и 143,1 см у генеративных побегов (см. приложение 1, рис. 20). Общее число розеточных листьев в системе побегов особи на 6-й год достигает 329,0 шт. На 7-й год число их снижается до 241,8 шт – причина вызвана завершением жизненного цикла у большинства полициклических побегов в предыдущий год. Снижение общего числа листьев компенсируется лучшим развитием присутствующих – сухая биомасса надземной части практически не меняется (351,7 г против 354,0 г на 6 год). Последний показатель превышает все известные до сих пор данные по биологической продуктивности вида при интродукции в 3-6 раз. Габит-

тус куста во время активной вегетации растений составляет 90,8-112,0 см в диаметре.

В данном возрастном состоянии хорошо прослеживается ингибирование развития генеративной сферы со стороны вегетативной (Bernier, 1993), которое проявляется в следующем:

1. Максимум генеративных побегов, тронувшихся в рост, отмечено в начале вегетации (9,8 шт). В фазе цветения насчитывается 7,0 шт, а полный цикл развития с плодоношением проходят только 1,13 (на 7 год 0,81; на 8 год 0,74) наиболее развитых побега (рис. 3). Все недоразвитые побеги отмирают на разных этапах своего развития.

2. Количество стеблевых листьев на генеративных побегах зависит от соотношения числа вегетативных побегов на особи с генеративными. Если оно близко к 3-4:1, то на побеге 77-81 лист; при соотношении 5-6:1 насчитывается 52-55 листьев, а при 8-10:1 насчитывается 35-37 лист. Закономерность здесь состоит в том, что ингибирование проявляется тем сильнее, чем меньше на особи генеративных побегов.

Наблюдается и обратная закономерность, когда после прекращения роста генеративных побегов (в фазе цветения) начинается усиленный рост вегетативных побегов из почек возобновления прошлых лет, и в целом их число увеличивается с 42,2 до 55,3 (табл. 5).

Развитое соцветие диаметром 6-7 см, массой 7,1 г, выход семян из него равен 4,0 г (3,1-4,6) или 56-59 % от воздушно-сухой массы; число полноценных семян в ней 239,1 шт (на 7-й год 229,6). Масса 1000 штук равна 14,5-17,0 г, выполненность 94,2-97,6 %. Урожайность семян составила: на 6-й год – 108,3 кг/га; на 7-й год – 77,9 кг/га. Коэффициент семенного размножения в этом возрасте наивысший в онтогенезе – соответственно 270,3 и 185,4 за 6-й и 7-й год.

В целом репродуктивный потенциал агропопуляции близок к потенциалу плотных естественных зарослей субальпийских лугов как по

срокам вступления в зрелый генеративный период (Положий и Некратова, 1986), так и по показателям плодоношения особей, урожайности в расчете на 1 гектар (Постников, 1995). Репродуктивное усилие, затраченное растениями для достижения наивысших популяционных показателей репродукции на 6-м году жизни, равно 23,5 % по генеративной сфере, в т.ч. 1,3 % по семенам.

Таблица 5

Динамика морфометрических показателей развития
в надземной сфере *Rh. carthamoides* на 6-й год жизни

Показатели	Единица измерения	Дата			
		18.5	13.6	3.7	13.10
Срок вегетации	дни	31	57	77	179
Побеги, всего	шт	60,4	52,0	57,0	55,3
в т.ч. вегетативные	шт	50,6	42,2	47,2	55,3
... генеративные в развитии	шт	9,8	7,0	1,2	...
Побеги отмершие	шт	...	...	...	71,0
Почки возобновления	шт	...	...	...	65,7
Листья розеточные, всего	шт	219,4	329,0	300,4	266,0
в т.ч. отмершие	шт	93,2	174,0	163,0	258,0
... доля отмерших	%	42,5	52,9	54,3	97,0
Масса сухая, всего	г	57,4	407,6	354,0	186,4
– вегетативных побегов	г	36,7	351,4	270,8	...
– генеративных побегов	г	20,7	46,2	83,2	...

Подземная часть. Качественное состояние корневой системы особи в конце сезона вегетации зависит от степени развитости репродукционного процесса на предыдущих этапах. При отмирании генеративных побегов на ранних фазах развития на их месте остается небольшой рубец, а боковые побеги и почки сохраняются. Если же побег проходит полный цикл развития с плодоношением, вместе с ним отмирают и почки возобновления на прошлогодней части годового прироста, а иногда и боковые вегетативные побеги (см. приложение 1, рис. 19). На продольном срезе ветви корневища наблюдается отмирание внутренних тканей. В случае, когда на особи несколько плодоносящих побе-

гов, а репродукция ежегодная, то растение сильно ослабляется вследствие ежегодной гибели большого количества почек возобновления; на нем нет мощных полициклических побегов, присутствуют только менее развитые дициклические. Корневище из-за отмирания его ветвей разрушается, а зона некротизации внутренних тканей распространяется и на главный корень.

В свете вышеизложенного становится понятной вторая из причин вырождения посевов рапонтикума в 4-5-летнем возрасте, ранее зафиксированного у большинства исследователей – когда ранняя закладка генеративных побегов (начиная со второго года жизни) сопровождается обильным ежегодным плодоношением – в среднем на особи от 3-4 до 7-8 репродуктивных побега, а число вегетативных побегов не превышает 4-8 шт. Доля биомассы, приходящаяся на репродукцию, достигает в этих случаях 46-58 % (Головко и др., 1996) против оптимальных 15-25 % (Hager, 1977). Чрезмерное противоречие между вегетативным ростом и репродукцией приводит к тому, что плодоношение превращается в альтернативу вегетативного роста, вызывая ускоренное завершение жизненного цикла особей.

Развитие корневища (см. приложение 1, рис. 22-24) – представляет собой метаморфоз побеговой системы, состоящей из ветвистой системы корневищ последовательных порядков. Корневище образовано базальными частями годичных приростов надземных и немногочисленных гипогеегенных побегов (1-2 шт). Оно включает также в себя одиночные неветвистые фрагменты, образованные моноподиальным нарастанием полициклических побегов. Угол отклонения ветвей корневищ от вертикальной оси обычно составляет 30-45°. Главный корень почти полностью теряется в массе придаточных корней. Сухая биомасса корневой системы особей 7-го года жизни достигает 351,1 г. Прикорневая почва, прочно удерживаемая корневой системой после выкопки, более чем в 100 раз превышает массу са-

мой корневой системы.

Базальная часть растений 6-го года жизни осенью содержит до 3-4 ветвлений (см. приложение 1, рис. 23). Ветвь I порядка корневища 3,5-4,5 см длиной и 13-17 мм в диаметре; последующая 2,5-4 см при диаметре 12-14 мм. Ветвь III порядка длиной 2,0-2,2 см и диаметром 8-10 мм. Последняя ветвь длиной 0,8-1,5 см и диаметром 4-6 мм несет ортотропный побег, междоузлия которого сильно сближены, а из пазух первых четырех листьев отрастают почки возобновления. Подземно возникшие побеги легко отличимы от эпигеогенных, так как имеют более тонкие и удлиненные междоузлия базальной части (5-7 см длины при диаметре 3,5-5 мм). На этих побегах нет следов перевершинивания с образованием симподиальной оси.

Развитие системы корневища происходит следующим образом. Симподиальная ось ветвей корневища продолжается, если замещающий побег формируется из пазушной почки, который располагается в зоне последнего годичного прироста. Если отмирают 1-2 междоузлия в базальной части генеративного побега после репродукции, а с ними и боковые побеги и почки возобновления, располагающиеся в этой зоне, то развиваются почки более старых годичных приростов, образуя самостоятельную ветвь корневища под углом в 45-60° к предыдущей оси (см. приложение 1, рис. 24).

Одновременно с центробежным разрастанием корневищ до 23-25 (18-30) см в диаметре идет ежегодное утолщение его ветвей за счет камбиальной активности (с 5 до 20 мм). Отдельные участки омертвелой корки отслаиваются и слущиваются. Отмирание частей корневища не наблюдается. Места отмирания генеративных побегов зарубцовываются не ниже уровня прошлогоднего прироста, но во внутренней части ветви корневища обнаруживается дупло диаметром 5-9 мм и длиной 3-8 мм, проходящее насквозь через годичные при-

росты. Партикуляция корневища на самостоятельные дочерние особи в этом возрасте еще не происходит. На корневых отпрысках, возникших из гипогеегенных побегов, собственная придаточная корневая система также еще не сформировалась.

8-й год жизни для рапонткума сафлоровидного по морфологическим показателям является переходным состоянием от зрелого генеративного к старому генеративному возрасту. Снижаются показатели развития побеговой системы, ухудшаются параметры репродукции, качество продуцируемых семян. Количество осевых побегов уменьшается с 60,8 до 52,0, а число отмерших побегов увеличивается. Хотя размеры наиболее развитых розеточных листьев уменьшаются не очень значительно – до 116,0 см по длине и 26-33 по ширине листовой пластинки, но в связи с сокращением доли мощных полициклических побегов надземная фитомасса снижается до 282,3 г (табл. 3).

Фазу плодоношения в среднем на особи проходят 0,74 генеративных побега (табл. 4). Масса семенной корзинки снижается на 15-20 %, а масса семян в ней до 2,8 г. В соцветии содержится 199,2 шт полноценных семян с массой 1000 шт 12,8 г и выполненностью 90,1 %. На уровне популяционных параметров изменения более значительны: урожайность семян снижается с 77,9 до 50,2 кг (на 6-й год было 108, 3 кг). Коэффициент размножения уменьшается менее значительно – с 185,4 до 147,9; т.е. наблюдается эффект компенсации потери качества количеством продуцирования мелковесных семян.

IX-X годы жизни. Старые генеративные растения характеризуются началом дезинтеграционных процессов материнской особи, когда в первичном центре и боковых ветвях корневища образуются зоны отмерших тканей. Внутренние ткани ветвей корневища частично или по всей длине годовых приростов некротизируются, становятся трухлявыми, у них сохраняется лишь наружные ткани с отходящими

придаточными корнями (см. приложение 1, рис. 25).

Дупла в ветвях корневища достигают на 9-й год длины 5-11 см при диаметре 4-15 мм. Перемычка, соединяющая зоны молодых годовичных приростов с первичным центром, еще не ликвидировалась, поэтому и партикуляция неполная, т.е. не приводящая к возникновению полностью обособленных дочерних особей. Главный корень, залегающий на глубине 12-24 см и первичный центр корневища описываемым процессом мало затронуты, в основном это касается ветвей корневища, вступивших в фазу репродукции в молодом генеративном возрасте, т.е. на 4-5 год. Как следствие, число партикул немногочисленно (0-3 шт на 9 год, 0-5 шт на 10 год). Обособляющиеся части корневища имеют свою придаточную корневую систему, боковые и придаточные почки возобновления.

Начавшийся распад корневища оказывает прямое негативное воздействие на функционирование побеговой системы. Гибель придаточных ~~корней~~ приводит к недостаточному обеспечению побегов элементами питания из почвы. Вместе с этим изменяются и морфометрические показатели развития. Возрастает число побегов, отмерших за вегетационный период (99,5 шт), число пазушных почек перестает увеличиваться, количественная доля придаточных возрастает (особи 9-го года жизни имеют всего 123,5 шт почек, из которых 42,0 придаточные, а 81,0 пазушные). Величина фитомассы составляет всего лишь 58,9 % от растений на 6-го года жизни. Высота вегетативных побегов снижается с 119,1-116,0 см за 7-8 год до 100,5 см на 9-й год, ширина листовой пластинки розеточных листьев соответственно равна 25-31 см и 26-38 см, сегментация ее усложняется, где насчитывается 17-27 долей. Среднее число розеточных листьев на побеге снижается по годам следующим образом: 6,5 шт (6 год) – 4,4 шт (7-8 год) – 3,9 шт (9 год).

Как следствие этих процессов, возрастает дифференциация особей по общему числу побегов (24-95), коэффициент вариации достигает 42,5 %. Общее число генеративных побегов у отдельных растений колеблется от 1 до 11, в т.ч. плодоносящих – от 0 до 8. На 9-й год полный цикл развития с плодоношением проходит 1 из 15 генеративных побегов, на 10-й год 1 из 33. Частота встречаемости особей с перерывом в плодоношении составляет около половины от генеральной совокупности. Ухудшаются параметры репродукции: масса семян с одного соцветия составила 2,2 г, при массе 1000 шт 10,4 г и выполненности 72,5 %. Урожайность семян в пересчете на 1 га равна 25,7 кг, а коэффициент семенного размножения 76,0.

На 10-й год жизни средняя высота вегетативного побега равна 91,0 см, а генеративного 120,7 см. Число побегов сократилось до 41,6 с разбросом крайних значений от 18 до 80 шт на особь. Развитие генеративных побегов сильно подавлено – присутствуют 2,86 побега, доходят до фазы цветения 0,64, а плодоносят всего лишь 0,084 шт, т.е. каждый тридцать третий. Сроки цветения обычные: начало 21 июня, массовое 24-25 июня. Фазы полной спелости семена достигли 18 июля. В конце вегетации число отмерших побегов в 2,3 раза превышает живых (на 6 год – 1,2 раза; на 9 год – в 1,9 раза). Соцветие по размерам не отличается от предыдущих лет. Выход семян с корзинки 2,6 г, масса 1000 шт равна 13,7 г; выполненность 90,5 %. Из-за малого числа плодоносящих соцветий урожайность семян в агропопуляции составила 5,5 кг/га; а коэффициент размножения 16,2.

3.4. СЕНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Растения природных ценозов вступают в этот возраст не ранее, чем после 30 лет жизнедеятельности (Положий и Некратова, 1986). В коллекционных питомниках наблюдается ускоренное прохождение

жизненного цикла и в сенильный период особи переходят на 4-5 год жизни (Анищенко, 1977; Постников, 1995).). Влияние режимов хозяйственной эксплуатации, ускоряющих или наоборот отодвигающих процесс отмирания растений, до сих пор не изучалось. По данным Анищенко Е.А. (1977), при двукратном ежегодном отчуждении надземной части растения отстают в росте на 12-15 см, число репродуктивных побегов уменьшается.

В наших опытах сенильный период рапонтикума за 10 лет существования агропопуляции не наступил. Но было установлено, что особи в этот период могут вступить значительно раньше в результате антропогенных воздействий и аллелопатических взаимоотношений с сорными растениями (гл. 4).

Биологические особенности растений в этом возрасте заключаются в следующем: 1. В процессе отмирания симподиальные оси на ветвях корневищ полностью разрушаются. Остаются моноподиально нарастающие периферийные части с вегетативными побегами, не вступившими в репродуктивный период, а также немногочисленные подземные побеги.

2. На месте материнской особи возникают 3-7 дочерних, образующих клон. Новые особи продолжают онтогенез в соответствии с тем периодом развития, которого они достигли до момента распада материнской, и могут иметь в своем составе как одиночные побеги, так и систему побегов из не обособившихся партикул (табл. 6).

3. В большинстве случаев они весьма маломощны и в последующие 3-4 года генеративные побеги у них не закладываются. Развитие генеративных, если они имеются, тормозится на начальных фазах развития. Если обособившаяся дочерняя особь имеет достаточно развитую корневую и побеговую систему, она может формировать генеративный побег с последующей репродукцией (сходные наблюдения за-

фиксированы для условий Молдовы (Флоря, 1990). Таких побегов на одну особь приходится 0,025-0,13 шт. Соцветие небольших размеров (3-4 см в диаметре), где содержится 1,0-1,2 г семян. Качество продуцируемых семян низкое: масса 1000 шт равна 8,3-9,2 г при выполненности 47,9-52,6 %. Коэффициент размножения не может обеспечить семенное воспроизводство особей в ценозе, репродукция только усиливает процессы отмирания побеговой системы.

Таблица 6

Характеристика развитости особей
Rh. carthamoides в конце 6-го года жизни

Всего партикул, шт	Корневище, см		Масса сухая, г		Побеги, шт			Почки, шт
	диаметр	высота	корней	ветоши	генера- тивные	вегетативные		
						живые	отмершие	
	<u>Молодые генеративные растения</u>							
0	23 x 18	22	271,5	112,9	1	55	71	81
	<u>Сенильные растения</u>							
0	2 x 3	8	5,7	1,3	0	3	3	3
1	5 x 5	8	23,5	2,7	0	2	9	13
2	6 x 7	10	62,8	4,8	1	10	33	5

В абсолютном большинстве случаев дочерние особи весьма маломощны, и генеративные побеги, как правило, у них не закладываются. У них увеличивается цикличность вегетативной фазы побегов. В течение последующих 3-4 лет они не формируют генеративных побегов, но увеличивается число и мощность развития полициклических побегов. Число побегов на особи последовательно возрастает по годам, как: 7,3 (2-33); 10,6 (2-25); 14,4 (8-25) шт. Развитие генеративных побегов, если они имеются, блокируется на высоте 3-26 см (сухая масса побега менее 1 г). Они отмирают и доля их в надземной массе не превышает 0,3 %.

Дальнейшее функционирование особей идет аналогично жизненному циклу материнской, совершая неполный круг жизненного цикла

с имматурного или виргинильного возраста до новой стадии сенильности; вегетативное размножение поддерживает численность популяции на достаточном для самосохранения уровне. Возможность неограниченного вегетативного размножения прерывается закладкой репродуктивных органов и плодоношением. Образование семян требует значительных энергетических и вещественных затрат, распределение их между разными сферами превращает плодоношение в альтернативу вегетативного роста. Хозяйственная деятельность человека, приложенная к агропопуляции, а также естественные сукцессионные процессы могут существенно повлиять на динамику и временные итоги затяжного онтогенетического процесса, вызывая ускоренную смертность особей еще в раннем возрасте без партикуляции.

Заключение по главе

Жизненный цикл рапонтикума сафлоровидного в агропопуляции на супесчаных почвах продолжается не менее 10 лет по сравнению 5-6 годами, описанных в литературе. Виргинильный период длится 3 года: в первый год жизни растения проходят возрастные состояния проростков и ювенильности, вступают в имматурный возраст. В зимнее время они находятся в вынужденном покое и продолжают развитие непосредственно после схода снежного покрова, достигая взрослого вегетативного состояния к моменту завершения второй вегетации, длящегося также в течение третьего года жизни. В генеративном периоде особи находятся с 4-го по 10-й год жизни. Сенильный период агропопуляции не наступил.

Первые два месяца жизнедеятельности, с момента прорастания до формирования придаточных корней, являются критическими для особей. Первичная корневая система в этот период слаборазвита и образована боковыми ответвлениями главного корня в сотые доли

миллиметра, расположенных в поверхностном слое почвы. В этот период возможна массовая гибель особей как от переувлажнения, так и пересыхания почвенного слоя.

Потенциал продуктивного долголетия особей закладывается в виргинильном периоде и базируется на системе полициклических розеточных побегов. Развитая вегетативная сфера обладает способностью ингибировать развитие репродуктивных органов, что приводит к отмиранию генеративных побегов, фактам недоразвитости соцветий, формированию низкокачественных семян. Раннее вступление в генеративный период, а также отчуждение надземной биомассы снимают противоречие между вегетативным ростом и репродукцией. Ежегодное и обильное плодоношение главных побегов приводит к гибели большинства боковых розеточных побегов с почками возобновления. Годичные приросты на ветвях корневища некротизируются, материнская особь распадается на маломощные дочерние, которые неконкурентноспособны в ценозе и в результате жизненный цикл растения ускоренно завершается.

На фоне большого жизненного цикла особи происходит частное развитие побегов разных поколений в малом цикле, старые и отмершие розеточные листья которых являются неотъемлемой частью растительной фитомассы с самого начала отрастания растений.

Корневая система проходит следующий цикл развития: а) зародышевый корешок проростков превращается в первичную корневую систему главного корня; б) в ювенильном возрасте формируется корневая система смешанного типа с придаточными корнями; в) с имматурного возраста начинается формирование и развитие корневища из базальных частей надземных побегов; д) в старом генеративном возрасте начинается процесс разрушения корневища, которая в сенильном возрасте распадается на отдельные партикулы.

ГЛАВА 4. УСТОЙЧИВОСТЬ РАПОНТИКУМА САФЛОРОВИДНОГО В АГРОЦЕНОЗЕ

Структурными элементами ценопопуляций выступают особи растений, которые качественно неоднородны. На длительности их жизни сказывается неравноценность местообитания, так как ценотическая популяция содержит больше разнородных элементов внешней среды, чем среда отдельной особи. Экологическая среда обитания популяции складывается, существует и меняется под влиянием естественных причин, жизнедеятельности самих растений и хозяйственной деятельности человека. Наиболее сильнодействующие факторы могут регулировать численность особей на уровне популяции (Любарский, 1976).

Специфическая особенность популяций, составляющих культурфитоценозы, кроме способа возникновения, заключена и в том, что ежегодно человеком отчуждается часть синтезированной за вегетационный период фитомассы. Антропогенное воздействие является наиболее значимым воздействующим фактором, так как этот процесс управляем и позволяет вмешиваться в естественный ход событий – избегая, отодвигая или наоборот, приближая результирующий негативный факт. В предыдущих исследованиях было отмечено, что двукратное скашивание за вегетационный сезон ускоряет старение (Головкин и др., 1996), сокращает длительность жизни особей (Анищенко, 1977), а при низком срезе в условиях европейского Севера не наблюдается возобновления вегетации на следующий год (Кулаковская, 1993).

Факторы ценотической устойчивости. Экологические и фитоценотические факторы, дестабилизирующие режим среды, и отзывчивость на них видоспецифичны для каждой интродуцируемой культуры (Жученко, 1995). Реальный оптимум организма определяется в ценозе и определяет отношение ценопопуляции ко всей совокупности природ-

ных факторов, включая внутри- и межвидовую конкуренцию, неоднородность среды обитания (Работнов, 1983). Критическим моментом в развитии особей рапонтикума являются первые годы жизни, вследствие восприимчивости их к засоренности. Многократные междурядные обработки, ручные прополки не в состоянии предупредить выпадение особей из ценоза, так что вопрос поиска эффективных способов борьбы с сорными растениями весьма актуален (Кушке и др., 1955; Мишуков и др., 1990; Постников, 1999).

В ходе наших многолетних наблюдений установлено, что различные сорные растения имеют различную конкурентную способность с рапонтикумом сафлоровидным. В первый год возделывания в посевах появились однолетние, на второй-третий год многолетние виды (клевер белый и красный, тимофеевка луговая, ежа сборная, костер безостый, донник белый, вьюнок, белена, синяк, фиалка, ромашка пахучая, пырей ползучий, осот розовый, ястребинка зонтичная и т.д.). К четвертому-пятому году все они элиминировали, кроме пырея ползучего. Уже со второго года возделывания отмечено активное внедрение его в посевы и вытеснение основной культуры. На третий год в краевых участках ценоза пырей доминирует среди сорных видов с долей участия в биомассе 64,3 % (табл. 7), и в течение последующих лет завоевывает территориальные ниши агропопуляции в направлении от периферии к центру. На заселенных площадях он преимущественно размножается вегетативным путем, к шестому году становясь абсолютным доминантом (другие виды в структуре сорных видов составляют 7,6 %).

Рапонтикум в первые четыре года роста и развития не может конкурировать по накоплению надземной массы с пыреем. Наиболее критичны первые годы развития – на 3-й год показатели разнятся почти в 8 раз: соответственно 450 кг/га рапонтикума и 3410 кг/га пырея. Только с

5-го года жизни показатели уравниваются, и в зрелом генеративном возрасте оба взаимодействующих вида находятся в относительном равновесии по величине продуктивности (около 5 тысяч кг/га).

Таблица 7

Анализ сорной растительности на краевых участках агропопуляции *Rh. carthamoides* по годам возделывания

Срок возделывания	Сорная фитомасса, кг/га		Пырей ползучий			
	всего	в т.ч. пырей	массовая доля, %	Побеги, шт/м ²		генератив- ность, %
				всего	с колос- ками	
2-й год	5330	720	13,5	16	10	62,5
3-й год	5290	3410	64,3	550	243	44,2
6-й год	10800	9970	92,4	2646	646	24,4
7-й год	13810	12860	93,1	3171	345	10,9

Итак, сопоставление темпов накопления надземной продукции взаимодействующих двух видов свидетельствует о неконкурентно-способности рапонткума перед пыреем при равных стартовых сроках развития. Ранее при исследовании онтогенеза нами было выявлено, что естественная норма обитания вида характеризуется непрерывным накоплением отмерших органов в составе надземной фитомассы, которые к началу следующей вегетации переходят в приземный слой подстилки (см. приложение 1, рис. 26). Известно также, что неубранные остатки растений в процессе разложения высвобождают фитоксичные вещества, сдерживающие рост и развитие других видов (Гродзинский, 1965; Rice, 1984). При этом отдельные особи в почвенном пространстве ценоза генерируют единый фитоценотический фон, изменяющий первоначальную химическую среду обитания вида (Уранов, 1965). Средообразующая активность лекарственных растений высокая, и вызывается она вторичными метаболитами, обуславливающих их биологическую активность (Юрчак, 1989; Телитченко и

Остроумов, 1990). Чтобы выяснить значение средообразующего фактора в формировании защитных механизмов устойчивости, обеспечивающих стабильное постоянство членов растительного сообщества рапонтикума, нами в первые пять лет жизни растений проведен модельный опыт по следующим вариантам:

1. Создание условий для ускоренного накопления растительного опада в подстилку в течение 1-2-го года возделывания. В эти сроки отчуждения надземной продукции не проводили, зеленую массу убрали на 3-5-й год в конце июля.

2. Искусственное разрушение накопленной отмершей фитомассы в начале 3-го года возделывания. Достигалось нарушением целостности междурядий в ходе весенних междурядных обработок. Других факторов воздействия, отличных от варианта 1, не применяли.

3. Надземную продукцию отчуждали, начиная со 2-го года жизни растений. На 4-5-й год биомасса была оставлена нетронутой.

4. Подтопление пониженного края участка внешними водами на 3-5 дней во время снеготаяния (толщина слоя воды 15-20 см).

Результаты опыта показывают (табл. 8), что для проявления ингибирующего средообразующего воздействия важно создать условия для накопления и сезонной сохранности растительного опада рапонтикума, учесть влияние природных (осадки, затопления) и антропогенных факторов (разрушение растительной подстилки, степень отчуждения биомассы). Наибольшая устойчивость рапонтикума выявлена в варианте 1, где в течение первых двух лет отсутствовали антропогенные воздействия (отчуждение надземной биомассы и междурядные обработки). Численность особей оставалась стабильной (27540 шт/га), и соответствовала физиологическому оптимуму плотности. Рассматриваемая ячейка фитоценоза практически свободна от пырея (7,1 %). Если же, при всех других равных условиях, в начале

третьего года возделывания проводили однократное рыхление междурядий (вариант 2), то заселенность пыреем увеличивалась в 3,6 раза. Плотность рапontiкума падала до 70,5 %.

Высокая степень неустойчивости вида к вторжению и закреплению пырея обнаружилась в варианте 3. Тут наблюдался сплошной захват территории обитания со стороны сорного вида и 4-х кратное снижение численности основной культуры. Единственное различие по сравнению с вариантом 1 здесь заключено в перенесении начала отчуждения урожая зеленой массы с третьего года жизни на второй. Хотя в дальнейшем фитомасса и не отчуждалась, это не могло остановить процесс закрепления пырея. В варианте 4 возделываемая культура исчезла из посевов, когда к антропогенному воздействию, испытываемому в предыдущем варианте, присоединился фактор непродолжительного подтопления.

Таблица 8

Сопряженность агропопуляции *Rh. carthamoides* с пыреем ползучим в зависимости от факторов, дестабилизирующих режим фитосреды

Показатели	Наличие (+) и отсутствие (–) фактора по вариантам модельного опыта			
	1	2	3	4
Факторы воздействия:				
Антропогенное воздействие	О* Р	О Р	О Р	О Р
... 1 год	– –	– –	– –	– –
... 2 год	– –	– –	– –	– –
... 3 год	– –	– –	– –	– –
... 4 год	– –	– –	– –	– –
... 5 год	– –	– –	– –	– –
Подтопление участка	–	–	–	–
Ценоотические параметры:				
... плотность рапontiкума, %	100	70,5	25,6	0
... заселенность пыреем, %	7,1	25,4	100	100

Примечание: О* – отчуждение продукции; Р – разрушение опада

Особенности межвидового взаимодействия с пыреем ползучим.

В условиях культуры рапонтикум сафлоровидный является малоконкурентным растением против агрессии пырея ползучего, и рациональная система борьбы с ним не выработана (Мишуров, 1990; Постников, 1995). Корневые выделения и разлагающиеся растительные остатки пырея токсичны для других видов (Грюммер, 1964). Эволюционно оба они являются несопряженными, что означает отсутствие у рапонтикума выработанных специфических защитных реакций против агрессии пырея, который распространен повсеместно, но не проникает выше среднегорного пояса (Растительные ресурсы, 1994).

Выявленная нами ценозорегуляторная активность растительной ветоши и опада рапонтикума сафлоровидного, поступающих в почвенную подстилку, предполагает существование физиологического эффекта биологически активных веществ изучаемого растения через посредство почвы (аллелопатического фактора). Разлагающиеся растительные остатки, высвобождая специфические химические соединения в почву ценоза, могут создать комплексный градиент конкуренции, воздействующий на внедряющиеся сорные виды.

Следует отметить важный момент, присущий физиологическим эффектам межвидовых взаимоотношений растений в ценозах. Средообразующая активность продуцируемых ими биохимических соединений может носить не только ингибирующий, но и стимулирующий рост и развитие других видов значение при малых концентрациях, или же не прослеживаться, нося скрытый характер (Rice, 1984; Гродзинский, 1991; Матвеев, 1996). Торможение развития совместно произрастающих видов может быть обнаружено через динамику роста побегов, являющегося универсальным индикатором при оценке внешних воздействий (Шевелуха, 1992).

Воздействие рапонтикума на пырей. Непосредственная ценоз-

ная реакция пырея в агропопуляции носит либо положительный, либо отрицательный характер (рис. 5). В “окнах” рапontiкума, представляющих свободные от возделываемой культуры ячейки площадью 3-5 м² в центральных частях популяции и где отсутствует прямая конкуренция за свет, воду и элементы питания, зафиксировано торможение роста и развития пырея. На краевых участках, в зоне стыка произрастания двух видов, наблюдается достоверное стимулирование роста побегов пырея. Такого явления нет в контрольном варианте (в пырее чистом) и при взаимодействии с ассоциациями других многолетних трав (козлятником восточным).

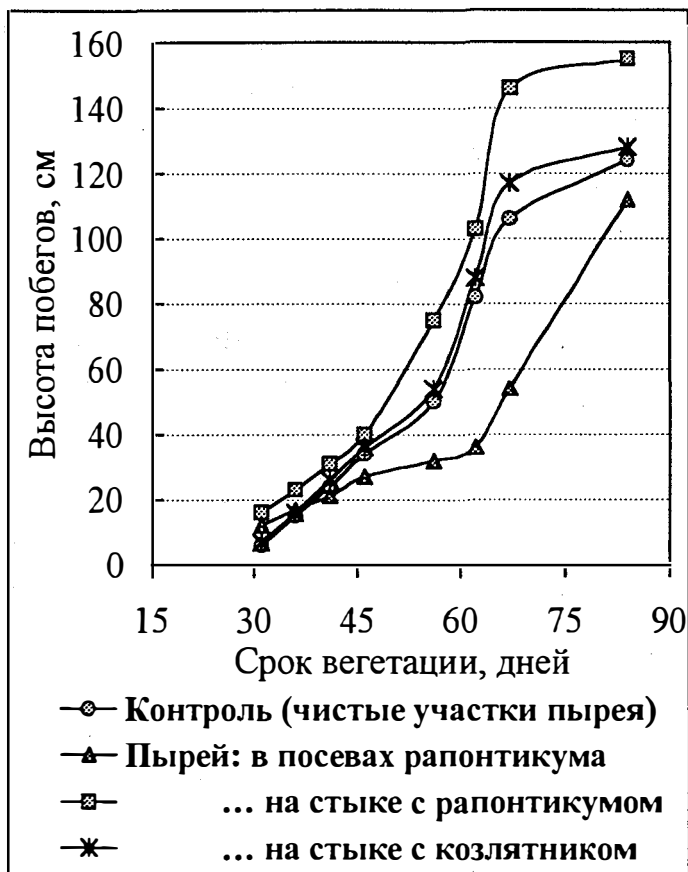


Рис. 5. Динамика роста годичных побегов пырея среди посевов *Rh. carthamoides*

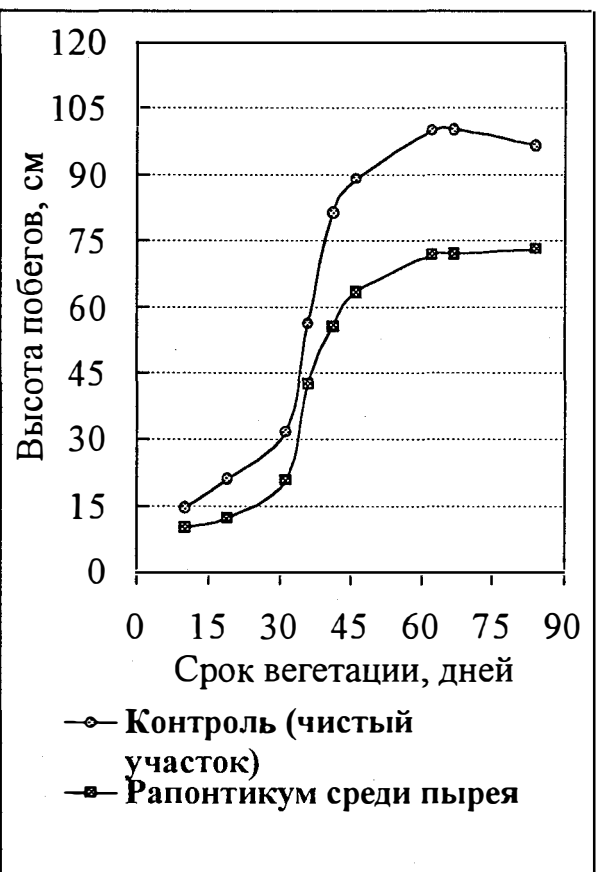


Рис. 6. Рост побегов *Rh. carthamoides* на участках, засоренных пыреем

Эффекты ингибирования и стимулирования достоверны на уровнях значимости 5 %, 1 % и 0,1 %. По результатам дисперсионного анализа аллелопатический фактор является определяющим в межви-

довых взаимоотношениях двух видов, степень влияния его колеблется от 70,4 до 95,3 % в зависимости от сроков вегетации (табл. 9).

Таблица 9

**Направленность и достоверность эффектов
межвидового взаимодействия *Rh. carthamoides* с пыреем ползучим
по различным критериям оценки (исходя из высоты побегов)**

Показатели	Уровни значимости (1= 5 %; 2= 1%; 3=0,1%)								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Срок вегетации растений, дней	31	36	41	46	56	62	67	84	
<u>А. Воздействие рапонтикума на пырей</u>									
Тип взаимодействия*:									
- в “окнах” рапонтикума по 3-5 м ²	+++	++o	-oo	—	—	—	—	—	
- на стыке агропопуляции с пыреем	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++o
- контроль (стык пырея и козлятника)	+oo	ooo	ooo	+oo	+oo	+oo	ooo	ooo	ooo
Степень влияния:									
- аллелопатического фактора, %	90,7	78,9	73,4	70,4	95,5	97,9	95,3	84,3	
- вариабельности, %	8,4	18,8	20,3	28,6	3,7	0,4	2,2	3,5	
<u>Б. Воздействие пырея на рапонтикум</u>									
Рапонтикум, запыреенный на 50%									
- вегетативные побеги	—	—o	—	—o	—	—	—	—	—

***Условные обозначения:** — ...достоверное ингибирование роста побегов;
o ...разность несущественна;
+ ...стимулирование на уровне критерия оценки

В центральных частях агропопуляции рапонтикума происходит смена знака воздействующего на пырей фактора. Пырей вначале интенсивно отрастает за счет запаса питательных веществ корневища, когда ингибирующие вещества вымыты из подстилки снеговыми водами, а достаточного разложения растительного опада еще не произошло вследствие затухания микробиологических процессов зимой и ранней весной (Титлянова, 1991).

Воздействие пырея на рапонтикум. После начала заселения, ко-

торый длится два года (табл. 7), фитомасса пырея на третий год увеличивается в пять раз, и составляет 25-30 % от максимальной ее величины на единицу площади. В ходе захвата новых почвенных пространств вместе с пыреем движется и зона взаимного стыка двух взаимодействующих видов шириной 16-20 м в направлении от краевых участков агропопуляции к центру. В этой зоне взаимопроникновения мощность сорного вида находится в пределах 50-60 % от максимальной биомассы. Здесь мы можем наблюдать, что присутствие пырея отрицательно сказывается на росте и развитии побегов рапontiкума (рис. 6) – ингибирование достоверно на всех трех уровнях значимости (табл. 9).

В условиях запыреенности уменьшается число побегов и листьев на рапontiкуме, они мельчают в размерах. Различие особей по величине фитомассы достигает 17 раз (табл. 10).

Таблица 10

Характеристика особей *Rh. carthamoides*
при совместном произрастании с пыреем ползучим
(VI-VII годы жизни, в % относительно контроля)

Показатели	Доля участия пырея в надземной биомассе	
	средняя (40-55 %)	доминирующая (90-97 %)
Надземная фитомасса	20,5 – 73,2	5,8 – 17,6
Количество побегов:		
– вегетативных	40,7 – 68,5	21,0 – 27,2
– генеративных	4,1 – 36,1	0 – 3,8
Количество листьев на 1 побег:		
– розеточных	92,8 – 93,1	34,9 – 45,7
– стеблевых	104,8	77,9
Масса сухая 1 листа:		
– розеточного	76,5 – 90,0	56,7 – 63,6
– стеблевого	97,3	66,4

Наиболее сильно присутствие пырея сказывается на развитии репродуктивных органов рапontiкума – резко уменьшается число генеративных побегов, плодоносящие соцветия насчитываются в

единичных экземплярах, характерно формирование недоразвитых семян с массой 1000 шт 8-9 г. Плодоношение не обеспечивает простого оборота поколений, так как коэффициент размножения составляет всего лишь 0,2-0,3 на средне- и 0,005 на сильно запыреенных площадях. У ослабленных растений рапонтикума теряется также способность и к вегетативному размножению, наблюдается пропуск ряда возрастных состояний. Сенильный период наступает непосредственно после виргинильного или молодого генеративного состояния. Число особей рапонтикума на единице площади ежегодно уменьшается в результате гибели от истощения и отравления выделениями пырея. Агропопуляция в течение нескольких лет может прекратить свое существование.

Заключение к главе

Результаты исследования показывают, что достижение ценотической устойчивости рапонтикума сафлоровидного зависит является управляемым процессом и предопределяется на начальном этапе становления популяции хозяйственной деятельностью человека. Перед закладкой плантации требуется тщательно изучить историю земельного участка, исключив тем самым возможность его подтопления и засорения в ходе будущей эксплуатации.

Обнаружилась высокая степень неустойчивости рапонтикума во внутривидовых взаимоотношениях с пыреем ползучим. Запыреенность приводит к многократному снижению мощности развития особей, потере способности семенного и вегетативного размножения, значительному сокращению длительности жизненного цикла, гибели особей рапонтикума.

Растительная ветошь и опад рапонтикума сафлоровидного, поступающие в подстилку почвенного пространства, обладают ценозо-

регуляторной активностью. В зависимости от режима функционирования подстилки – с накоплением биологически активных веществ в почве, или же с потерей этих веществ – физиологическое торможение внедряющегося вида может меняться на его стимулирование.

Для ингибирования развития пырея ползучего необходим двух-трехгодичный срок накопления надземной продукции агроценоза в подстилке. Ширина стыка двух растительных ассоциаций, где сдерживается и нивелируется агрессия пырея, достигает около 16-20 м. Антропогенное разрушение накопленной отмершей фитомассы в ходе агротехнических приемов обработки почвы приводит к снижению ингибирующего эффекта, обусловленного разлагающимися растительными остатками рапонтникума. Непродолжительные подтопления возделываемого участка ведут к вымыванию комплекса биологически активных веществ из почвы и тем самым снимают напряженность аллелопатического фактора.

ГЛАВА 5. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАПОНТИКУМА САФЛОРОВИДНОГО И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ 20-ГИДРОКСИЭКДИЗОНА В СТРУКТУРЕ НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ

Для производства растительного сырья как источника экдистероидов необходимо знание динамики их содержания в отдельных органах растений в онтогенезе, установление структуры и массовой доли отдельных элементов надземной биомассы, определение оптимальных сроков заготовки лекарственного сырья (Кузнецова и Рыбачук, 1993). С экономической точки зрения для долгосрочного прогнозирования промышленного производства необходима оценка потенциального выхода 20Е как с единицы массы сырья, так и с единицы возделываемой площади (Сацыперова и Рабинович, 1990). Исходя из выявленной нами фракционной разнокачественности растительного сырья, возможно установить значимость отдельных компонентов в качестве источника для выделения 20-гидроксиэкдизона.

5.1. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Продуктивность агропопуляции в онтогенезе. В лекарственном растениеводстве максимальный уровень урожайности должен сочетаться с высоким содержанием биологически активных веществ в сырье (Шаин, 1991). Начальные сроки отчуждения урожая зеленой массы рапонтикума некоторые исследователи устанавливают уже с первого года жизни (Анищенко, 1977; Моисеев и др., 1979). Большинство же исследователей, независимо от географической зоны возделывания данной культуры, отчуждение урожая рекомендуют начинать со второго года жизни (Тихвинский и Тючкалов, 1989; Кулаковская, 1993; Лукашов и др., 1993; Постников, 1995). В природных

популяциях допускается отчуждение надземной биомассы один раз в 3-5 лет (Сахарова, 1980).

По нашим данным, в первые три года развития продуктивность особей весьма незначительна и не может представить производственного интереса с целью отчуждения (табл. 11). Она нежелательна также и по той причине, что неотчужденная биомасса переходит в подстилку и создает в почве фитосреду, тормозящую вторжение сорных видов в агроценоз. К 4-му году жизни фитомасса особей примерно соответствует величинам развития, приведенным другими авторами на этот возраст, а на 5-й год дважды превышает до сих пор известные показатели.

Таблица 11

Биологическая продуктивность особей *Rh. carthamoides*
в онтогенезе на супесчаных почвах, г/особь сухого вещества

Показатели	Г о д ы п р о и з р а с т а н и я												
	I			II		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Возраст	<i>p*</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>		<i>g₂</i>			<i>g₃</i>	
Надземная часть	0,013	0,27	0,4	6,2	-	16,4	56,8	210,7	354,0	351,7	282,3	208,7	179,9
Подземная часть	0,003	0,07	0,3	2,3	4,7	11,9	38,2	141,3	270,6	351,1	354,4	329,6	303,7

*Возраст особей: *p*- проросток; *j*- ювенильный; *im*- имматурный; *v*- виргинильный; *g₁*, *g₂*, *g₃*- молодой, зрелый и старый генеративный

Объясняется это тем, что в этот период не было массовой репродукции (0,15 и 0,84 репродуктивных побега на особь), являющейся причиной отмирания побегов. В результате на 6-7 год множество боковых почек возобновления имели возможность развиваться в дициклические побеги, а дициклические в полициклические, и образовать мощно развитую фитомассу, состоящую из 50,6-54,6 вегетативных и 9,8-5,2 генеративных побегов. На 8-й год жизни начинается процесс омертвления ветвей корневища, как следствие, прекращается накопление сухого

вещества в подземной сфере. В старом генеративном возрасте величина надземной биомассы значительно снижается.

В агропопуляции продуктивность на единицу площади зависит от плотности и средней массы одной особи. Изначально, после всходов, плотность в ценозе составляла 114290 особей/га. К середине ювенильного возраста она снизилась до 34500, а к началу третьей вегетации – до 27540. С четвертого года жизни произошла стабилизация численности и на девятый год плотность оказалась равной 23890.

Из-за незначительной развитости отдельных особей биомасса ценоза в первые годы составляет малую величину – соответственно 15, 214 и 451 кг/га за 1-3 годы возделывания. Наивысший годичный прирост фитомассы происходит в начале генеративного возраста: 3500-4000 кг/га в надземной (2300-3100 кг/га в подземной) сфере (рис. 7).

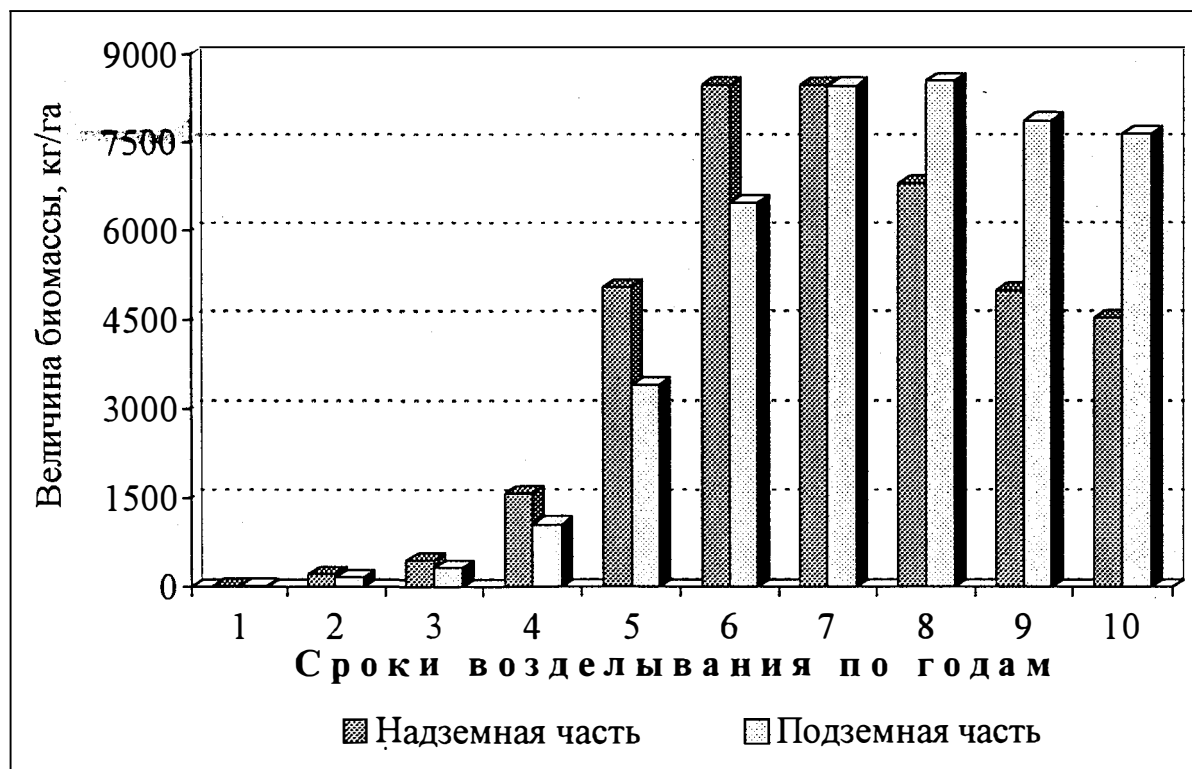


Рис. 7. Продуктивность агропопуляции *Rh. carthamoides* в онтогенезе

В зрелом генеративном состоянии прироста надземной массы уже нет, а к началу старого генеративного возраста он принимает отрица-

тельную величину 1600-1800 кг/га. Таким образом, максимальные величины продуктивности надземной биомассы рапontiкума сафлоровидного приходятся на 6-7 годы жизни и составляют около 8,5 т/га. Максимальный уровень органического вещества в корневищах накапливается к 7-8 году и также близок к цифре 8,5 т/га.

Накопление биомассы в течение вегетационного периода. Как было показано в главе 3 по онтогенезу, формирование вегетативных побегов характеризуется процессами развертывания, взросления и отмирания листовых органов. Сезонная динамика вегетационного периода характеризуется определенным сочетанием накопления в надземной биомассе рапontiкума зеленых частей и мертвых остатков. Отмершие, стоящие на корню и не потерявшие связи с материнским растением розеточные листья являются одним из важнейших структурных элементов травостоя с самого начала весеннего отращивания. Кривая, характеризующая накопление относительной массовой доли молодых и взрослых листьев, противоположна динамике накопления всей надземной биомассы (рис. 8).

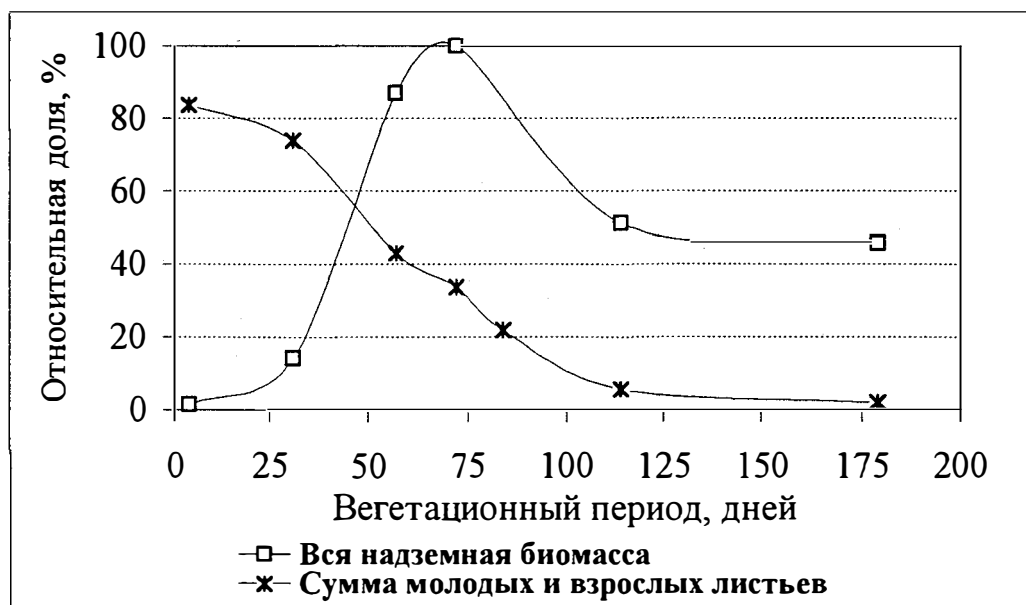


Рис. 8. Накопление надземной биомассы *Rh. carthamoides* за вегетацию

Наибольшие величины накопления сухого вещества в надземной массе совпадают с достижением максимальной высоты побегов. Кривая их накопления неизменна во все годы онтогенеза (см. приложение 2, табл. 1-3). Для растений 2-го года жизни они приходятся на 68-й, 6-8-го года жизни – на 57-72 дни вегетации (рис 8, 9). Прирост сухого вещества в поздние фазы развития обусловлен фракцией ветоши, состоящей из старых и отмерших розеточных листьев (на 72-й день массовая доля их равна 66,3 %). Поэтому для определения оптимальных сроков заготовки биомассы большое значение имеет изучение динамики роста побегов в ранние фазы вегетации, так как закономерности метаболизма растений проявляются в характере их ростовых процессов (Dinan, 1995).

В изучаемых условиях рапонтикум ведет себя как быстрорастущая культура. Отрастание начинается через несколько дней после схода снежного покрова: 17 апреля – 3 мая, что на 10-12 дней опережает начало вегетации большинства многолетних трав. Генеративные побеги трогаются в рост через 4-5 дней после вегетативных. Во все годы онтогенеза кривая роста побегов имеет характер одновершинной кривой, пик которой, за исключением первого года жизни, приходится на промежуток времени между 50-70 днями вегетации (см. приложение 3, рис. 1-8).

В весенний период, при пониженной температуре воздуха, темпы роста побегов замедленные. Наиболее значимые сроки, когда зафиксировано начало интенсивного роста побегов в длину, совпадает с началом фазы бутонизации и приходится на 30-й день вегетации (рис. 9). В это время среднесуточный прирост вегетативных побегов 6-го года жизни резко возрастает с 0,5-1,7 до 4,9 см. На 37-41 день вегетации прирост достигает 5,1 см/сутки. С началом фазы цветения темпы роста уменьшаются и к 70-му дню приостанавливаются.

Такая же тенденция роста характерна и для генеративных побегов. Следует отметить, что в начале отрастания наблюдается опережающий рост вегетативных побегов по сравнению с генеративными. Скорости роста побегов уравниваются примерно с 35-го по 38-й день вегетации. В дальнейшем, на фоне замедления прироста розеточных листьев, происходит стремительное удлинение цветоносов. Во второй половине вегетации замедление роста более выражено у вегетативных побегов, чем у генеративных, что связано, по всей видимости, с перераспределением ассимилятов между побегами обоих типов.

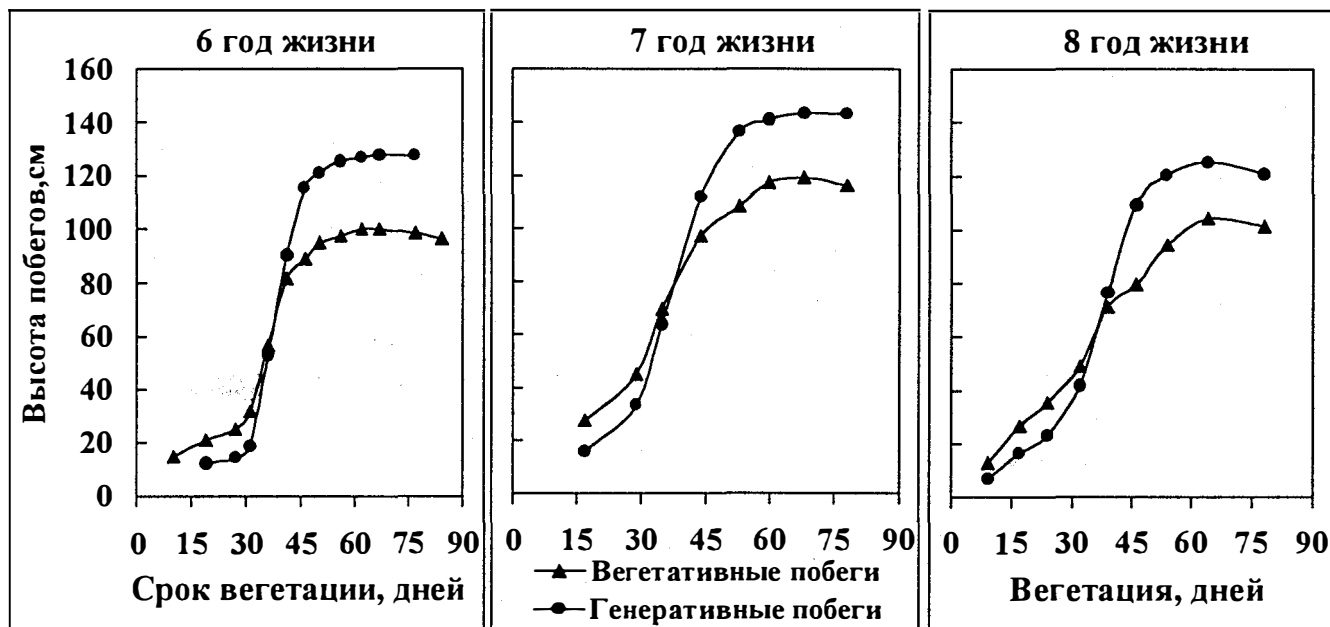


Рис. 9. Динамика роста побегов *Rh. carthamoides* в зрелом генеративном периоде

Полученные закономерности позволили нам исследовать структуру сырья и содержание 20Е в отдельных его элементах в наиболее значимые сроки вегетации растений – в начале интенсивных ростовых процессов и их замедления, совпадающего с началом фазы бутонизации и плодоношения.

5.2. СТРУКТУРА, ЭЛЕМЕНТЫ И КАЧЕСТВО НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ

Структура биомассы. Возрастной спектр ценопопуляции отражается на структуре лекарственного сырья в виде массовых долей его отдельных элементов от растений, имеющих одинаковый абсолютный возраст, но при этом находящихся в различном индивидуальном возрастном состоянии. Переход отдельных растений в генеративное состояние отмечен с 3-го года жизни. Поэтому структура надземной части растений в первые два года жизни представлена только розеточными листьями вегетативных побегов (табл. 12). С переходом ценопопуляции в генеративное возрастное состояние на 4-й год жизни массовая доля генеративных побегов составляет 16 %, а для 6-летних растений 36 % на 30-й день вегетации. Так как часть из них в процессе развития отмирает, то ко времени массового цветения доля снижается до соответственно до 9 и 24 %. В старом генеративном возрасте она незначительно отличается от предыдущих трех лет (27 % на 9-й год).

Таблица 12

**Соотношение масс вегетативных и генеративных органов
Rh. carthamoides в условиях агроценоза (%)**

Тип побега	Год культивирования (период вегетации, суток)					
	I-II (60)	III (60)	IV (30)	VI (30)	VI (77)	IX (65)
Генеративный	0	5	16	36	24	27
Вегетативный	100	95	84	64	76	73

Распределение 20-гидроксиэкдизона в надземной биомассе.

Генеративные побеги. За период вегетации с 30-го по 77-й день в генеративной сфере происходит весьма значительная морфологическая структурная перестройка: массовая доля цветоносов увеличива-

ется в 2,7 раза; относительная же доля стеблевых листьев уменьшается в 3,5 раза, при этом они находятся в стадии отмирания (табл. 13). В разрезе цветоноса значение поддерживающих структур, т.е. стеблей, возрастает незначительно (с 78 до 90 %).

Наибольшее количество 20Е содержится в бутонах и цветочных корзинках – 0,40 % и остается постоянным, независимо от срока заготовки растительного сырья. Достаточно высокое содержание 20Е наблюдается в стеблевых листьях в период интенсивного роста (0,28 %), однако к фазе плодоношения оно резко падает (0,02 %). Аналогичная тенденция характерна и для содержания 20Е в стеблях. Самое высокое содержание 20Е оказалось в семенах – 0,57 %.

Таблица 13

**Структура и качество генеративных побегов *Rh. carthamoides*
на 6-й год жизни, в расчете на 1 т сырья**

Составляющие структуры сырья	Срок вегетации растений					
	30 дней			77 дней		
	массовая доля, % с.в.	20Е, %	выход 20Е, г	массовая доля % с.в.	20Е %	выход 20Е, г
Цветонос:	29,5	0,21	227	79,6	0,048	92
... стебель	78,0	0,16	133	90,0	0,009	15
... соцветие	22,0	0,40	94	10,0	0,400	77
– в т.ч. семена	–	–	–	6,0	0,570	52
Листья стеблевые:	70,5	0,28	709	20,4	0,023	11
... верхние молодые	53,0	0,28	376	–	–	–
... средние взрослые	13,0	0,28	92	8,0	0,030	1
... нижние старые	34,0	0,28	241	92,0	0,022	10
Всего	100,0	0,26	936	100,0	0,043	103

Вегетативные побеги. Формирование вегетативных побегов у рапунтикума есть непрерывный процесс генерации и развития молодых розеточных листьев: выдвижение их из почки со свернутой в трубочку листовой пластинкой, разворачивание листовой пластинки

и интенсивный рост, достижение зрелости с прекращением роста, постепенное старение и отмирание (гл. 3). Через 30 дней после начала вегетации доля молодых растущих (неразвернутых и полуразвернутых) листьев составляет 22,6 % от общей массы вегетативных побегов, доля взрослых 51,2 %, остальные 26,2 % приходятся на долю старых и отмерших листьев. В структуре растительного сырья, собранного в фазе плодоношения (на 77-й день вегетации), доля старых и отмерших листьев возрастает в 2,5 раза, взрослых – в 2,2 раза, молодых снижается в 1,9 раза (табл. 14).

Таблица 14

Структура и качество вегетативных побегов *Rh. carthamoides* на 6-й год жизни, в расчете на 1 т сырья

Возрастной состав листьев	П а р а м е т р ы					
	Размеры листьев, см		Масса 1 листа, г	Массовая доля, %	20Е, %	Выход 20Е, г
	длина	ширина				
Молодые неразвернутые	<u>3 – 23*</u>	<u>0,3 – 1,0</u>	<u>0,10</u>	<u>9,1</u>	<u>0,43</u>	<u>250</u>
	3 – 26	0,3 – 1,0	0,07	0,9	0,38	26
Молодые полуразвернутые	<u>14 – 28</u>	<u>1 – 2</u>	<u>0,35</u>	<u>13,5</u>	<u>0,35</u>	<u>302</u>
	18 – 68	1,5 – 8,0	0,57	11,1	0,31	261
Взрослые	<u>20 – 37</u>	<u>3 – 12</u>	<u>0,37</u>	<u>51,2</u>	<u>0,28</u>	<u>917</u>
	58 – 98	10 – 26	2,51	23,2	0,19	335
Старые	<u>13 – 23</u>	<u>3 – 5</u>	<u>0,20</u>	<u>14,2</u>	<u>0,15</u>	<u>136</u>
	77 – 102	13 – 24	3,53	29,6	0,11	248
Отмершие	<u>3 – 26</u>	<u>0,5 – 5,0</u>	<u>0,05</u>	<u>12,0</u>	<u>0,10</u>	<u>77</u>
	5 – 91	2 – 22	0,58	35,2	0,03	80
Всего	–	–	–	–	–	<u>1683</u> 950

* В числителе – данные на 30-й день вегетации

В знаменателе – на 77-й день

В молодых неразвернутых листьях обнаружена наибольшая концентрация 20Е, не зависящая от фенологической фазы развития

растений, соответственно 0,43 и 0,38 % на 30-й и 77-й дни вегетации. У полуразвернутых листьев содержание 20Е снижается незначительно, при этом масса листьев данного возраста увеличивается соответственно в 3,5 и 8,0 раз в сравнении с неразвернутыми. Во взрослых листьях содержание 20Е намного меньше, чем у молодых (соответственно 0,28 и 0,19 %). В старых листьях содержание 20Е еще ниже, а в отмерших незначительно.

Таким образом, наблюдается концентрация экдистероидов в растущих и развивающихся структурных элементах генеративных побегов. Динамика 20Е во фракциях розеточных листьев сочетается с процессом формирования побегов и происходит перераспределение 20Е от старых листовых органов в пользу молодых растущих.

5.3. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ВЫХОД 20-ГИДРОКСИЭКДИЗОНА ИЗ НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ

Выход с единицы воздушно-сухого сырья.

Генеративные побеги. Зная массовую долю различных элементов в структуре сырья в разные сроки вегетации, мы смогли определить, какие элементы являются перспективными по содержанию в них экдистероидов. Из 1 т лекарственного сырья, собираемого в период начала интенсивного роста, теоретически можно получить 936 г 20Е из генеративных побегов общей массой 360 кг (табл. 13), причем основная часть его будет извлечена из стеблевых листьев (709 г). Использование этих побегов в более поздний срок вегетации делает их практически непригодными для извлечения экдистероидов (ожидаемый выход около 100 г).

Следует также отметить, что, несмотря на относительно высокое содержание 20Е в соцветиях, выход его будет невелик (92 и 77 г), независимо от фенофазы развития растений. Это связано с относительно небольшой массовой долей соцветий в структуре лекарственного

сырья. По этой же причине из семян можно получить только 52 г. Таким образом, генеративные побеги рапontiкума как источник для получения 20Е имеют значение лишь в ранние сроки сбора сырья.

Вегетативные побеги. На 30-й день вегетации масса вегетативных побегов в 1 т сырья составляет 640 кг. Ожидаемый выход 20Е – 1683 г, причем из общей массы молодых листьев возможно получить 552 г экистероидов (табл. 14). Несмотря на относительно более низкое содержание 20Е во взрослых листьях по сравнению с молодыми, наибольший его выход (917 г) можно ожидать именно из данного элемента сырья – за счет его большей массовой доли в структуре биомассы. Вклад старых и отмерших листьев в общий выход 20Е незначителен.

Как уже отмечалось, содержание 20Е сохраняется на высоком уровне в неразвернутых молодых листьях независимо от фазы развития, однако на 77-й день вегетации ожидаемый выход 20Е из них незначителен (всего 26 г) по причине относительно низкой массовой доли. Наибольший вклад в выход 20Е вносят также взрослые развернутые листья, хотя ожидаемое количество в три раза меньше, чем при заготовке в ранние сроки.

Общий теоретический выход из 1 т растительного сырья рапontiкума в начале фазы бутонизации можно ожидать в пределах 2,62 кг по 20-гидроксиэкидизону. К началу плодоношения выход снижается в 2,5 раза (табл. 15).

Выход с единицы площади. В ранние фазы вегетации (до начала бутонизации) выход 20Е увеличивается пропорционально нарастанию сухого вещества с единицы площади (3,77 кг на 6-й год жизни в сравнении 1,44 кг 4-го года жизни). Для поздних сроков вегетации интенсивное нарастание растительной биомассы не сопровождается прямолинейной зависимостью – если сухое вещество уве-

личивается на 588 %, то выход 20Е возрастает лишь на 186 % и составляет 7,02 кг. Уменьшение выхода 20Е с 1 т сырья в поздние сроки вегетации обусловлено снижением концентрации целевого вещества в фитомассе: в приложении к первоначальным величинам падение составляет для генеративных побегов 908 %; для вегетативных 177 %.

Таблица 15

**Продуктивность *Rh. carthamoides* в агроценозе
по выходу 20-гидроксизекдизона, кг**

Единица измерения	Возраст и срок вегетации растений в агроценозе							
	IV год (30 дней)		VI год					
			30 дней		77 дней		Разница выхода, %	
	фито-масса	20Е	фито-масса	20Е	фито-масса	20Е	фито-массы	20Е
1 тонна:	1000	2,62	1000	2,62	1000	1,05	–	–248
Генеративная сфера	160	0,42	360	0,94	240	0,10	–150	–908
Вегетативная сфера	840	2,20	640	1,68	760	0,95	+119	–177
1 гектар:	810	1,44	1440	3,77	8478	7,02	+588	+186
Генеративная сфера	130	0,30	518	1,35	1992	0,86	+385	–157
Вегетативная сфера	680	1,14	922	2,42	6486	6,16	+703	+254

Таким образом, с учетом оптимальных сроков заготовки максимально возможный выход сухой надземной биомассы рапontiкума в качестве лекарственного сырья составляет 1440 кг с 1 гектара площади и приходится на 6-7 годы жизни растений, где содержится 3,77 кг 20-гидроксизекдизона.

Выход из семян. В литературе есть упоминания о сверхвысоких уровнях 20Е в семенах рапontiкума, достигающих 1,5-3,0 % (Slama, 1993; Растительные ресурсы, 1993). Это могло бы стать причиной целенаправленного и экономически выгодного их возделывания для получения фитоэкдистероидов, если бы в условиях агропопуляции подтвердились и данные по сверхвысокой урожайности, доходящих в интродукционных опытах до 600-940 кг/га (Демина и Суслов, 1976;

Моисеев и др., 1979; Тихвинский и Тючкалов, 1989). Расчеты показывают, что в этих случаях выход 20-гидроксиэкдизона из семян мог бы составить от 14 до 28 кг с 1 га площади. В нашем же случае, при наиболее мощно развитой побеговой системе особей на 6-й год жизни, которая многократно превышает до сих пор известные показатели, выход 20Е из всей надземной фитомассы равен 7,02 кг/га.

Чтобы установить реальную значимость семян для получения 20Е, мы провели сплошной учет всех плодоносящих соцветий в агропопуляции во все годы генеративного возраста. В первые годы плодоношения, приходящиеся на 4-5 годы жизни растений, продуктивность была весьма незначительной: 4233-20188 соцветий и 8,0-30,3 кг семян на 1 га. Растения 6-го года жизни характеризовались наивысшими показателями репродукции: 27079 соцветий и 108,3 кг семян. В отдельных ячейках ценопопуляции зафиксировано 33600 соцветий, содержащих 136,3 кг семян. В последующие годы показатели постепенно снижались от максимально достигнутых величин.

Уровень концентрации 20Е в семенах составил $0,57 \pm 0,12$ %, с разбросом крайних значений от 0,39 до 0,80 % (табл. 16). По выходу 20Е с 1 т сырья семена имеют наилучшие показатели среди рассмотренных нами элементов биомассы, превышая уровни молодых неразвернутых листьев в 1,3-1,5 раза, а полуразвернутых в 1,6-1,8 раза.

Таблица 16

Биопродуктивность семян *Rh. carthamoides* в качестве источника 20-гидроксиэкдизона на 6-й год жизни ($M \pm \sigma$)

Показатели	Единицы измерения		
	Соцветие	Особь	Гектар
Количество корзинок, шт	1,00	$1,22 \pm 0,29$	33600 ± 7980
Масса семян	$4,01 \pm 0,42$ г	$4,95 \pm 1,55$ г	$136,27 \pm 42,60$
Выход 20Е	$22,41 \pm 3,47$ мг	$27,00 \pm 6,72$ мг	$0,743 \pm 0,185$ кг

В расчете же на 1 гектар площади продуктивность агропопуляции по выходу 20Е из семян в наилучшие годы не ожидается более 0,743 кг/га (табл. 16). Это составляет 86,7 % от вклада генеративных органов и всего лишь 10,6 % от ожидаемого общего выхода воздушно-сухой фитомассы. Таким образом, семена рапонтикума сафлоровидного могут использоваться в качестве дополнительного сырьевого источника для получения 20-гидроксиэкдизона.

Заключение по главе

Особенности распределения 20-гидроксиэкдизона в надземной биомассе рапонтикума сафлоровидного свидетельствуют о существовании определенных закономерностей в концентрации и локализации экдистероидов. Высокое содержание 20Е характерно для бутонов, цветочных корзинок, а также для молодых листьев генеративных и вегетативных побегов. По мере прохождения возрастных периодов в онтогенезе возрастает значение репродуктивных органов, а в их разрезе – формирующихся семян.

Оптимальным сроком сбора надземной части рапонтикума как источника экдистероидов является период начала интенсивных ростовых процессов. В условиях европейского Северо-Востока этот срок совпадает с началом фазы бутонизации и ограничен, в зависимости от складывающихся погодных условий, второй декадой мая – первой декадой июня. Теоретический выход 20Е из одной тонны надземной части рапонтикума составляет 2,62 кг. Максимальный уровень биопродуктивности в расчете на единицу площади приходится на 6-7 годы возделывания (зрелый генеративный возраст) и составляет 3,77 кг/га для оптимальных сроков заготовки. Выход 20Е из семян не превышает 0,74 кг/га.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря своей уникальной биологической активности рапонтикум сафлоровидный стал “живой легендой восточной медицины”, ему принадлежит “будущее зеленой медицины XXI века”. Широкий спектр биологического воздействия фитоэкдистероидов, нетоксичность и отсутствие последствий позволяет использовать препараты и переработанное сырье из этого растения во многих отраслях народного хозяйства – медицине, животноводстве, пищевой и парфюмерной промышленности, биотехнологии и т.д.

До сих пор проблема заключалась в том, что для удовлетворения высокого спроса на лекарственное растительное сырье источником служили только дикорастущие популяции в субальпийских лугах, оказавшиеся в результате нерегламентированных заготовок на грани полного уничтожения. Искусственно созданные популяции не используются по причине их отсутствия.

Первые интродукционные работы по возможности переноса вида в культуру начались еще в 1928 году, в том числе на Европейском Севере с 1931 года, и были продолжены на широкомасштабном уровне в послевоенные годы. Было выяснено, что рапонтикум обладает большим диапазоном адаптационных возможностей и может широко культивироваться. Неоднократно предпринимались попытки административного внедрения его в производство на правительственном уровне, однако растения исчезали из посевов, не достигнув периода репродукции, участки зарастали сорняками и запахивались. Технология выращивания и заготовки при этом принципиально не отличалась от культивирования других крупнотравных видов на кормовые цели. Исследование биологии основывалось на растениях, выращиваемых в идеализированных условиях и способами, не характерных для условий производ-

ства. Сроки отчуждения надземной массы были ориентированы на фазы развития растений с наибольшими величинами сухого вещества, а используемые в практике животноводства дозы эмпирическими, и не связаны с содержанием экдистероидов в лекарственном сырье.

В настоящей работе использован агроэкологический подход к изучению биологических основ произрастания *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в качестве промышленно возделываемого лекарственного растения. Главный результат проделанной в течение 10 лет работы состоит в том, что разработан единый комплекс научных основ по выращиванию и заготовке экологически чистой продукции из надземной биомассы рапонтикума. Впервые проведен критический и разносторонний анализ изученности проблем, сдерживающих внедрение рапонтикума в реальное производство. Выявлены принципиально новые, специфические для изучаемого вида особенности роста и развития в условиях агропопуляции; установлена зависимость жизненного цикла от воздействующих природных и антропогенных факторов; показана управляемая аллелопатическая активность против сорных видов. Установлены оптимальные сроки заготовки и биопродуктивный потенциал вида по выходу 20-гидроксиэкдизона на единицу массы сырья и возделываемой площади. Найдены наиболее физиологически активные компоненты и дозы сырья, которые послужат основой для разработки новых, экологически безопасных фармпрепаратов.

Задачи дальнейшего этапа научных изысканий должны базироваться на комплексном эколого-биохимическом подходе к функционированию особей рапонтикума сафлоровидного в агросистеме как единой ценопопуляции, создающей фитогенное поле в почвенном пространстве и вступающей в межвидовые взаимоотношения с другими видами растений, почвенной и эпифитной микрофлоры при

участии продуцируемых им стероидных метаболитов (Ковганко и Ахрем, 1990; Телитченко и Остроумов, 1990).

Возникла необходимость в разработке стандартов, регламентирующих качество растительного лекарственного сырья из надземной фитомассы. Уникальность биологической активности каждого отдельного вида растений обеспечивается различным сочетанием в нем множества соединений химической природы, которое не постоянно в течение срока вегетации и/или может быть нарушено при переработке сырья. Нужно выявить факторы, обеспечивающие сохранность целевых веществ в конечном продукте: способы заготовки, методы сушки, режимы и длительность хранения, так как в большинстве случаев только предполагается их наличие (Тимофеев и др., 1996).

Требует расширенных исследований выявленная нами ростостимулирующая активность биологически активных веществ из фитомассы рапontiкума на растительных организмах с использованием специальных биотестов, необходимо более широко оценить возможность их практического использования в практическом растениеводстве (Тимофеев, 1995, 1999). Близкие по строению действующего вещества брасиностероиды отнесены к новому классу регуляторов роста растений (Хрипач и др., 1993), но являются дорогостоящими и малодоступными.

Реальное осуществление этих задач имеет множество прикладных направлений, которые должны решаться в тесном сотрудничестве представителей научных лабораторий и практических специалистов различного профиля: биологов, экологов, биохимиков, почвоведов, медиков, агрономов, ветеринаров и т.д.

Высокий спрос на мировом рынке на экдистероидсодержащие препараты (Fluka, 1990; Northen Biochemikal Company, 1996) должен послужить стимулом вложения средств держателей капитала в финансирование предстоящих разработок.

ВЫВОДЫ

1. В результате многолетних исследований агропопуляции рапонтикума сафлоровидного в условиях Европейской среднетаежной провинции установлено, что в оптимальных условиях произрастания (на супесчаных почвах) длительность хозяйственного использования ценоза составляет свыше 10 лет.

2. Потенциал продуктивного долголетия растений закладывается в прегенеративном периоде и обеспечивается многолетним циклическим развитием системы розеточных побегов. Раннее вступление в генеративный период, обильное плодоношение приводят к гибели боковых вегетативных побегов с почками возобновления и служат причиной укоренного прохождения онтогенеза у особей.

3. Опад надземных органов рапонтикума обладает ценозорегуляторной активностью, которая может принимать как тормозящее, так и стимулирующее рост и развитие сорных видов значение. Для ингибирования пырея ползучего, вызывающего гибель особей рапонтикума в посевах, необходим двухгодичный срок накопления и сохранности отмерших растительных остатков в подстилке.

4. Наивысшие показатели продуктивности приходятся на зрелый генеративный возраст (VI-VII годы жизни) и составляют 8,5 т/га по воздушно-сухой массе. В структуре урожая основную долю составляют розеточные листья вегетативных побегов. Процессы их отрастания, развития и отмирания происходят в течение всей вегетации и не приурочены к определенным фенофазам.

5. Максимальным содержанием 20-гидроксиэкдизона характеризуются молодые органы растений и семена. Оптимальным сроком заготовки лекарственного сырья является начало фазы бутонизации растений. Расчетный выход 20-гидроксиэкдизона с учетом оптимальных сроков составляет 2,6 кг с 1 т сырья.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ

1. Вид характеризуется эволюционно обусловленным потенциалом многолетней продуктивной жизнедеятельности (свыше 10 лет). Прерывание и ускоренное завершение онтогенеза может быть вызвано причинами как внешнедействующими экологическими, так и внутренними, но обе могут быть преднаправлены человеческой деятельностью.

Гибель особей возможна при неправильном выборе участка под закладку агропопуляции (неблагоприятный водно-воздушный режим, присутствие токсичных химических элементов в почвенном растворе, зачатков сорных растений – в особенности пырея ползучего).

Антропогенное воздействие на посевы в молодом возрасте (скашивание, междурядные обработки) стимулирует заселение и закрепление пырея, который затем выживает особи рапонтикума из ценоза.

2. Отвечающий реальным экологическим условиям модельный вариант участка должен характеризоваться набором следующих параметров, изначально предопределяющих дальнейшую судьбу посевов:

А. Объект – агропопуляция с площадью не менее 0,5 га (в среднем 2-4 га). Почвы супесчаные с высоким уровнем плодородия. Реакция среды близка к нейтральной. Местоположение на средних и высоких частях рельефа. Участок должен быть компактной, не узковытянутой формы, оптимальная ширина его не менее 35-40 м. Предыдущие культуры в севообороте – однолетние и пропашные культуры.

Б. Посев подзимний, с междурядьями 70 см. Нормы высева семян 2-3 кг/га. Оптимальная плотность особей после всходов 70-100 тыс./га. Плотность во взрослом состоянии 24-28 тысяч кустов на 1 га.

3. Агротехнические приемы возделывания необходимо ориентировать на достижение режима замкнутости и фитоценотической устойчивости против внедрения сорных видов, что достигается накоплением растительных остатков возделываемой культуры в почвенной

подстилке. В первые 2-3 года возделывания посевы не должны скашиваться, а междурядные обработки исключаются. Минеральные удобрения применяются в дозе (NPK)₉₀. Органические удобрения вносятся с 3-4 летнего возраста, до начала отрастания растений.

4. Оптимальные сроки заготовки высококачественного лекарственного сырья ограничены фазой начала бутонизации, наступающей примерно через месяц после начала вегетации растений. Объектом сбора сырья могут быть только молодые листья вегетативных побегов и верхушечная часть цветоноса. Лекарственное сырье может использоваться в различных отраслях животноводства в составе кормовых добавок для стимулирования синтеза белка, в качестве лечебно-профилактического средства для снижения смертности молодняка.

5. Основные выводы и положения диссертационной работы могут быть использованы при чтении курса лекций по лекарственному растениеводству, положены в основу создания новых высокоактивных фармпрепаратов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- 1.Аброськин Н.И. Особенности биологии и некоторые приемы возделывания рапонтика сафлоровидного в условиях Московской области: Автореф. дис...канд. с.-х. наук. – М., 1976. – 18 с.
- 2.Абубакиров Н.К. Гормоны линьки насекомых в растениях Средней Азии // Известия АН Казахской ССР. Сер. хим. – 1984. № 4. – С. 49-53.
- 3.Акназаров О.А., Мамадризохонов А.М., Содаткадамов М.С. Предпосевная обработка семян УФ-лучами и ее влияние на рост и развитие растений ячменя в условиях высокогорий Памира // Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в Ботанических садах СССР. – М.: ГБС АН СССР, 1984. – С.5-6.
- 4.Анищенко Е.А. Морфогенез *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // Растительные ресурсы. – 1977. Т. 13. Вып. 3. – С.485-491.
- 5.Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. – М., 1986. – С. 263.
- 6.Ахрем А.А., Ковганко В.В. Экдистероиды: химия и биологическая активность. – Минск: Наука и техника, 1989. – 327 с.
- 7.Белоусова Л.С., Денисова Л.В., Никитина С.В. Редкие растения СССР. – М.: Лесная пром-сть, 1979. – 216 с.
- 8.Бендер К.И., Гоменюк К.А., Фрейдман С.А. Указатель по применению лекарственных растений в научной и народной медицине. – Саратов: Изд-во СГУ, 1988. – 112 с.
- 9.Беспалов В.Г., Александров В.А., Яременко К.В. и др. Подавление развития экспериментально индуцированных опухолей нервной системы с помощью препаратов из *Eleyterococcus senticosus*, *Rhaponticum carthamoides* и *Plantago major* // Растительные ресурсы. – 1992. Т.28. № 4. – С. 66-71.
- 10.Бобков Ю.Г., Виноградов В.М., Катков В.Ф., Лосев С.С., Смирнов А.В. Фармакологическая коррекция утомления. – М.: Медицина, 1984. – 208 с.
- 11.Буинова М.Г. Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1988. – 96 с.
- 12.Вавилов П.П. Проблема растениеводства в Коми АССР (вопросы биологии, интродукции, агротехники). – Сыктывкар, 1964. – 79 с.
- 13.Вавилов П.П., Моисеев К.А. Новые силосные растения и их значение в создании кормовой базы животноводства // Новые силосные растения. Материалы Третьего симпозиума. – Сыктывкар, 1966. – С. 15-26.
- 14.Василевич В.И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Ботанический журнал. – 1993. № 10. – С. 1-15.

15. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. – М.: Просвещение, 1978. – 478 с.

16. Вересковский В.В., Чекалинская И.И., Пашина Г.В. Динамика содержания экистерона у видов рода *Rhaponticum* Ludw. // Растительные ресурсы. – 1983. Т.19. Вып.1. – С.60-65.

17. Ветеринарная фитотерапия. – М.: Росагропромиздат, 1988. – 174 с.

18. Ветроградская Н.А., Полубень А.П. Создание и использование долголетних культурных пастбищ на торфяно-болотных почвах // Луга на болотах (Науч. труды Кировской лугоболотной опытной станции). – Киров, 1993. – С. 20-23.

19. Володин В.В., Мишуров В.П., Колегова Н.А., Тюкавин Ю.А., Портнягина Н.В., Постников Б.А. Экистероиды растений семейства Asteraceae. Сыктывкар, 1993. – 20с. (Научные доклады) / Коми научный центр УрО РАН; Вып.319.

20. Головкин Б.Н. Основные закономерности поведения травянистых многолетников, переселенных в районы Субарктики: Автореферат канд...док. биол. наук. – Апатиты, 1973. – 33 с.

21. Головкин Т.К., Табаленкова Г.Н., Добрых Е.В., Гляд В.М. Накопление и химический состав биомассы рапонтика сафлоровидного // Лекарственные растения в природе и в культуре. – Сыктывкар, 1995. – С. 63-73 (Тр. Коми науч. центра УрО Российской АН, № 141).

22. Головкин 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) / Коми научный центр УрО РАН. – Сыктывкар, 1996. – 140 с.

23. Головкин Т.К., Фролов Ю.М., Володин В.В. Эколого-биологические принципы изучения растений – продуцентов биологически активных веществ // Международное совещание по фитоэкистероидам. Программа и тезисы докладов. – Сыктывкар, 1996. – 140 с.

24. Гончарова Т.А. Энциклопедия лекарственных растений (лечение травами): В 2-х тт. Т.1. – М.: Изд. Дом МСП, 1998. – 560 с.

25. Грибкова Н.Г., Корецкая Т.П. Климатическое обоснование размещения силосных культур на Севере // Проблемы освоения пойм северных рек (Вып. VII серии по сельскохозяйственным проблемам Севера). – М.: Агропромиздат, 1987. – С. 83-89.

26. Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. – Киев.: Наукова Думка, 1965. – 200 с.

27. Гродзинский А.М. Методологические проблемы изучения аллелопатии // Аллелопатия растений и почвоутомление. Избранные труды. – Киев: Наукова Думка, 1991. – С. 369-374.

28. Грюммер Г. Роль токсичных веществ во взаимоотношениях между растениями // Механизмы биологической конкуренции. – М.:

Мир, 1964. – С. 277-288.

29. Демина А.Е., Суслов П.Е. Влияние подкормок на рост, развитие и продуктивность марального корня // Новые культуры в народном хозяйстве и медицине. Материалы научной конференции. Часть 2. – Киев.: Наукова Думка, 1976. – С. 71-72.

30. Добровольский Г.В., Шеремет Б.В., Афанасьева Т.В., Палачек Л.А. Почвы: Энциклопедия природы России. – М.: АБФ, 1998. – 368 с.

31. Долбая Г.Р. Токсичность некоторых фунгицидов в отношении макроспориоза и аскохитоза марального корня // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование. (Тезисы докладов VII Всесоюзного симпозиума по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1990. – С. 55-56.

32. Доспехов Б.М. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

33. Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики. – М.: Финансы и статистика, 1996. – 368 с.

34. Емельянова И.М., Малышева Г.А., Попова Т.П. Повышение продуктивности мелиорируемых земель Нечерноземья. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 255 с.

35. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «ЛАНАР», 1995. – 224 с.

36. Журавлева Н.А. Физиология травянистого сообщества. Принципы конкуренции. – Новосибирск: ВО «Наука». Сибирское отделение, 1994. – 172 с.

37. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений: теория и практика // Сельскохозяйственная биология. Серия «Биология растений». – 1995. № 3. – С. 4-31.

38. Зайдельман Ф.Р. Естественное и антропогенное переувлажнение почв. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 287 с.

39. Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 260 с.

40. Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.

41. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина П.Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи современной биологии. – 1993. Т.113. Вып.4. – С. 402-404.

42. Здравохранение и фарминдустрия России. Справочник (адреса, продукция, услуги). – М.: ИНФАРМХИМ, 1994. – 445 с.

43. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. – Казань: Изд-во КГУ, 1989. – 146 с.

44. Иванченко В.А. Растения и работоспособность. – М.: Знание, 1984. – 64 с.

45. Игловиков В.Г. Настоящее и будущее кормопроизводства Рос-

сии // Кормопроизводство. 1993. № 1. – С.2-5.

46.Игнатьева И.П. Классификация и биоморфологические особенности корневищ двудольных и однодольных травянистых поликарпиков. – М.: Известия ТСХА. 1994. № 1. – С. 60-78.

47.Иевлев Н.И. Маралий корень // Кормовые растения на торфяных почвах Европейского Севера. – Ленинград.: Наука, Ленинградское отделение, 1983. – С. 79-87.

48.Какпаков В.Т. Онторегуляторы в жизни пчел // Пчеловодство, 1993. № 5-6. – С. 8-9.

49.Карначук Р.А., Протасова Н.Н., Добровольский М.В. и др. Физиологическая адаптация листа левзеи к спектральному составу света // Физиология растений, 1987. – Т. 34. Вып. 1. – С. 51.

50.Ковганко Н.В., Ахрем А.А. Стероиды: Экологические функции. – Минск: Наука и техника, 1990. – 224 с.

51.Концепция развития адаптивного земледелия Кировской области / Под ред. Фигурина В.А. – Киров, НИИСХ Северо-Востока, 1998. – 116 с.

52.Кортиков А.В., Кортиков В.Н. Лекарственные растения. Энциклопедия. – М.: Рольф, Айрис-пресс, 1998. – 768 с.

53.Косторной В.Ф. Нетрадиционные кормовые культуры: Дополнительные резервы // Кормовые культуры. – 1989. № 2. – С. 31-34.

54.Кочанов Н.Е., Василенко Т.Ф., Борисенков М.Ф. Эстральный цикл коровы. – Сыктывкар, 1994. – 60 с.

55.Кузнецова М.А., Рыбачук И.З. Фармакогнозия. – М.: Медицина, 1993. – 448 с.

56.Кулаковская Т.В. Продуктивность рапонтика сафлоровидного в условиях южной Карелии // Материалы VII Всероссийского симпозиума по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1993. – С. 91-92.

57.Кулаковская Т.Н. Оптимизация агрохимической системы почвенного питания растений. – М.: Агропромиздат, 1990. – 219 с.

58.Куракина И.О., Булаев В.М. Экдистен – тонизирующее средство в таблетках по 0,005 г. // Новые лекарственные препараты. – 1990, Вып. 6. – С. 16-18.

59.Кушке Э.Э., Алешкина Я.А. Левзея сафлоровидная. – М.: Медгиз, 1955. – 11 с.

60.Кшникаткина А.Н., Гущина В.А., Пенкина Е.Н. Влияние биопрепаратов ассоциативной группы на продуктивность рапонтика сафлоровидного (*Rhaponticum carthamoides*) // Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Интродукция нетрадиционных и редких сельскохозяйственных растений», Т.4. – Пенза, 1998. – С. 24-27.

61.Лайдинен Г.Ф., Калинина С.И. Фитоценотическая роль кормовых злаков при возделывании на различных типах почвы в Южной Карелии // Растительные ресурсы. – 1995. Т. 31. Вып. 1. – С. 3-15.

62.Ларин Л.Г. Агрометеорологическое обоснование возделывания рапонтика сафлоровидного в Нечерноземной зоне РСФСР: Автореф. канд...геогр. наук. – М., 1982.

63.Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). – М.:Наука, 1981. – 96 с.

64.Лекарственные растения и сырье // Государственный реестр лекарственных средств. – М., 1995. – С. 353.

65.Лукашов В.Н., Островский М.Н., Жумагулов Ж.Ж. Рапонтик сафлоровидный на юге-востоке Казахстана // Материалы VII Всероссийского симпозиума по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1993. – С. 95-96.

66.Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. – Казань, Изд-во КГУ, 1976.

67.Макаревич В.Н., Понятовская В.М. Круглогодичные фенологические наблюдения при изучении продуктивности луговых сообществ. Методика и предварительные результаты // Фенологические особенности растений в связи с их географией и продуктивностью. – Л., 1972. – С. 80-88.

68.Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений / Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск, 1975. – С. 3-14.

69.Маркаров А.М., Маслова С.П. Формирование подземных побегов травянистых многолетних растений // Репродуктивная биология растений (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 158). – Сыктывкар, 1998. – С. 93-99.

70.Мартынов Ю.Д. Технология производства лекарственного растительного сырья. – М.: Медицина, 1979. – 216 с.

71.Марченко О.С. Проблемы технического обеспечения кормопроизводства в России // Кормопроизводства. 1993. № 2. – С. 2-10.

72.Маслов Б.С., Минаев И.В., Губер К.В. Справочник по мелиорации. – М.: Росагропромиздат, 1989. – 384 с.

73.Матвеев Н.М. Основные направления и достижения в развитии аллелопатии в СНГ после выхода в свет монографий Г. Грюммера и С.И.Чернобривенко // Успехи современной биологии. – 1996. Т. 116. Вып. 1. – С.37-47.

74.Машковский М.Д. Лекарственные средства. В 2-х частях. Часть 1. – М.: Медицина, 1993. – 736 с.

75.Медведев П.Ф., Сидоров Ф.Ф. Маралий корень // Новые многолетние кормовые растения. – Лениздат, 1970. – С. 13-23.

76.Мелоян А.А., Борисенко Л.А., Долбая Г.Р. Химические факторы воздействия при интродукции нетрадиционных кормовых растений // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование. (Тезисы докладов VII

Всесоюзного симпозиума по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1990. – С. 125-126.

77.Методические указания по изучению коллекции многолетних кормовых трав. / Под ред. Иванова А.И. – М.: ВНИИ растениеводства им. Н.И.Вавилова (ВИР), 1979.

78.Методические указания по селекции многолетних трав. – М.; ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1985. – 123.

79.Мишуров В.П., Скупченко Л.А., Рубан Г.А. Новые крупнотравные кормовые растения в условиях Севера // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование (Тезисы докладов VII Всесоюзного симпозиума по новым кормовым растениям). – Сыктывкар, 1990. – С. 128-129.

80.Мишуров В.П. Интродукция горца Вейриха на Севере. – СПб.: Наука, 1993. – 144 с.

81.Моисеев К.А., Вавилов П.П., Болотова В.С., Космортов В.А. Новые перспективные силосные растения в Коми АССР. – Сыктывкар, 1963. – 240 с.

82.Моисеев К.А., Соколов В.С., Мишуров В.П., Александрова М.И., Коломийцева В.Ф. Малораспространенные силосные растения. – Л.: Колос, 1979. – 328 с.

83.М-СИТИ: Медицинский коммерческий журнал. – М.: 1995.

84.Мухина Н.А., Шутова З.П., Кириллов Ю.И. Кормовая база Нечерноземья. – Л.: Колос, 1980. – 248с.

85.Научно – прикладной справочник по агроклиматическим ресурсам СССР (ежегодные данные). Архангельская область. – Архангельск.: Северное территориальное управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, 1992-1996. – 237 с.

86.Некратова Н.А., Михайлова С.И., Некратов Н.Ф. Экспресс-методы определения лекарственного сырья *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Paeonia anomala* L. // Растительные ресурсы. – 1989. Т. 25. Вып.3. – С.432-438.

87.Некратова Н.А. Изучение ценокомплексов дикорастущих сырьевых растений как одна из задач ботанического ресурсоведения [на примере *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin] // Растительные ресурсы. – 1992. Т. 28. Вып. 2. – С. 1-13.

88.Некратова Н.А. Заметки об изменчивости *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) и *Poligonum Bistorta* (Polygonaceae) в Алтае-Саянской горной области // Ботанический журнал. – 1995. Т. 80. № 11. – С. 77-84.

89.Некратова Н.А. Эколого-биологические особенности лекарственных растений как основа эксплуатации их природных популяций // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Тезисы докладов, предъявленных II (X) съезду Русского ботанического общества.

– СПб: Бот. ин-т РАН, 1998. Т.1. – С. 347-348.

90. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. – Т. 1. Теория организации биоморф. – М.: Недра, 1997. – 630 с.

91. Орлова И.В., Носов А.М., Лукша В.Г., Володин В.В. Синтез экидистероидов в растениях, культурах клеток *Rhaponticum carthamoides* Willd. (Iljin) // Физиология растений. – 1994. Т. 41. № 6. – С. 907-912.

92. Пельменев В.К. Медоносные растения. – М.: Россельхозиздат, 1985. – 144 с.

93. Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 150 с.

94. Полевой А.Н. Сельскохозяйственная метеорология. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 424 с.

95. Положий А.В., Некратова Н.А. Рапонтик сафлоровидный – *Rhaponticum carthamoides* (Willd) Iljin // Биологические особенности растений, нуждающихся в охране. – Новосибирск, 1986. – С. 198-226.

96. Попов Н.Б. Рапонтик сафлоровидный – ценный биостимулятор // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование (Тезисы докладов VII Всесоюзного симпозиума по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1990. – С. 152-154.

97. Попов В.В., Иванов В.И. Питательные и стимулирующие свойства рапонтика сафлоровидного // Материалы докладов Второго Международного Симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования». – Пущино, 1997. Т. 5. – С. 897-898.

98. Постников Б.А. Маралий корень и перспективы его использования в народном хозяйстве // Растительные ресурсы. – 1969. Т. 5. Вып. 2. – С. 247-254.

99. Постников Б.А. Маралий корень // Кормовые культуры. – 1989. № 2. – С. 34-35.

100. Постников Б.А. Маралий корень и основы введения его в культуру. – Новосибирск, СО РАСХН, 1995. – 276 с.

101. Постников Б.А. Маралий корень и основы введения его в культуру: Автореф. дис... докт. биол. наук. – Новосибирск, 1996. – 35 с.

102. Постников Б.А. О некоторых проблемах изучения и внедрения в производство новых кормовых фитоэстрогенных растений в Сибири // Теория и практика использования биологически активных веществ в животноводстве. Тезисы научной конференции. – Киров, 1998. – С. 70-71.

103. Постников Б.А. Биотехнологические аспекты создания промышленных плантаций марального корня // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование. Материалы IX Международного симпозиума по новым

кормовым растениям. – Сыктывкар, 1999. – С. 156-157.

104. Почвенно-географическое районирование СССР. – М.: Наука, 1963.

105. Почвы и кормовые угодия подсобного хозяйства ЦБК Котласского района, Архангельской области. – М.: ТСХА, 1994. – 57 с.

106. Природно-климатический очерк Котласского района Архангельской области. – М.: ТСХА, 1994. – 32 с.

107. Природно-сельскохозяйственное районирование земельного фонда СССР. – М.: Агропромиздат, 1986.

108. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: МГУ, 1983. – 296 с.

109. Разумов В.А. Справочник лаборанта-химика по анализу кормов. – М.: Россельхозиздат, 1996. – 304 с.

110. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Т.7. Сем. Asteraceae. – СПб.: Наука, 1993. – С. 161-163.

111. Растительные ресурсы России и сопредельных государств: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Butomaceae – Turphaceae. Т. 8. – СПб.: Наука, 1994. – С. 125-126.

112. Ревина Т.А., Карначук Р.А., Протасова Н.Н. Физиолого-биохимические аспекты интродукции экистероидосодержащих растений // Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в Ботанических садах СССР. – М.: ГБС АН СССР, 1984. – С. 149-150.

113. Регистр лекарственных средств России. – М.: ИНФАРМХИМ, 1993. – 1006 с. / Дополнение. – 1994. – 496 с.

114. Регистр лекарственных средств России 1997/98. – М.: Ремако, 1997. – 880 с.

115. Регистр РАУ-ПРЕСС. – М.: Информационное агентство «РАУ-ПРЕСС», 1991. – 1744 с.

116. Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. – М.: Наука, 1983. – С. 40.

117. Романович В.Ф. Биологические особенности генеративных побегов некоторых представителей сложноцветных // Теоретические и методические вопросы изучения семян интродуцированных растений. Тезисы докладов VI Всесоюзного совещания по семеноведению и семеноводству интродуцентов. – Баку, 1981. – С. 87-88.

118. Самохин В.Т., Бузлама В.С. Проблема повышения резистентности организма животных // Проблема повышения резистентности животных. Сб. науч. трудов. – Воронеж, 1983. – 188 с.

119. Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая – ценное лекарственное растение. – Томск: Изд-во ТГУ, 1987. – 254 с.

120. Сахарова Н.А. Ресурсы и биологические основы рационального использования некоторых лекарственных растений Кузнецкого Алатау: Автореф. канд. биол. наук. – Томск, 1980. – 23 с.

121.Сацыперова И.Ф., Рабинович А.М. Проект общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений // Растительные ресурсы. – 1990. Т. 26. Вып. 4. – С. 587-597.

122.Свиридова Т.П. Опыт выращивания *Rhaponticum carthamoides* (Wild.) Iljin на юге Томской области // Растительные ресурсы, 1980. – Вып. 4. – С. 536-541.

123.Свиридова Т.П. Семенная продуктивность и качество семян двух видов рода *Rhaponticum*, выращиваемых на юге Томской области // Материалы VII Всероссийского симпозиума по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1993. – С. 142-143.

124.Селиванова О.К. Биологические особенности и изменчивость морфологических признаков *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, выращиваемого в Карелии // Растительные ресурсы. – 1979. Т. 15. Вып.2. – С. 177-183.

125.Семенова-Тян-Шанская А.М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. – Л.: Наука, 1977. – 191 с.

126.Серебрякова Т.И. Морфология побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 359 с.

127.Синицына В.Г. Продуктивность рапонтика сафлоровидного в некоторых фитоценозах хр. Азатау // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тезисы докладов VII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. – Алма-Ата, Наука, 1988. – С. 301-302.

128.Смелов С.П. Биологические основы луговодства. – М.: Сельхозгиз, 1947. – 230 с.

129.Соболевская К.А. Интродукция растений в Сибири. – Новосибирск, Наука, 1991. – 184 с.

130.Соколов В.С., Базылев Э.Я. Маралий корень и возможности комплексного использования его в народном хозяйстве // Новые культуры в народном хозяйстве и медицине. Материалы научной конференции. Часть 2. – Киев.: Наукова Думка, 1976. – С. 70-71.

131.Сосков Ю.Д. Некоторые биологические особенности *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // Ботанический журнал. – 1959. Т. 44. № 4. – С. 507-513.

132.Сосков Ю.Д. Род *Rhaponticum* Adans. Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т.28. – С. 303-332.

133.Сосков Ю.Д. Новая номенклатурная комбинация и ряды в роде *Rhaponticum* Adans // Новости систематики высших растений. – 1971. – Т. 8. – С. 254-256.

134.Справочник агронома Нечерноземной зоны. – М.: Агропромиздат, 1990. – 575 с.

135.Справочник по заготовкам лекарственных растений / Ивашин Д.С., Катина З.Ф., Рыбачук И.З. и др. – Киев: Урожай, 1989. – 288 с.

136.Султангазина Г.Ж., Мынбаева Р.О., Аденов С.М. Особенности онтогенеза левзеи сафлоровидной в условиях Центрального Ка-

захстана // Растительные ресурсы и биотехнология в агропромышленном комплексе. – Владикавказ: Эра, 1998. – С.18-19.

137. Сыров В.Н., Курмуков А.Г. Об анаболической активности фитоэкдизона, выделенного из *Rhaponticum carthamoides* (Willd) Iljin // Фармакология и токсикология. – 1976. №6. – С. 690-693.

138. Сыров В.Н., Курмуков А.Г. О тонизирующих свойствах экдистерона, выделенного из левзеи сафлоровидной // Доклады АН УзССР. – 1977. № 12. – С. 27-30.

139. Телитченко М.М., Остроумов С.А. Введение в проблемы биохимической экологии: Биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды. – М.: Наука, 1990. – 288 с.

140. Тимофеев Н.П. Некоторые практические итоги внедрения нетрадиционного кормопроизводства // Материалы VIII Всероссийского симпозиума по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1993. – С. 152-153.

141. Тимофеев Н.П. Результаты практического внедрения в свиноводство рапонтика сафлоровидного в качестве экдистероидного сырья // Материалы III-й Международной конференции по селекции, технологии возделывания и переработки нетрадиционных растений. – Симферополь, 1994. – С. 166-167.

142. Тимофеев Н.П. Экдистероиды: Параллели биорегуляторного действия. Противошоковый эффект на стахисе, аллелопатическая активность // Первый Международный симпозиум "Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования". – Пушкино, 1995. – С. 163-165.

143. Тимофеев Н.П., Володин В.В., Фролов Ю.М. Некоторые аспекты производства экдистероидосодержащего сырья из надземной части *Rhaponticum carthamoides* (Wild.) Iljin // Международное совещание по фитоэкдистероидам. – Сыктывкар, 1996. – С. 90.

144. Тимофеев Н.П. Эффект малых доз экдистероидов в пчеловодстве // Тез. докл. междунар. конф. "Селекция, экология, технология возделывания и переработки нетрадиционных растений". – Симферополь, Таврия, 1996. – С. 231.

145. Тимофеев Н.П., Ивановский А.А. Анаболический эффект малых доз препаратов рапонтика // Международное совещание по фитоэкдистероидам. – Сыктывкар, 1996. – С. 133.

146. Тимофеев Н.П. Фитоэкдистероиды: Физиологическое воздействие на *Stachys S.* Перспективы практического использования в растениеводстве // Третий Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования». Т. 1. – Пушкино, 1999. – С. 381-382.

147. Новая технология и производственная эффективность высококачественного растительного сырья рапонтика сафлоровидного // Третий Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные рас-

тения и перспективы их практического использования». Т. 3. – Пушино, 1999. – С. 465-467.

148.Титлянова А.А., Тесаржева М. Режимы биологического круговорота. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1991. – 150 с.

149.Тихвинский С.Ф., Тючкалов Л.В. Перспективные кормовые культуры. – Киров, Волго-Вятское кн. изд-во, 1989. – 112 с.

150.Тихомиров А.А., Лисовский Г.М., Сидько Ф.Я. Спектральный состав света и продуктивность растений. – Новосибирск: Наука, 1991. – 168 с.

151.Тихонова В.Л., Кружалина Т.Н., Шугаева Е.В. Влияние замораживания на жизнеспособность некоторых культивируемых лекарственных растений // Растительные ресурсы. – 1997. Т.33. Вып.1. – С. 68-74.

152.Ткаченко Ф.М., Синицын А.П., Чубарова Г.В. Силосные культуры. – М.: Колос, 1974. – 287 с.

153.Токарева Д.Н. Хранение лекарственного растительного сырья. – М.: Медицина, 1974. – 71 с.

154.Томпсон Л.М., Троу Ф.Р. Почвы и их плодородие. Пер. с англ. – М., 1982. – 461 с.

155.Триль В.М., Паршутин Ф.В. Запасы сырья *Poligonum Distorta* L. и *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в Кузнецком Алатау (Кемеровская область) // Растительные ресурсы. – 1987. Вып. 3. – С. 374-381.

156.Тропические и субтропические растения закрытого грунта: Справочник. Под ред. Гродзинского А.М. – Киев: Наукова Думка, 1988. – 412 с.

157.Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991. – 216 с.

158.Тюрина Е.В. Адаптивные свойства семян как показатель экологической эволюции видов сем. Зонтичных // Теоретические и методические вопросы изучения семян интродуцированных растений. Тезисы докладов VI Всесоюзного совещания по семеноведению и семеноводству интродуцентов. – Баку, 1981. – С. 21-24.

159.Уранов А.А. Фитогенное поле. – В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. 2. – М.: Наука, 1965.

160.Фармацевтическое производство России. – СПб.: ФАРОС, 1998. – 946 с.

161.Фарминдустрия – 98/99. – СПб.: ФАРОС, 1998. – 720 с.

162.Фирмы Германии, занятых производством и переработкой лекарственного растительного сырья и изготовлением препаратов на их основе. – М.: ВНИИСЭНТИ, 1996.

163.Фирмы Японии, занятых производством и переработкой лекарственного растительного сырья и изготовлением препаратов на их основе. – М.: ВНИИСЭНТИ, 1996.

164. Флора Сибири. Т. 13: Asteraceae (Compositae) / В 14 т. – Новосибирск: Наука, Сибирское предприятие РАН, 1997. – 472 с.

165. Флоря В.Н. Биологические основы интродукции растений в ССР Молдова: Автореферат дис...докт. биол. наук. – Кишинев, 1990. – 39 с.

166. Ходжаев К., Халматов Х.Х. Итоги интродукции перспективных лекарственных растений в Ботаническом саду АН Уз СССР // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент, 1963. Вып. 2.

167. Холодова Ю.Д. Фитостероиды // Биохимия человека и животных. – Киев, 1987. Вып. 11. – С. 27-41.

168. Хрипач В.А., Лахвич Ф.А., Жабинский В.Н. Брассиностероиды. – Минск: Наука и техника, 1993. – 287 с.

169. 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. Вып. 4. – С. 525-530.

170. Черник В.Ф. Биологические особенности развития семян травянистых интродуцентов: Автореф. дис...канд. биол. наук. – М., 1983. – 22 с.

171. Шаин С.С. Регуляция биопродуктивности в онтогенезе культивируемых лекарственных растений: Автореф. дис...докт. биол. наук. – М.: ВИЛАР, 1991. – 48 с.

172. Швецова В.М. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений на Севере. – Л., 1987. – 94 с.

173. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. – М.: Колос, 1992. – 594 с.

174. Шуткин А.Т. Перспективные кормовые культуры на рекультивированных торфяниках // Научные труды Кировской лугоболотной опытной станции. – Киров, 1993. – С. 86-92.

175. Юрчак Л.Д., Побирченко Г.А. Методологические подходы исследования эфиромасличных и лекарственных растений // Методологические проблемы аллелопатии. – Киев: Наукова Думка, 1989. – С. 37-45.

176. Яковлев Г.М., Новиков В.С., Хавинсон В.Х. Резистентность, стресс, регуляция. – Л.: Наука, 1990. – 238 с.

177. Bernier G., Kinet J.-M., Sachs R. The Physiology of Flowering. Vol. I. – Boca Ration, Florida: CRC Press. 1993. – P. 159-177.

178. Bernier G., Kinet J.-M., Sachs R. The Physiology of Flowering. Vol. II. – Boca Ration, Florida: CRC Press. 1993. – 314 p.

179. Dinan L. Distribution of phytoecdysteroids within individual plants of species of the Chenopodiaceae // Eur. J. Entomol. – 1995. V. 92. N.1. – P. 295-300.

180. Fluka. Chemika, biochemica 1990/1991 // Fluka Chemic AG. 1990. – P. 556.

181. Harper J. L. Population biology of plants. – L.; N.Y.: Acad. press, 1977. – 892 p.

182. Koudela K., Tenora J., Bajer J., Mathova A., Slama K. Simulation of growth and development in Japanese guails after oral administration of ecdysteroid-containing diet // Eur. J. Entomol. – 1995. Vol. 92. – P. 349-354.

183. Northen Biochemikal Company 1996 // Workshop on phytoecdysteroids. – Syktyvkar, Komi Sci Centre Ural Division RAS, 1996. – P. 89.

184. Nosberger J., Opitz W., Boberfeld V. Grund-futter-production. – Berlin, Hamburg: 1986. – P. 182.

185. Rice E.L. Allelopathy. – N.Y; L.: Acad. press, 1984. – 442 p.

186. Selepcova L., Sommer A., Vargova M. Effect of feeding on a diet containing varying amounts of *Rhaponticum carthamoides* hay meal on selected morphological parameters // Eur. J. Entomol. – 1995. Vol. 92. – P. 391-397.

187. Slama K., Lafont R. Insect hormones – ecdysteroids: their presence and actions in vertebrates (Review) // Eur. J. Entomol. – 1995. Vol. 92. – P. 355-377.

188. Slama K. Ecdysteroids: insect hormones, plant defensive factors, or human medicine ? // Phytoparastica. – 1993. Vol. 21. – P. 3-8.

**ФОТОИЛЛЮСТРАЦИИ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ОНТОГЕНЕЗ
RH. CARTHAMOIDES (WILLD.) ILJIN
НА СУПЕСЧАНЫХ ПОЧВАХ**

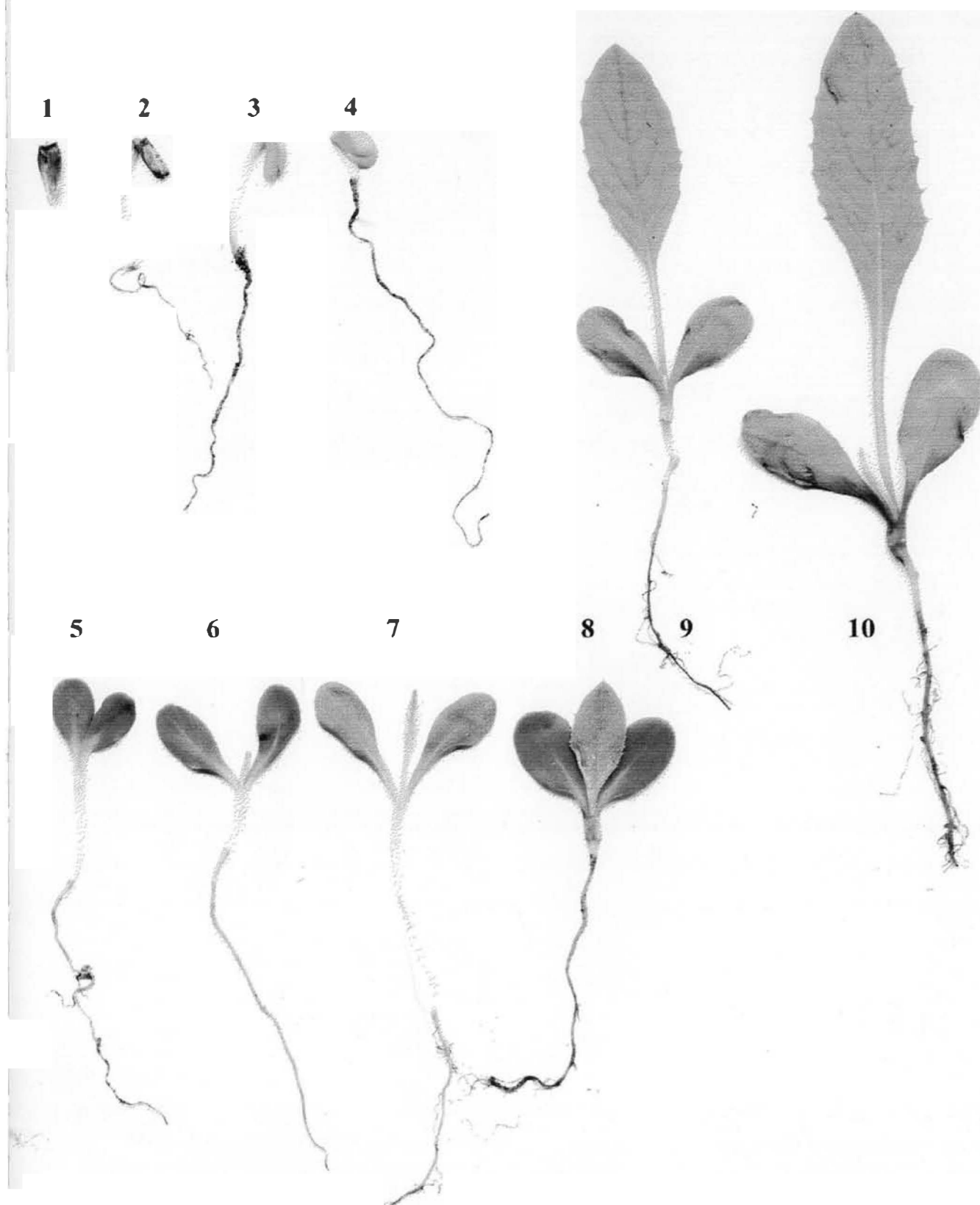


Рис.1. Этапы развития проростков *Rhaponticum carthamoides* (Wild) Iljin
Масштаб - 135%



Рис.2. Ювенильные растения: Формирование розеточного побега
Масштаб 78%

Рис. 4. Имматурные цельнолистные особи

(1 растение - 2 побега, 11 листьев; 2 растение - 2 побега, 14 листьев)

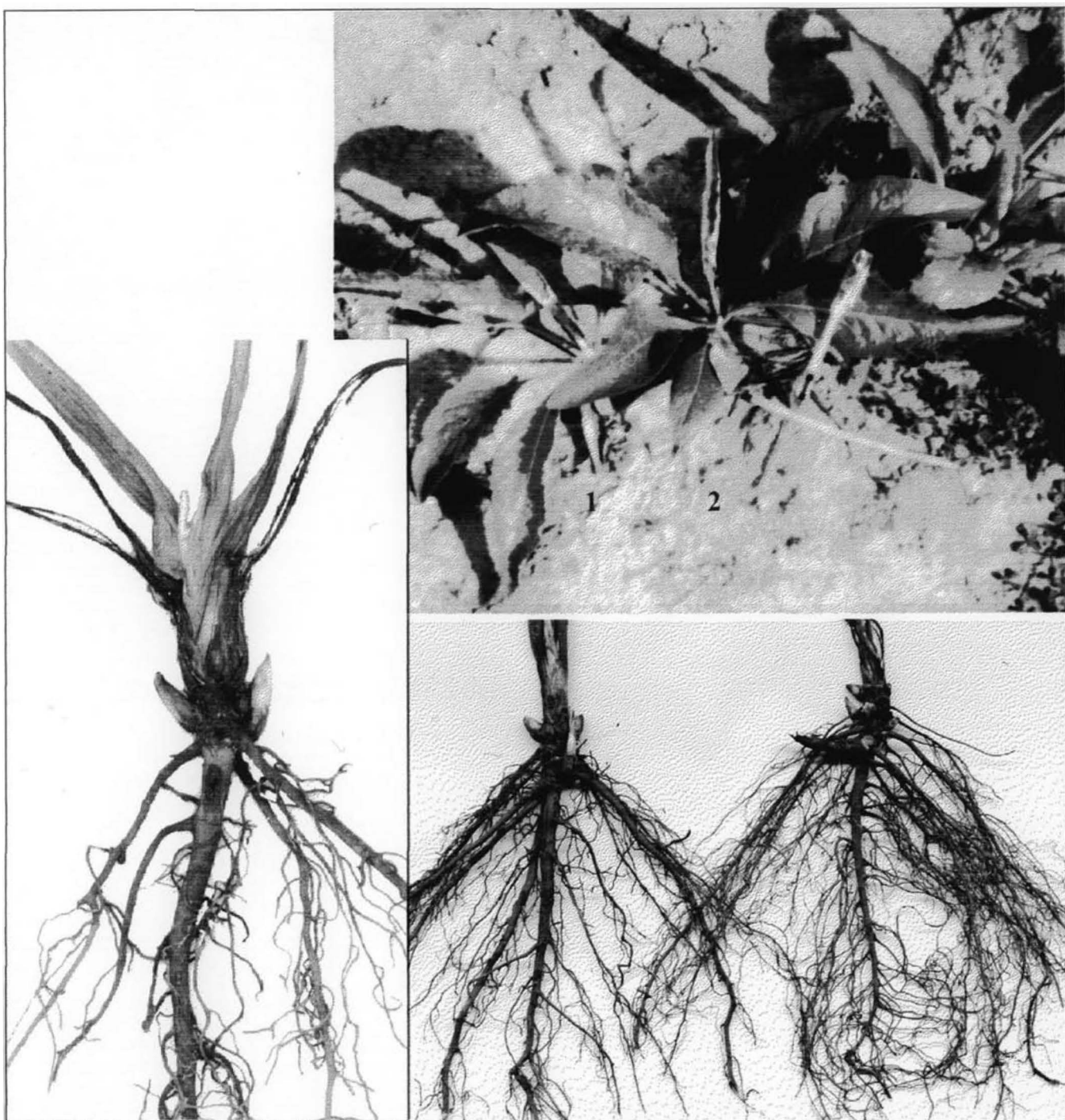


Рис. 3. Начало имматурного
возраста

Рис. 5. Разрастание стеблекорня
(апикальная часть главного корня отмерла)

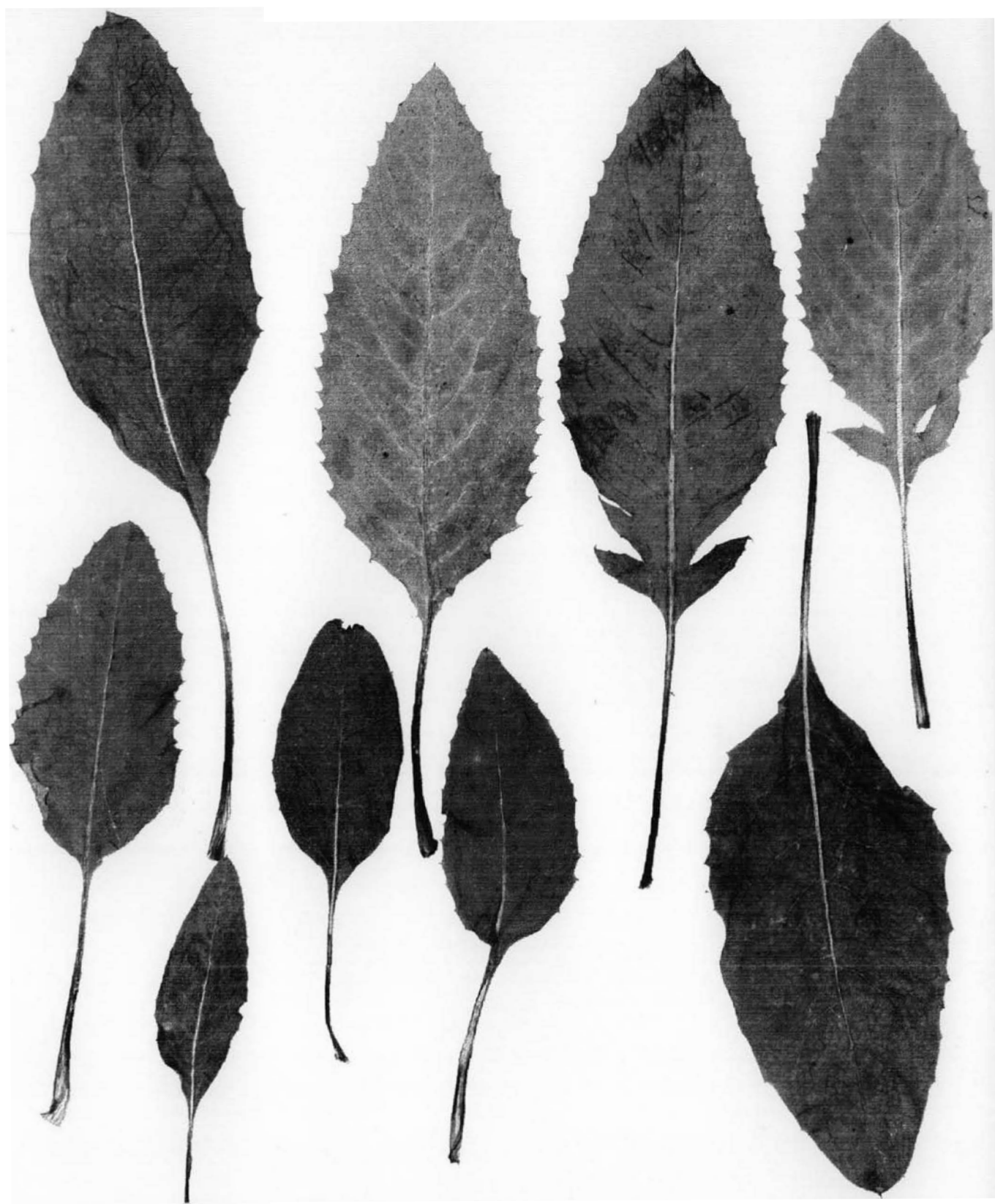


Рис. 6. Розеточные листья *R. carthamoides* в конце 1-го года жизни

е

Рис. 7. Развитие вторичной розетки на 2 год жизни

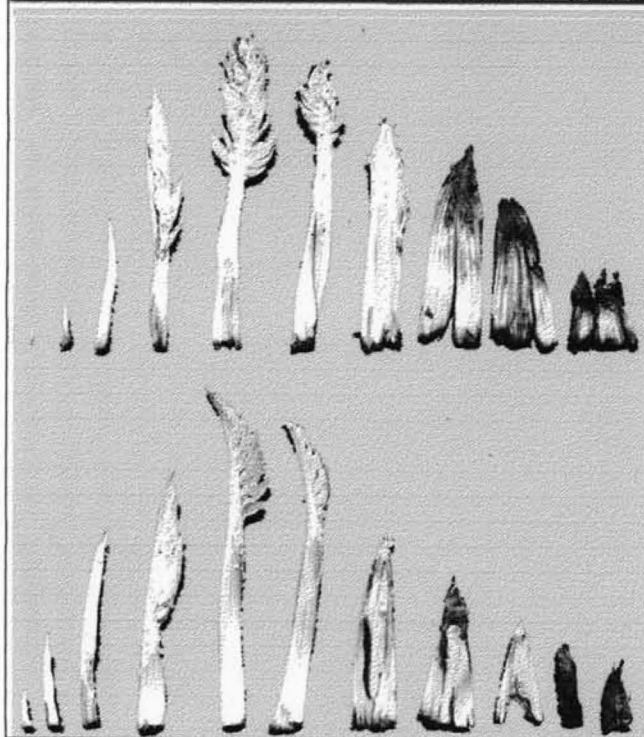


Рис. 8. Листовой ряд терминальной почки

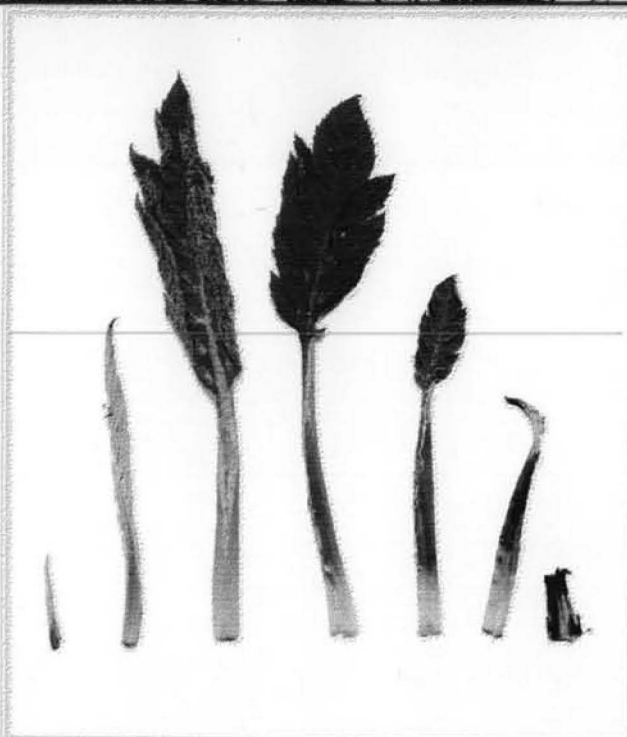


Рис. 9. Листовой ряд вегетативного побега в начале отрастания

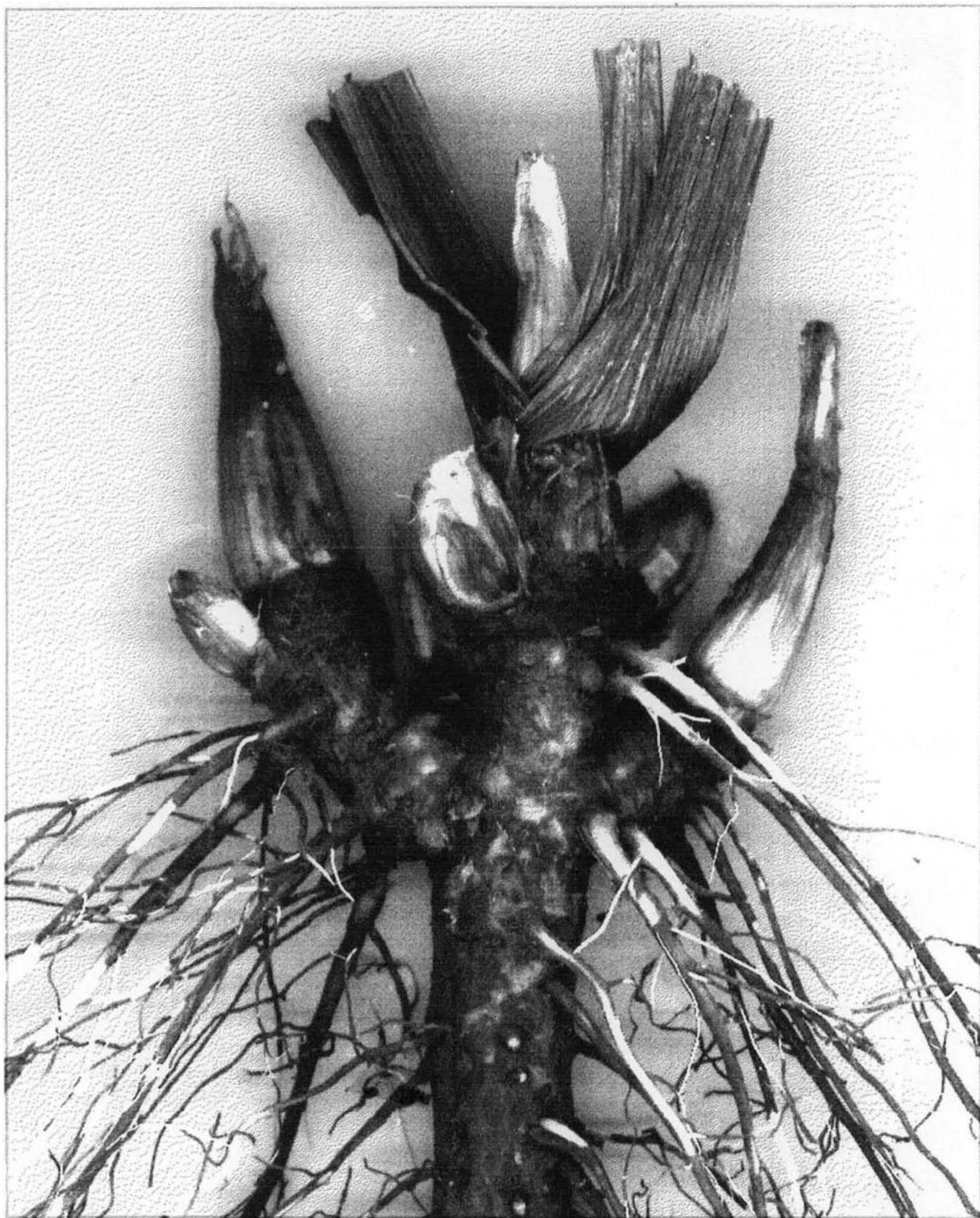


Рис.10. Имматурное возрастное состояние:
Разветвление зародышевого побега. Образование корневища.

Молодые генеративные растения 4 года жизни

Рис. 15. Общий вид



Рис. 17. Листовой ряд генеративной системы

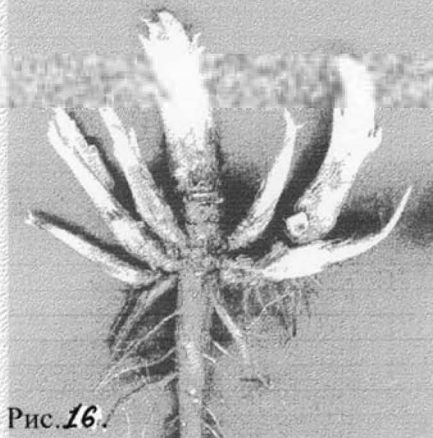
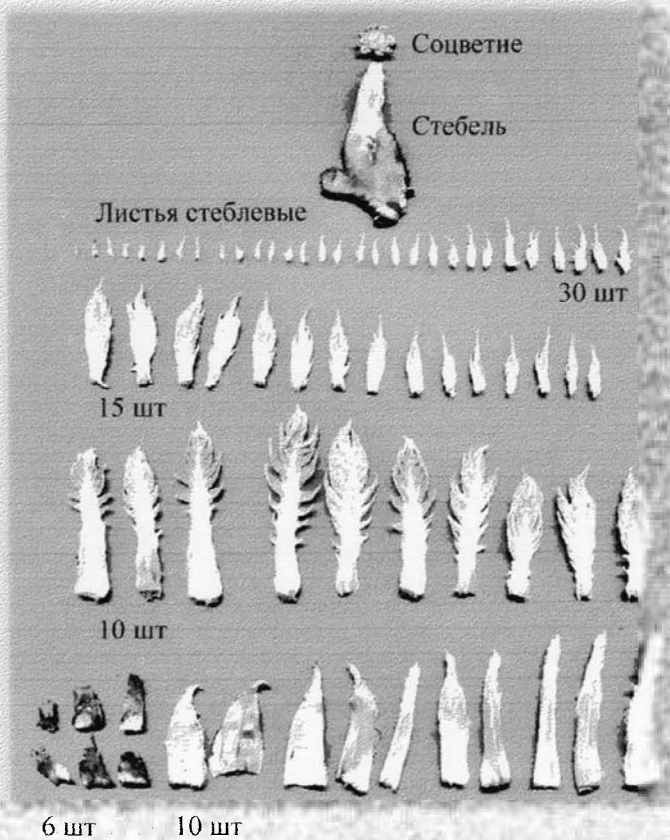


Рис. 16.

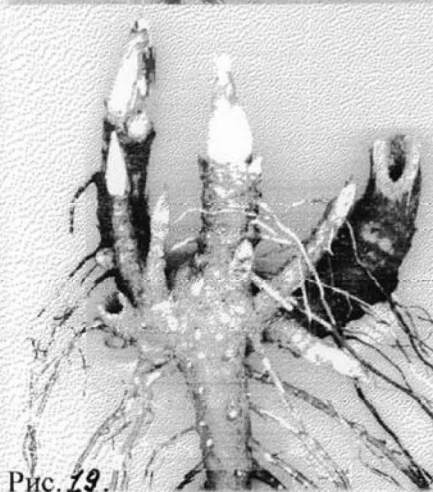


Рис. 19.



Рис. 18. Ингибирование фазы репродукции

Побеговая система:
рис. 16. - в начале отрастания
рис. 19. - после репродукции

ЗРЕЛОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ



Рис. 21. Общий вид: Фаза цветения. 8 год

Рис. 20. Мощь побегов на 7 год
(2 вегетативных, 1 генеративный)

Рис. 22. Подземная сфера в конце 6 года



Рис. 23. Ветвление корневища

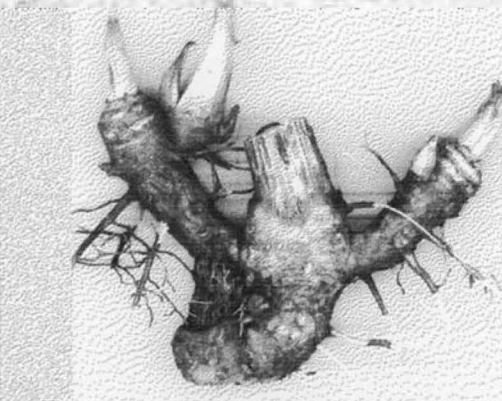


Рис. 24. Фрагмент ветви корневища

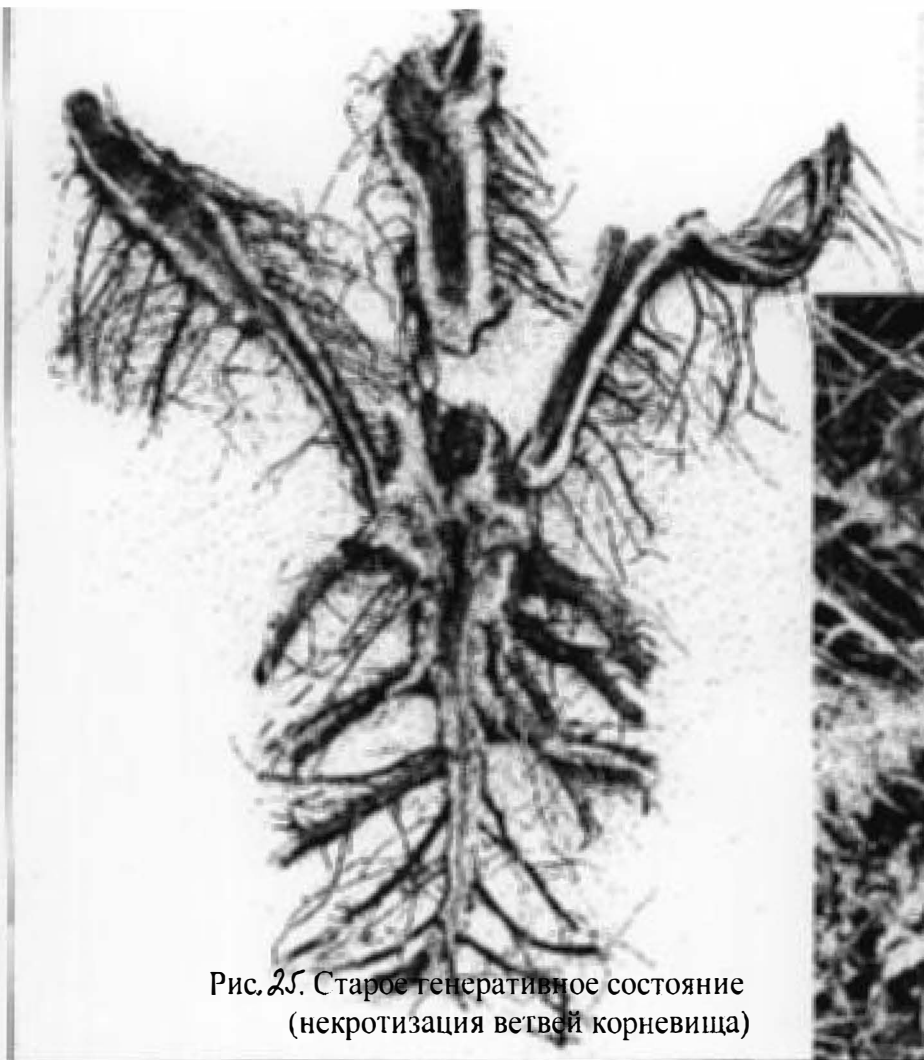


Рис. 25. Старое генеративное состояние
(некротизация ветвей корневища)

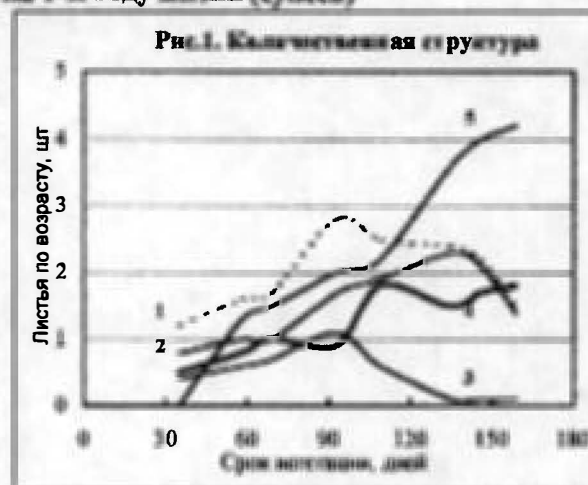


Рис. 26. Накопление стеблей и старых листьев в фитомассе

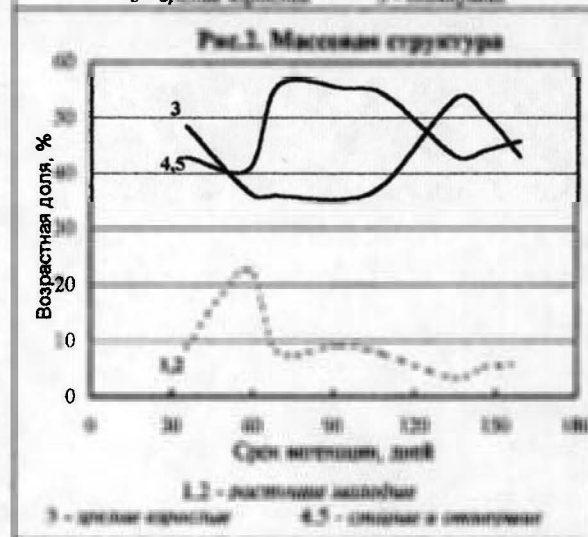
**МАССОВАЯ И КОЛИЧЕСТВЕННАЯ СТРУКТУРА
ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ *RH. CARTHAMOIDES* В ОНТОГЕНЕЗЕ
ПРИ ПРОИЗРАСТАНИИ НА СУПЕСЧАНЫХ ПОЧВАХ**

Таблица 1. Структура вегетативных побегов *Pharbitis nil* на 1-м году жизни (сумма)

Листья по возрасту и состоянию	Ед. измерения	Длина								
		14.5	18.4	11.7	22.7	25.8	10.9	26.9	7.10	20.10
Срок вегетации	дни	10	35	58	69	93	109	135	146	159
Возрастное состояние		количество	г (масса)	г (масса)	г (масса)	г (масса)	г (масса)	г (масса)	г (масса)	г (масса)
1. По массе, всего:		13.3	10.3	11.3	20.0	26.3	22.0	423.7	296.7	203.0
а) молодые растущие		13.3	10.3	41.7	31.7	21.0	22.1	13.2	15.4	20.6
... неразвернутые		14.0	1.0	3.7	2.0	2.0	0.0	11.1	5.4	20.7
... полуразвернутые		-	-	38.0	29.7	19.0	22.0	2.1	6.0	1.9
б) зрелые взрослые		-	10.3	67.1	90.3	20.0	20.1	27.3	100.3	131.2
в) отжившие		-	25.0	74.6	148.0	134.3	20.1	25.7	131.1	143.2
... старые		-	25.0	46.7	72.0	32.6	21.1	77.8	40.1	37.8
... отмершие		-	-	27.7	76.0	101.7	0.0	145.7	42.0	704.4
а) молодые растущие		-	10.3	22.7	2.3	9.3	7.6	3.3	5.2	5.8
... неразвернутые		-	1.0	2.0	1.7	1.0	1.7	2.7	1.2	1.3
... полуразвернутые		-	1.0	20.7	7.0	8.3	5.9	0.6	2.0	0.5
б) зрелые взрослые		-	10.3	36.6	36.0	35.0	20.3	53.6	80.6	43.0
в) отжившие		-	10.3	40.7	90.0	55.0	64.1	43.1	44.2	45.8
... старые		-	12.0	25.1	37.1	21.7	20.8	18.2	21.1	16.3
... отмершие		-	-	15.1	20.7	33.7	27.3	24.9	20.0	29.5
2. По количеству, всего:		10.0	3.0	6.6	5.7	9.0	8.6	9.6	9.6	9.6
а) молодые растущие		10.0	1.0	1.0	1.7	2.0	2.0	2.4	1.3	1.5
... неразвернутые		10.0	0.0	1.0	1.0	1.7	1.0	2.3	1.1	1.4
... полуразвернутые		10.0	0.0	0.0	0.7	1.7	0.0	0.1	0.1	0.1
б) зрелые взрослые		10.0	1.0	1.7	1.5	1.7	2.1	2.1	1.7	1.1
в) отжившие		10.0	0.0	2.1	2.5	2.0	4.0	5.1	6.7	6.0
... старые		10.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	1.5	1.7	1.8
... отмершие		10.0	-	1.0	1.5	2.0	2.7	3.6	4.0	4.2
а) молодые растущие	%	40.0	29.0	20.0	21.0	29.0	35.0	22.0	15.6	15.6
... неразвернутые	%	26.0	18.0	17.5	21.0	22.0	23.0	22.0	14.6	14.6
... полуразвернутые	%	13.0	11.0	11.3	14.0	6.0	1.0	1.0	1.1	1.1
б) зрелые взрослые	%	43.0	31.0	26.3	23.0	20.0	21.0	17.7	21.0	21.0
в) отжившие	%	16.7	38.0	41.0	20.0	44.0	53.1	59.4	63.5	63.5
... старые	%	16.7	14.0	17.5	12.1	20.0	15.0	17.7	18.0	18.0
... отмершие	%	-	24.1	23.4	27.0	24.0	37.5	41.7	45.7	45.7



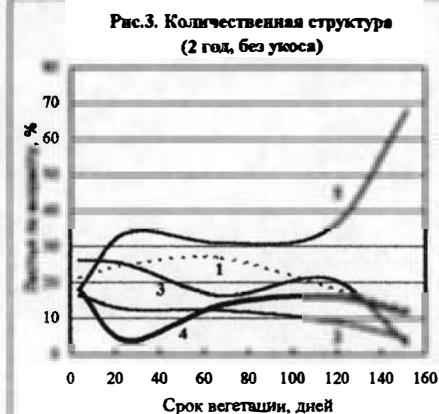
1 - неразвернутые
2 - полуразвернутые
3 - зрелые взрослые
4 - старые



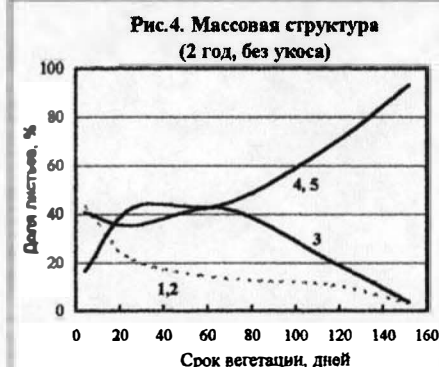
1.2 - растущие молодые
1.3 - зрелые взрослые

Таблица 2. Структура вегетативных побегов *Rhaponicum carthagenicum* 2-4 года жизни на супеси, осеннего посева (4 год - влажный)

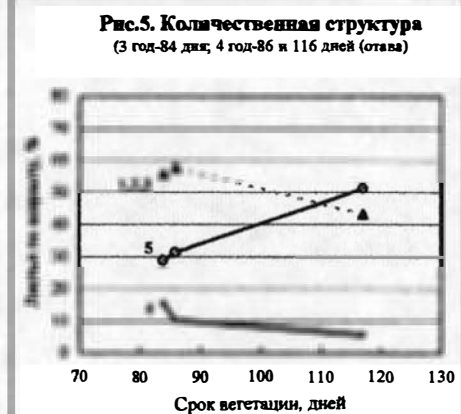
Листья по возрастному составу	Ед. изм-я	осенний посев								
		2-й год					3-й год	4-й год		
		14.5	24.5	5.7	23.8	27.9	24.7	3.8	3.1	
Срок вегетации	дней	4	26	68	117	152	84	86	117	
Возрастное состояние		<i>in</i> (имматурное)					<i>v</i> (взр.)	<i>gl</i>	(отав)	
1. По массе, всего:	г	0,16	0,5	6,2	5,0	2,7	9,7	51,5	8,4	
а) молодые растущие	г	0,06	0,8	0,8	0,5	0,1	0,7			
... неразвернутые	г	0,06		0,10	0,03	0,02	0,08	28,4	4,1	
... полуразвернутые	г	-		0,7	0,5	0,1	0,6			
б) зрелые взрослые	г	0,06		2,6	1,0	0,1	2,7			
в) отжившие	г	0,02		2,8	3,5	2,5	6,3	23,1	4,3	
... старые	г	0,01		1,7	1,6	0,5	3,6	6,1	0,9	
... отмершие	г	0,01		1,1	1,9	2,0	2,7	17,0	3,4	
а) молодые растущие	%	42,9	21,5	13,6	10,8	3,0	7,4	55,4	48,8	
... неразвернутые	%	42,9	2,4	1,6	0,6	0,8	0,8			
... полуразвернутые	%	-	19,5	12,0	10,2	2,2	6,6			
б) зрелые взрослые	%	40,7	35,4	42,2	20,4	3,7	27,7	44,8	51,2	
в) отжившие	%	16,4	42,7	44,2	68,8	93,3	64,9	11,8	10,7	
... старые	%	8,2	19,5	26,9	30,9	17,6	36,9	33,0	40,5	
... отмершие	%	8,2	23,1	17,3	37,9	75,7	28,0			
2. По количеству, всего:	шт	6,1	8,0	12,3	17,2	23,7	23,7	57,9	38,7	
а) молодые растущие	шт	2,3	3,0	4,8	4,8	2,4	9,2			
... неразвернутые	шт	1,3	2,0	3,3	3,2	1,8	6,2	33,5	16,7	
... полуразвернутые	шт	1,0	1,0	1,5	1,6	0,6	3,0			
б) зрелые взрослые	шт	1,6	2,0	2,0	3,6	0,4	4,0			
в) отжившие	шт	2,2	3,0	5,5	8,8	11,0	10,5	24,4	22,0	
... старые	шт	1,1	0,3	1,7	2,8	1,6	3,7	6,3	2,2	
... отмершие	шт	1,1	2,7	3,8	6,0	9,4	6,8	18,1	19,8	
а) молодые растущие	%	37,7	37,5	39,0	27,9	17,4	26,1	57,8	43,2	
... неразвернутые	%	21,3	25,0	26,8	18,6	7,6	26,1			
... полуразвернутые	%	16,4	12,5	12,2	9,3	4,4	12,7			
б) зрелые взрослые	%	26,3	25,0	16,3	20,9	2,9	17,3	42,2	56,8	
в) отжившие	%	36,0	37,5	44,7	51,2	79,7	44,3	10,3	5,7	
... старые	%	18,0	3,7	13,8	16,3	6,9	15,5	31,3	5,7	
... отмершие	%	18,0	33,8	30,9	34,9	68,1	28,8			



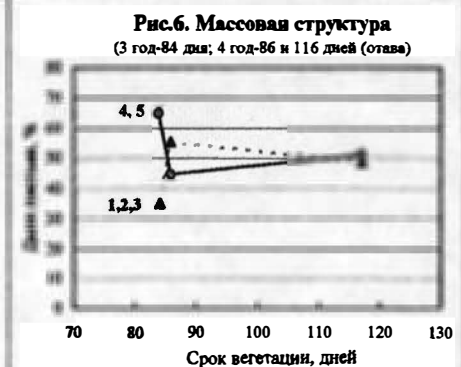
1 - неразвернутые
2 - полуразвернутые
3 - зрелые взрослые
4 - старые
5 - отмершие



1,2 - молодые растущие
3 - зр. взрослые
4,5 - старые и отмершие



1,2,3 - сумма молодых растущих и взрослых
4 - старые
5 - отмершие

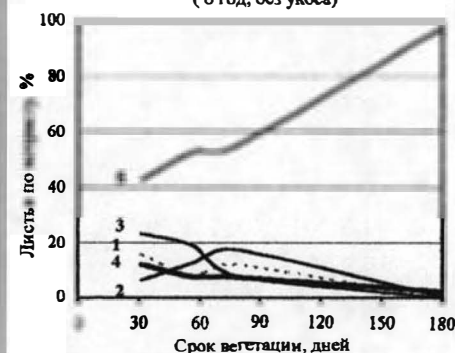


1,2,3 - сумма молодых растущих, взрослых
4, 5 - старые и отмершие

Таблица 3. Структура вегетативных побегов *Rhaponiticum* с 6-9 года жизни на супеси (9 год - влажный)

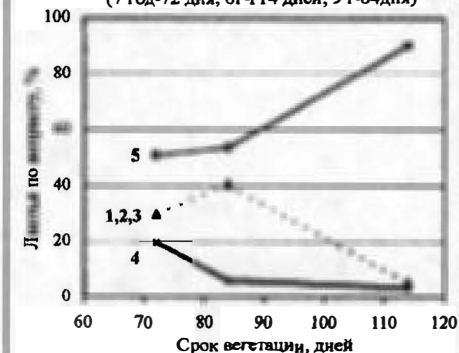
Листья по возрастному составу	Ед. изм-я	6-й год				7 год	9 год	8 год
		18.5	13.6	3.7	13.10	13.7	2.8	25.8
Срок вегетации	дней	31	57	77	179	72	84	114
Возрастное состояние		g2 (генеративное зрелое)				g2	g3	g2
1. По массе, всего:	г	36,7	351,4	270,8	186,4	312,6	208,7	163,2
а) молодые растущие	г	8,3	61,8	32,6	3,9	7,0		1,0
... неразвернутые	г	3,3	4,9	2,5	-	0,7	45,5	0,3
... полуразвернутые	г	5,0	56,9	30,1	3,9	6,3		0,7
б) зрелые взрослые	г	18,8	150,8	62,8	-	98,4		8,2
в) отжившие	г	9,6	138,8	175,4	182,5	207,2	163,2	154,0
... старые	г	5,2	94,2	80,1	3,4	133,0	10,8	15,4
... отмершие	г	4,4	44,6	95,3	179,1	74,2	152,4	138,6
а) молодые растущие	%	22,6	17,6	12,0	2,1	3,7		0,6
... неразвернутые	%	9,0	1,4	0,9	-	0,2	21,8	0,2
... полуразвернутые	%	13,6	16,2	11,1	2,1	2,0		0,4
б) зрелые взрослые	%	51,2	42,9	23,2	-	30,5		5,0
в) отжившие	%	26,2	39,5	64,8	97,9	65,8	78,2	94,4
... старые	%	14,2	26,8	29,6	1,8	42,6	5,7	9,4
... отмершие	%	12,0	12,7	35,2	96,1	23,7	73,0	85,0
2. По количеству, всего:	шт	219,4	329,0	300,4	266	241,8	174,9	213,9
а) молодые растущие	шт	48,8	68,0	89,7	2,0	25,6		10,9
... неразвернутые	шт	34,6	26,0	37,0	-	10,2	70,9	6,7
... полуразвернутые	шт	14,2	42,0	52,7	2,0	15,4		4,2
б) зрелые взрослые	шт	51,0	62,0	25,0	-	46,4		3,2
в) отжившие	шт	119,6	199,0	185,7	264,0	169,8	104,0	199,8
... старые	шт	26,4	25,0	22,7	6,0	47,2	10,7	7,4
... отмершие	шт	93,2	174,0	163,0	258,0	122,6	93,3	192,4
а) молодые растущие	%	22,3	20,6	29,8	0,7			5,1
... неразвернутые	%	15,8	7,9	12,3	-	4,2	40,5	3,1
... полуразвернутые	%	6,5	12,7	17,5	0,7	6,4		2,0
б) зрелые взрослые	%	23,2	18,9	8,3	-			1,5
в) отжившие	%	54,5	60,5	61,9	99,3	70,2	59,5	93,4
... старые	%	12,0	7,6	7,6	2,3	19,5	4,7	3,5
... отмершие	%	42,5	52,9	54,3	97,0	50,7	53,4	89,9

Рис.7. Количественная структура
(6 год, без укоса)



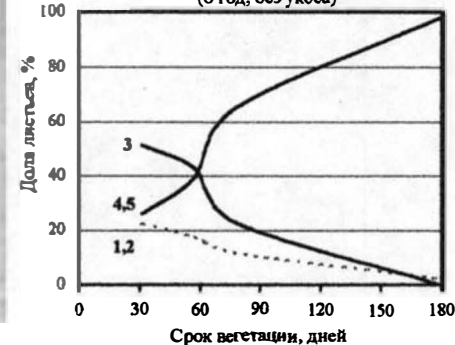
1 - неразвернутые
2 - полуразвернутые
3 - зрелые взрослые
4 - старые
5 - отмершие

Рис.9. Количественная структура
(7 год-72 дня; 8г-114 дней; 9 г-84дня)



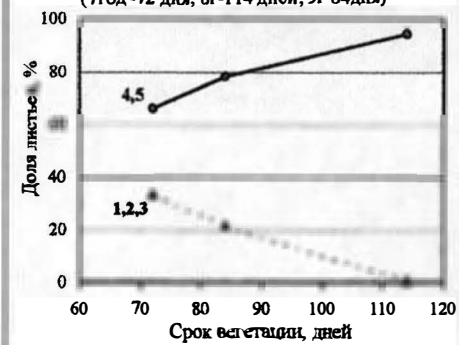
1,2,3 - сумма молодых растущих и взрослых
4 - старые
5 - отмершие

Рис.8. Массовая структура
(6 год, без укоса)



1,2 - растущие молодые
3 - зр. взрослые
4,5 - старые и отмершие

Рис.10. Массовая структура
(7год -72 дня; 8г-114 дней; 9г-84дня)



1,2,3 - сумма молодых растущих, взрослых
4,5 - старые и отмершие

ДИНАМИКА РОСТА ПОБЕГОВ *RHARONTICUM CARTHAMOIDES* В ОНТОГЕНЕЗЕ НА СУПЕСЧАНЫХ ПОЧВАХ

