

ОТЧЕТ ЗА 2009 ГОД ПО ПРОЕКТУ РФФИ 08-04-98840-р_север_а

Статус отчета: зарегистрирован

Дата подписания: 16.01.2010

Подписал: Тимофеев Николай Петрович

Дата регистрации: 18.01.2010

Отчет распечатан: 18.01.2010

Форма 501. КРАТКИЙ НАУЧНЫЙ ОТЧЕТ

1.1. *Номер проекта*
08-04-98840

1.2. *Руководитель проекта*
Тимофеев Николай Петрович

1.3. *Название проекта*
Управление продуктивностью, накоплением действующих веществ и биологической активностью важнейших лекарственных растений Европейского Севера

1.4. *Вид конкурса*
р_север_а - Региональный конкурс СЕВЕР

1.5. *Год представления отчета*
2010

1.6. *Вид отчета*
этап 2009 года

1.7. *Аннотация*
Проект направлен на разработку научных основ создания и управления функционированием искусственных экосистем лекарственных растений, связанных с синтезом ценных биологически активных веществ – фитостероидов (ФЭС), и необходимых для решения задач сохранения здоровья человека – лечения и профилактики сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний, повышения его адаптации к действию неблагоприятных факторов среды обитания.

В течение 2009 г., исходя из необходимости выявления факторов, регулирующих рост, развитие и максимальную продуктивность эрдистероид синтезирующих растений с улучшенным содержанием целевых веществ и высокой биологической активностью в лекарственном сырье, а также базируясь на выявленных закономерностях 2008 г., проведен широкий комплекс научных исследований по следующим направлениям:

1. Изучены закономерности жизнедеятельности и развития корневой системы эрдистероид-синтезирующих (ЭС) растений, особенности строения и формирования ими симбиоза с гломусовыми грибами – эндомикоризы; ее структуру, макро- и микроанатомическое строение, рост и развитие в течение годового цикла.
2. Исследованы динамические связи между развитием эндомикоризы в годовом цикле и ростом надземных органов ЭС-растений во время вегетации.
3. Выявлена ответная реакция ЭС-растений (химсостав, численность, рост и развитие побегов, параметры продуктивности и структура фитомассы) на интенсификацию почвенного питания.
4. Установлено влияние агрохимических и технологических факторов культивирования (внесение 3 видов органических и 6 видов минеральных удобрений, интенсификация отчуждения фитомассы, влажность в корнеобитаемом слое популяций) на величину биосинтеза и качественный состав ФЭС.

Работы проводили в полевых и лабораторных условиях. Использовали популяционные, модельные, анатомо-морфологические, микробиологические, биохимические, агрохимические и статистические методы исследований. По результатам исследований впервые установлены природные закономерности формирования симбиоза и функционирования микоризы ЭС-растений, лежащие в основе управления ростом, развитием, формированием продуктивности, биосинтезом и накоплением высокоактивных ФЭС.

Установлено, что жизнедеятельность эрдистероид синтезирующих видов растений (*Rhaponticum carthamoides*, *R. scariosum*, *Serratula coronata*) в онтогенезе тесно связана с симбиотическими взаимоотношениями с гломусовыми грибами из рода *Glomus* (*Glomeraceae*: *Glomeromycota*). Подробно рассмотрены возрастные этапы развития микоризы в годовом цикле, изменчивость параметров вегетативных структур, а также ключевые моменты, позволяющие растению контролировать гриб и природные факторы, управляющие самим растением.

Выдвинута гипотеза, что через механизмы, лежащие в основе эколого-биохимических взаимодействий везикулярно-арбускулярной микоризы и ЭС-растений, можно управлять продуктивностью, биосинтезом и накоплением ФЭС в растениях – регулируя биологическими, технологическими или агрохимическими методами эффективность микробно-растительных взаимоотношений.

Экспериментально доказана сильная отрицательная реакция *R. carthamoides* на внесение средних и высоких доз органических удобрений в качестве легкодоступных источников питания. При этом способность растений к репродукции снижается в 2-4 раза, продуктивность – в 1.7, биосинтез ФЭС – от 3 до 10 раз. При использовании небольших доз калий содержащих минеральных удобрений (K45) снижение уровня ФЭС в лекарственном сырье было незначительным (на 7-12 %).

Выявлено, что качественный состав ФЭС и обогащенность их малоактивными экидстероидами тесно связано с формированием репродуктивных побегов и развитием их во время вегетации. Поэтому у растений генеративного периода баланс состава ФЭС может быть изменен через воздействие экологических или антропогенных факторов.

Исследования по Проекту соответствуют приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007-2012 годы в области живых систем (утвержденных Президентом РФ 21 мая 2006 г) – это управляемый биологический синтез лекарственных средств и биотехнологические процессы производства лекарственного сырья, новые методы контроля их качества, биологические средства питания и защиты животных.

Результаты исследований представлялись в научных мероприятиях 2009 г. в виде докладов на 3-х Международных конференциях и симпозиумах (Алтайский и Белгородский Госуниверситеты, Московская СельхозАкадемия. По материалам исследований подготовлено и сдано в печать 10 научных публикаций, из которых опубликованы 9; в т. ч. 3 статьи в рецензируемых научных журналах.

- 1.8. *Полное название организации, где выполняется проект*
Крестьянское хозяйство "БИО"

"Исполнители проекта согласны с опубликованием (в печатной и электронной формах) научных отчетов и перечня публикаций по проекту"

Подпись руководителя проекта

Форма 502. КРАТКИЙ НАУЧНЫЙ ОТЧЕТ НА АНГЛИЙСКОМ ЯЗЫКЕ

- 2.1. *Номер проекта*
08-04-98840

- 2.2. *Руководитель проекта*
Timofeev Nikolay Petrovich

- 2.3. *Название проекта*
Control of productivity, accumulation working substances and biological activity of major medicinal plants on European North

- 2.4. *Год представления отчета*
2010

- 2.5. *Вид отчета*
этап 2009 года

- 2.6. *Аннотация*
The design is directed on working out of scientific bases of building and control of functioning of artificial ecosystems of the medicinal plants bound to synthesis of active materials valuable biologically - phytoecdysteroids, and necessary for problem solving of conservation of health of the person - treatments and prophylactics of cardiovascular and cancer diseases, increases of its acclimatisation to action of unfavorable ecological factors of a habitation.

Within 2009 under the Design, proceeding from necessity of revealing of factors, growth-regulating, development and the maximum efficiency ecdysteroids synthesising (Es) plants with the enriched content of target materials and high biological activity in medicinal raw materials, and also basing on the revealed laws of 2008, the wide complex of scientific researches on following directions were made:

1. Laws of life activity and development of an assemblage of rootlets Es-plants, feature of a constitution and formation of symbiose by them with glomus mushrooms - endomyccorhiza were studied; its frame, macro-and a microanatomical constitution, growth and development during an annual cycle.
2. Dynamic communications between development endomyccorhiza in an annual cycle and growth of above-ground members of Es-plants during vegetation were investigated.
3. Response of Es-plants (chemical composition, number, growth and development of propagules, parametres of efficiency and phytomass) on a soil nutrition intensification was revealed.
4. Influence agrochemical and cultivation technology factors (entering of 3 organic and 6 species of fertilizers, an intensification of alienation of biomass, humidity into a root layer of populations) on magnitude of biosynthesis and qualitative compound phytoecdysteroids were positioned.

Works were made in field and laboratory conditions. Population, modelling, anatomo-morphological, microbiologic, biochemical, agrochemical and statistical methods of researches were used. By results of researches connatural laws of formation of symbiose and functioning of a mycorhiza of the Es-plants, underlying controls of growth, development, efficiency formation, biosynthesis and accumulation highly active phytoecdysteroids for the first time have been positioned.

It was positioned, that life activity Es-plants (*Rhaponticum carthamoides*, *R. scariosum*, *Serratula coronata*) in an ontogenesis it was intimately connected to symbiotic relations with mushrooms from genus *Glomus* (*Glomeraceae*: *Glomeromycota*). Age stages of development of a mycorhiza in an annual cycle, variability of parametres of vegetative frames, and also the key moments allowing a plant to monitor a mushroom and natural factors, managing were in detail considered by a plant.

The hypothesis was put forward, that through the mechanisms underlying ecological-biochemical interactions VAM-mycorhiza and Es-plants, it is possible to manage efficiency, biosynthesis and accumulation phytoecdysteroids in

members of plants - controlling biological, technological or agrochemical methods efficacy of microbiological-vegetative plants mutual relations.

Strong negative reaction *R. carthamoides* was experimentally proved on entering of centre and high doses of organic fertilizers as readily available power supplies. Ability of plants to a reproduction drops in 2-4 times, efficiency - to 1.7 times, biosynthesis phytoecdysteroids - from 3-5 to 10 times. At use of small doses potassium of keeping fertilizers (K45) level recession phytoecdysteroids in medicinal raw materials was insignificant (on 7-12 %).

Qualitative compound phytoecdysteroids and containing them low activity ecdysteroids it is bound to formation of reproductive propagules and their development during vegetation. Therefore at plants of the generative season the balance of compound phytoecdysteroids can be varied through influence ecological or anthropogenic factors.

Researches under the Design correspond to priority directions of development of a scientifically-technological complex of Russia for 2007-2012 in the field of alive systems (the Russian Federations confirmed by the President Russia on May, 21st 2006) is a managed biological synthesis of medical products and biotechnological processes of manufacture of medicinal raw materials, a new quality monitoring of their quality, biological means of a feed and animal protection.

Results of researches were introduced in scientific arrangements of 2009 in the form of 3 International conferences and symposiums (Altay and Belgorod State University, Moscow Agricultural Academy). On researches data 10 scientific publications were prepared and 9 of which were sent for the press; including. 3 articles in reviewed scientific journals.

- 2.7. *Полное название организации, где выполняется проект*
Крестьянское хозяйство "БИО"

Подпись руководителя проекта

Форма 503. РАЗВЕРНУТЫЙ НАУЧНЫЙ ОТЧЕТ

- 3.1. *Номер проекта*
08-04-98840
- 3.2. *Название проекта*
Управление продуктивностью, накоплением действующих веществ и биологической активностью важнейших лекарственных растений Европейского Севера
- 3.3. *Коды классификатора, соответствующие содержанию фактически проделанной работы*
04-120
- 3.4. *Объявленные ранее (в исходной заявке) цели проекта на 2009 год*
На 2009 год в Проекте, исходя из необходимости выявления факторов, регулирующих рост, развитие и максимальную продуктивность экдистероид синтезирующих растений с улучшенным содержанием целевых веществ и высокой биологической активностью в лекарственном сырье, а также базируясь на выявленных закономерностях 2008 г., ставились следующие новые задачи:
1. Изучить закономерности жизнедеятельности и развития корневой системы экдистероид-синтезирующих (ЭС) растений, особенности строения и формирования ими симбиоза с гломусовыми грибами – эндомикоризы; ее структуру, макро- и микроанатомическое строение, рост и развитие в течение годового цикла.
 2. Исследовать динамические связи между развитием эндомикоризы в годовом цикле и ростом надземных органов ЭС-растений во время вегетации.
 3. Выявить ответную реакцию ЭС-растений (химсостав, численность, рост и развитие побегов, параметры продуктивности и структура фитомассы) на интенсификацию почвенного питания.
 4. Установить влияние агрохимических и технологических факторов культивирования (внесение 3 видов органических и 6 видов минеральных удобрений, интенсификация отчуждения фитомассы, влажность в корнеобитаемом слое популяций) на величину биосинтеза и качественный состав ФЭС.
- 3.5. *Степень выполнения поставленных в проекте задач*
Проект направлен на разработку научных основ создания и управления функционированием искусственных экосистем лекарственных растений, в том числе левзеи сафлоровидной (*Rhaponticum carthamoides*) и серпухи венценосной (*Serratula coronata*), связанных с синтезом ценных биологически активных веществ – фитоэкдистероидов (ФЭС). *R. carthamoides* официально включен в Госфармакопее СССР и РФ IX-XII изданий, начиная с 1961 г., а также в Госреестр лекарственных средств.

Эти два вида являются основой новых лекарственных средств и адаптогенных препаратов, необходимых для решения задачи сохранения здоровья населения – профилактики и лечения от сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний, реабилитации в послеоперационный период, адаптации к действию неблагоприятных факторов среды обитания, восстановления после тяжелых физических нагрузок и стимулирования деятельности нервной системы (Саратиков и др., 1970; Яковлев и др., 1991; Беспалов и др., 1999; Orpletal e.a., 1997; Сейфулла, 1999; Плотников и др., 1999, 2001; Лекарства и БАД, 2003; Разина, 2006; Маслов и др. 2007; Васильев и др., 2008; Gaube e.a., 2008). ФЭС обладают также анаболическим эффектом и перспективны для Спорта высоких достижений и интенсификации животноводства (Сейфулла, 1999; Lafont & Dinan, 2003).

Выделяемые из фитомассы растений экдистероиды являются объектами и инструментами современных исследований по клеточной биологии и молекулярной генетике (экдизон-индуцированные системы экспрессии генов), биомедицинской химии; применяются в профессиональном спорте (препараты

“Экдистен” и их аналоги на основе экдистерона), при разработке экологически безопасных инсектицидов (Saez et al., 2000; Wang et al., 2000; Dinan & Lafont, 2006).

Нигде в мире экдистероид содержащие растения не возделывают в масштабах, удовлетворяющих нужды фармацевтической промышленности. Многочисленные скрининговые биохимические изыскания, предпринятые в различных географических регионах, показали, что для требуемого расширения сырьевой базы наиболее перспективны два сверхконцентратора экдистероидов – *R. carthamoides* и *S. coronata*.

Концентрация экдистероидов в рассматриваемых видах в 10-100 тысяч раз превышает содержание их в других растениях – достигая 0.5-1.5 % у *R. carthamoides*, 1.2-3.1 % у *S. coronata* в расчете на сухую массу (Растительные ресурсы, 1993; Тимофеев и др., 1998; Ануфриева и др., 1998; Bathori e.a., 1998; Володина, 2006). Содержание ФЭС в фитомассе *R. carthamoides* и *S. coronata* может превышать другие виды на 4-6 порядков (Растительные ресурсы, 1993). В настоящее время в 15 государствах проводятся работы по их интродукции, в т.ч. регионах Европейского Севера (Тимофеев, 2007).

Проблема познания управляющих факторов, регулирующих продуктивность и биосинтез ФЭС, весьма актуальна, но она не решена ни в теоретическом, ни практическом плане. Несмотря на способность к биосинтезу ФЭС у всех представителей мировой флоры, источниками могут служить только отдельные виды дикорастущих растений (Тимофеев, 2007). У традиционных, исторически давно возделываемых в сельском хозяйстве видов, биосинтез ФЭС блокируется на уровне генной экспрессии, причины которых остаются неизвестными (Лафон, 1998).

Культивирование отдельных органов или тканей ЭС-растений методами биотехнологии также сопровождается утратой способности к синтезу ФЭС (Ануфриева и др., 1998; Фитоэкдистероиды, 2003; Тимофеев, 2004). Химическими методами промышленный синтез ФЭС не реализован и возможен только в отношении вторичных, биологически неактивных или малоактивных продуктов, обычно путем химической трансформации мажорного экдистероида 20-гидрокси-экдизона, предварительно выделенного из растений (Lafont & Dinan, 2003).

Нами выдвинута гипотеза, что жизнедеятельность ЭС-растений сопряжена с формированием микоризы, участвующей в биосинтезе и накоплении биологически активных веществ (ФЭС). Для симбиоза характерна тесная метаболическая интеграция с растением-хозяином, включающей образование общих путей биосинтеза и катаболизма различных веществ (Тихонович и Проворов, 2003).

Хотя известно о способности к микоризообразованию у 95 % наземных растений она исследована только у 3 % (Barker e.a., 1998). В последнее десятилетие работы в этом направлении были расширены, однако чаще всего они носят общий (описательный) характер и не связаны ни с детальным исследованием внутренних структур и развитием микоризы в годовом цикле растений, ни с биосинтезом биологически активных веществ.

В ходе предыдущего этапа исследований нами была установлена фундаментальная закономерность (Тимофеев, 2009а, 2009б) – накопление экдистероидов в лекарственном сырье находится в прямой или относительной зависимости от ростовых процессов и положительно коррелирует с величиной продуктивности надземных органов. Отсюда выдвинута гипотеза, что через механизмы, лежащие в основе эколого-биохимических взаимодействий везикулярно-арбускулярной микоризы и ЭС-растений, можно управлять продуктивностью, биосинтезом и накоплением ФЭС в растениях – контролируя биологическими, технологическими или агрохимическими методами эффективность симбиоза.

Состав и соотношение экдистероидов – важнейшая проблема качества лекарственных растений. Наряду с большим количеством экспериментально установленных фактов биологической активности экдистероидов, отмечается большое различие в дозах и направленности действий индивидуальных соединений. Имеются многочисленные примеры, когда высокая концентрация суммы экдистероидов не оказывает никакого воздействия на организм, а сами данные по физиологической активности экдистероидов неоднозначны (Lafont & Dinan, 2003; Федоров и др., 1997; Тимофеев, 2005). Дозы, вызывающие положительный эффект, могут различаться на несколько порядков – от сверхмалых доз, равных 0.02-0.035 мкг/кг/день (Тимофеев и Ивановский, 1996; Purser & Baker, 1999) – до очень больших концентраций, равных 5-20 мг/кг (Сыров и Курмуков, 1976; Тодоров и др., 2000).

Всего из растений мировой флоры выделено около 330 индивидуальных экдистероидов, в т.ч. у *R. carthamoides* известно около 60, у *S. coronata* – 20 экдистероидов (Тимофеев, 2006а). Состав мажорных (основных по массовой доле) ФЭС обоих видов одинаков, ими являются 20-гидроксиэкдизон (синонимы: экдистерон, 20-hydroxyecdysone; сокращенно 20E), инокостерон (inokosterone, In), экдизон (ecdysone, E) (Фитоэкдистероиды, 2003).

В целом активность экдистероидов различается на 6 порядков и простирается от 10⁻¹⁰ до 10⁻⁴ М (Harmatha & Dinan, 1997; Harmatha e.a., 2002; Odinkov e.a., 2002; Dinan, 2003). Биологическая активность 20-гидроксиэкдизона в биотестах высокая и равна 7.5 x 10⁻⁹ М, инокостерон сравнительно малоактивен – 1.1-2.0 x 10⁻⁷ М, экдизон является слабоактивным – 1.1 x 10⁻⁶ М. Если исходить из соотношения активностей, inokosterone в 15 раз, а ecdysone в 148 раз менее активны, чем 20-hydroxyecdysone (Dinan, 2003).

Исходя из прошлогодних результатов наших исследований (Научный отчет РФФИ-2008), количественный и качественный состав ФЭС (соотношение между высокоактивными и слабоактивными соединениями) в фитомассе ЭС-растений не постоянен и может меняться в широких пределах (десятки раз).

Следствием изменчивости биохимического состава ФЭС в растениях может быть неоднозначное проявление биологической активности, что важно для их стандартизации с целью последующего использования в качестве лекарственных средств, или в молекулярной генетике в экдизон-индуцированных системах экспрессии генов (Тимофеев, 2006а). Знание факторов, влияющих на качественный состав и изменчивость содержания действующих веществ в растениях необходимо также для получения сырья, обогащенного высокоактивными составляющими – как с целью снижения затрат на химическую его переработку при получения продуктов высокой степени очистки, так и для оптимизации терапевтических доз в медицине при использования неочищенных экстрактов, настоев и настоек.

Цели и задачи

На 2009 год в Проекте, исходя из необходимости выявления факторов, регулирующих рост, развитие и максимальную продуктивность экдистероид синтезирующих растений с улучшенным содержанием целевых веществ и высокой биологической активностью в лекарственном сырье, а также базируясь на выявленных закономерностях 2008 г., ставились следующие новые задачи:

1. Изучить закономерности жизнедеятельности и развития корневой системы экдистероид-синтезирующих (ЭС) растений, особенности строения и формирования ими симбиоза с гломусовыми грибами – эндомикоризы; ее структуру, макро- и микроанатомическое строение, рост и развитие в течение годового цикла.
2. Исследовать динамические связи между развитием эндомикоризы в годовом цикле и ростом надземных органов ЭС-растений во время вегетации.
3. Выявить ответную реакцию ЭС-растений (химсостав, численность, рост и развитие побегов, параметры продуктивности и структура фитомассы) на интенсификацию почвенного питания.
4. Установить влияние агрохимических и технологических факторов культивирования (внесение 3 видов органических и 6 видов минеральных удобрений, интенсификация отчуждения фитомассы, влажность в корнеобитаемом слое популяций) на величину биосинтеза и качественный состав ФЭС.

3.5. Степень выполнения поставленных в проекте задач

Объекты. Исследования проводили на юго-востоке Архангельской области, входящей в подзону средней тайги. Для выполнения проекта, начиная с 1989 г., была создана исследовательская база из 12 агропопуляций изучаемых видов ЭС-растений в возрасте 1-20 лет, расположенных на основных почвах Европейского Севера, каждая на площади 1-4 га (62° с.ш., Котласский р-н, НПП КХ БИО).

Методы. В течение 2009 г. проведен широкий комплекс исследований. Работы проводили в полевых и лабораторных условиях, согласно общего плана. Использовали популяционные, модельные, анатомо-морфологические, микробиологические, биохимические, агрохимические, статистические методы исследований.

Применяли сочетание следующих методов научных исследований:

а) на уровне популяций – методы онтогенеза и методологические подходы симбиогенетики для микоризы межродственных организмов (Работнов, 1983; Заугольнова и др., 1988; Тихонович и Проворов, 2003);

б) на уровне индивидуальных растений – изучали рост, развитие, морфологическую структуру, продуктивность и минеральный состав фитомассы (Методические указания, 1985; Справочник лаборанта, 1996);

в) при изучении внешних характеристик микоризы использовали морфолого-анатомические методы (структура мицелия, ветвление, диаметр и длина корешков (цифровой штангенциркуль ORION DIN 862 IP 67, аналитические автокалибруемые весы BP 221S с точностью 0,1 мг; цифровой фотоаппарат SAMSUNG OPS NV7);

г) при изучении внутреннего строения микоризы – микробиологические методы (окраска и идентификация гломусовых грибов через микроскопы БИОЛАМ-И, МИКМЕД-1 с увеличением в 150-600 раз: мацерация, делигнификация в 16 % КОН, экстракция при 100 °С, окраска лактофенолом голубым и лактофенолом пикриновым в молочной кислоте) (Зольникова и Воробьев, 1992; Лобакова, 2004; Бетехтина, 2006);

д) при изучении биосинтеза экдистероидов – биохимические методы высокоэффективной жидкостной хроматографии (ОФ-ВЭЖХ), с компьютерной обработкой данных (Пунегов и Савиновская, 2001).

Рост, развитие и строение микоризы изучали круглогодично, как во время основных фаз развития растений – отрастания, стеблевания, бутонизации, цветения, плодоношения, осенней вегетации, отмирания, так и во время фазы покоя и оттаивания почвы из-под снега.

В качестве стимуляторов роста и развития применяли 3 вида органических (активный ил, навоз, компост) со средними (150 т/га), высокими (500 т/га) и 6 видов минеральных удобрений в дозах ниже среднего (NPK)45 с различными формами азота, фосфора и калия. Зольность и химсостав элементов в фитомассе определяли общепринятыми методами. Математическую обработку данных проводили стандартными методами статистики. Результаты пересчитаны на сухое вещество.

Результаты. Работы проводили в полевых и лабораторных условиях. По результатам исследований впервые установлены природные закономерности формирования симбиоза и функционирования микоризы ЭС-растений, лежащие в основе управления ростом, развитием, формированием продуктивности, биосинтезом и накоплением высокоактивных ФЭС.

Установлено, что жизнедеятельность экдистероид синтезирующих видов растений (*R. carthamoides*, *R.*

scariosum, *S. coronata*) в онтогенезе тесно связана с симбиотическими взаимоотношениями с гломусовыми грибами из рода *Glomus* (Glomeraceae: Glomeromycota). Подробно рассмотрены возрастные этапы развития микоризы в годовом цикле, изменчивость параметров вегетативных структур, а также ключевые моменты, позволяющие растению контролировать гриб и природные факторы, управляющие самим растением.

Показано, что массовая доля микоризы меняется в течение годового цикла по отношению к массе растения в 7 раз (с 8 до 57 %), а общая длина симбиотических поглощающих структур в почве – более чем в 100 раз (с 4-6 до 880 п.м.). Отсюда выдвинута гипотеза, что через механизмы, лежащие в основе эколого-биохимических взаимодействий везикулярно-арбускулярной микоризы и ЭС-растений, можно управлять продуктивностью, биосинтезом и накоплением ФЭС в растениях – регулируя биологическими, технологическими или агрохимическими методами эффективность микробно-растительных взаимоотношений.

Экспериментально доказана сильная отрицательная реакция *R. carthamoides* на внесение средних и высоких доз органических удобрений в качестве легкодоступных источников питания. При этом способность растений к репродукции снижалась в 2-4 раза, продуктивность – 1.7, биосинтез ФЭС – от 3-5 до 10 раз. При использовании небольших доз калий содержащих минеральных удобрений (K45) снижение уровня ФЭС в лекарственном сырье было незначительным (на 7-12 %).

При использовании различных форм азота (N45) и фосфора (P45) в составе минеральных удобрений мочевины и суперфосфата вызывали торможение роста и развития побегов на протяжении 3-х генераций, снижая продуктивность в 1.5-1.4 раза. Аммофос и аммиачная селитра, наоборот стимулировали накопление фитомассы в 1.3 и 1.1 раза. Калийные удобрения не оказывали влияния на продуктивность.

Выявлено, что качественный состав ФЭС и обогащенность их малоактивными экидистероидами тесно связано с формированием репродуктивных побегов и развитием их во время вегетации. Поэтому у растений генеративного периода баланс состава ФЭС может быть изменен через воздействие экологических или антропогенных факторов.

Значимость результатов для народно-хозяйственного комплекса РФ. Исследования по Проекту соответствуют приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007-2012 годы в области живых систем (утвержденных Президентом РФ 21 мая 2006 г) – это управляемый биологический синтез лекарственных средств и биотехнологические процессы производства лекарственного сырья, новые методы контроля их качества, биологические средства питания и защиты животных и т.д.

Результаты могут быть использованы для комплексного инновационного развития экономики Российской Федерации на межотраслевом уровне: а) создание возобновляемой сырьевой базы ЭС-растений; б) практическое использование синтезированной продукции в масштабах российского государства (медицине, спорте, в отраслях биотехнологии и агропромышленного комплекса, фармацевтической промышленности); в) поставки инновационной продукции на международный коммерческий рынок в виде новых фармпрепаратов, лекарственных средств, БАДов и кормовых добавок

Области использования – биомедицинские и ветеринарные технологии иммунокоррекции и генотерапии; системы жизнеобеспечения и защиты человека; производство новых фармакологических препаратов для повышения работоспособности человека и его жизнедеятельности в экстремальных условиях; производство спортпрепаратов и пищевых добавок с высокими функциональными и потребительскими характеристиками; использование в составе кормовых добавок для ускорения синтеза белка, снижения смертности и повышения продуктивности животных.

Полученные результаты имеют особую практическую значимость для реализации долгосрочных задач Нацпроекта "Здоровье" – снижения заболеваемости и смертности трудоспособного населения от сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний, повышения адаптации и резистентности организма к тяжелым производственным или природно-климатическим условиям. Данные по качественному составу действующих веществ *R. carthamoides* и *S. coronata* могут быть использованы при идентификации видов, комплексной оценке подлинности фармпрепаратов и БАДов из растений, введенных в официальную фармакопею, или же их фальсификации.

Представление результатов исследований. Участие в рамках Проекта в 3-х научных мероприятиях с представлением докладов:

- 1) На IV Всероссийской конференции "Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья" (Барнаул, Алтайский ГосУниверситет, 21-23 апреля 2009 г.);
- 2) На Международной научно-практической конференции "Ботанические сады в 21 веке: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения" (г. Белгород, Белгородский университет, 27-30 мая 2009 г.);
- 3) На VIII Международном симпозиуме "Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования" (г. Москва, ТСХА, 22-26 июня 2009 г.).

По материалам исследований подготовлено и сдано в печать 10 научных публикаций, из которых опубликованы 9; в т. ч. 3 статьи в рецензируемых научных журналах (Сибирский экологический журнал, 2009, № 5-6; Сельскохозяйственная биология, 2009 № 1).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТ, ВЫПОЛНЕННЫХ В 2009 ГОДУ:

1. Закономерности жизнедеятельности корневой системы экидистероид-синтезирующих растений

Формирование и развитие корневой системы ЭС-растений в онтогенезе
Строение корневой системы *R. carthamoides*
Строение корневой системы *S. coronata*
Выводы

2. Формирование и развитие эндомикоризы у ЭС-растений
Методика
Идентификация микоризы у ЭС-растений
Формирование и строение эндомикоризы
Выводы

3. Динамические связи между развитием эндомикоризы и надземных частей ЭС-растений
Закономерности роста и развития эндомикоризы *R. carthamoides* в годовом цикле
Корреляционные связи с природно-климатическими условиями
Использование агроклиматических ресурсов у *R. carthamoides*
Использование тепловых ресурсов у *S. coronata*
Выводы

4. Отзывчивость ЭС-растений на интенсификацию почвенного питания
4.1. Влияние комплексных органических удобрений на продукционный процесс
Методика
Результаты
Вынос элементов питания
Рост побегов
Развитость листовых органов
Развитие побегов
Продуктивность и структура фитомассы
Выводы

4.2. Влияние 6 видов минеральных удобрений в дозе NPK45 на продукционный процесс
Методика
Результаты
Вынос элементов питания
Кущение
Рост побегов
Развитие побегов
Продуктивность и структура фитомассы
Выводы

5. Влияние технологических и агрохимических факторов культивирования на биосинтез, накопление и качественный состав фитостероидов (ФЭС)
Методика
Влияние органических удобрений
Навоз
Компост
Активный ил
Изменение состава ФЭС
Влияние калий содержащих минеральных удобрений
Влияние частоты отчуждения фитомассы и влажности почвы на состав ФЭС
Выводы
Литература

1. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ЭКДИСТЕРОИД-СИНТЕЗИРУЮЩИХ РАСТЕНИЙ

По результатам комплексных исследований 2008 года нами было установлено, что для формирования продуктивности и биосинтеза экдистероидов теплообеспеченность района возделывания и плодородие почвы не имеют решающего значения, а значимы иные природные закономерности и механизмы (Научный отчет РФФИ-2008). В условиях прохладного климата Европейского Севера, на обедненных подзолистых почвах, фитомасса *R. carthamoides* и *S. coronata* не уступает растениям более южных регионов на черноземах.

Также получены свидетельства о существовании динамической связи между надземными и подземными органами, взаимно влияющими на биосинтез ФЭС и опосредованные через корневую систему. Торможение прироста надземных органов (с 2.1 до 0.5 см/сут), вызванное действием низких и отрицательных температур, сопровождалось повышенным синтезом и накоплением ФЭС в листовых органах *R. carthamoides* (в 1.3-2.1 раза). Аналогичное торможение прироста (с 1.5 до 0.5-0.4 см/сут), вызванное водным стрессом в корнеобитаемом слое почвы, носило противоположный эффект, приведя к прекращению биосинтеза и резкому снижению уровня концентрации ФЭС в надземных и подземных органах растений.

При предварительном микроскопическом исследовании нами были выявлено наличие симбиотической микоризы в мелких придаточных корнях ЭС-растений 3-х видов, интенсивность развития которого сильно различалась от условий существования. Полученные свидетельства о важности подземных органов в

синтезе и накопления ФЭС позволили нам приступить к изучению закономерностей жизнедеятельности корневой системы экдистероид-синтезирующих (ЭС) растений во время развития их в онтогенезе, особенностей строения и формирования симбиоза – эндомикоризы с гломусовыми грибами; ее макро- и микроанатомическое строение, рост и развитие в течение годового цикла.

Формирование и развитие корневой системы ЭС-растений в онтогенезе *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Ijij (синонимы: *Leuzea carthamoides* DC., левзея сафлоровидная, рапонтникум) – долгоживущий, медленно развивающийся травянистый многолетник из сем. Asteraceae (см. прил., рис. 1), онтогенез в природе может достигать 50-75 и более лет (Постников, 1995). Взрослые особи являются образованиями, возникшими в результате многолетнего симподиально-ветвящегося нарастания корневища, с перевершиниванием главной оси побегов и его боковых ветвей после каждого цветения (Положий и Некратова, 1986). В литературе описано только общее внешнее строение подземных частей растения; подробная структура (состав и строение корней разных порядков), особенности их развития, функционирования в онтогенезе и значимость для жизнедеятельности вида остаются неизвестными.

Согласно нашим 20-летним исследованиям (в период с 1989 по 2009 гг.), корневая система *R. carthamoides* формируется и проходит следующие этапы развития в онтогенезе:

1. У проростков в процессе всходов формируется зародышевый корешок, который затем переходит в первичную корневую систему главного корня длиной 4-5 см, темно-розовой окраски. Диаметр главного корня 0.1 мм, боковых ответвлений – 0.03-0.05 мм. У растений ювенильного возраста в зоне гипокотила появляются придаточные корни. Возникает качественно новый подземный орган – стеблекорень, который в дальнейшем опережает в своем развитии систему главного корня.
2. В имматурном возрасте, на 2-м году жизни образуется собственно корневище. Происходит это следующим образом: базальная часть побегов, которая осенью прошлого года в состоянии пазушных почек была втянута в почву, удлиняется до 0.5-1.0 см, одревесневает; по его периметру формируются придаточные корни. У виргинильных (взрослых вегетативных) растений на 3-м году жизни корневище принимает горизонтальную форму, поперечное сечение его составляет 4.5 x 2.9 см. Главный корень при этом развит слабо, длина его 7-14 см.
3. Корневища молодых генеративных растений (4-5-й годы жизни) образованы базальными частями годичных приростов множества надземных побегов, несущих на себе многочисленные почки возобновления. Они характеризуются высокими темпами годичного прироста ветвей, достигающих 2.5 см против 0.6 см у виргинильных особей (табл. 1). Перемещаясь в пространстве центростремительно от первоначального центра возникновения, необособленные ветви корневищ расселяются в новые области обитания. Корневище средне генеративных растений характеризуется еще более высокими темпами годичного прироста (3-5 см/год).
4. В зрелом генеративном возрастном состоянии (с 6-го по 8-й год) корневая система вида находится в состоянии обратной динамической связи с развитостью репродукционного процесса в надземной сфере. Масса корневой системы и глубина ее размещения в почве достигает своего максимума – 351-354 г и 42-45 см соответственно. Число почек возобновления также стабилизируется – 117-123 шт.

Закладка генеративных побегов и образование семян требуют значительных энергетических затрат, что тормозит неограниченное вегетативное размножение вида. 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, как следствие, отмирают внутренние ткани ветвей корневища на прошлогодних участках годового прироста, а также вегетативные побеги с пазушными почками возобновления.

В случае, когда на особи несколько плодоносящих побегов, а репродукция ежегодная, то растение сильно ослабляется вследствие гибели большого количества почек возобновления; на нем нет мощных полициклических побегов, присутствуют только менее развитые дициклические. Корневище из-за отмирания его ветвей разрушается, зона некротизации внутренних тканей распространяется и на главный корень. Омертвление придаточных корней негативно сказывается на функционировании побеговой системы, приводя к недостаточному ее обеспечению элементами питания и приводя к задержке темпов развития.

Таблица 1
Развитие корневой системы *R. carthamoides* в онтогенезе (супесь, подзона средней тайги)
Показатели Ед.

изм-я	Календарные годы произрастания
2	3 4 5 6 7 8 9 10 16
Возрастное состояние*	im v v g1 g2 g3 ss
Масса сухая г	2.3 4.7 11.9 38.2 141.3 270.6 351.1 354.4 329.4 303.7 251.5
Число почек возобновления шт	9.0 12.0 9.8 22.0 46.2 80.5 104.7 117.3 123.5 108.5 109.7
Диаметр корневища см	1.1 2.3 3.2 7.4 12.5 18.2 23.0 25.1 26.2 32.7 43.4
Глубина размещения корней см	8-14 ... 18-28 28-33 ... 42-45 ... 38-45 ... 37-45

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

5. Старые генеративные растения (9-12...15 годы жизни) характеризуются началом дезинтеграционных процессов корневища на отдельные партикулы. Главный корень и первичный центр корневища описываемым процессом затронуты мало, в основном это касается ветвей корневища, вступивших в фазу

репродукции. После цветения и репродукции отдельные ветви корневища постепенно некротизируются и разрушаются, остаются вегетативные, развивающиеся полициклически.

6. В субсенильном возрастном состоянии на месте материнской особи возникают 3-7 дочерних, образующих клон. Диаметр корневища, если исходить от первичного центра возникновения, продолжает расширяться – составляя 43.4 см на 16-й год (против 1.1 см на 2-й год жизни). Число почек возобновления поддерживается примерно на одном уровне – 108-110 шт на 10-16-й годы жизни.

Новые особи в составе клона продолжают онтогенез в соответствии с тем периодом развития, которого они достигли до момента распада материнской, и могут иметь в своем составе систему как из одиночных, так и из неособившихся партикул. Дальнейшее развитие дочерних особей продолжается аналогично жизненному циклу материнской, вегетативное размножение поддерживает численность популяции на достаточном для самосохранения уровне.

Строение корневой системы *R. carthamoides*

Подземная часть *R. carthamoides* состоит из корневища с зимующими почками возобновления, слаборазвитого главного корня и многочисленных тонких придаточных корней 4-8 порядков ветвления серого и темного цвета (табл. 2). Основная часть корневой системы представлена компактным корневищем, расположенным в пахотном слое почвы 0-30 см. Многолетние придаточные корни достигают 33-45 см длины, отдельные из них отходят в горизонтальном направлении на 60-90 см.

Корневище одревесневшее, формируется со второго года жизни – на основе ежегодных подземных приростов базальных частей розеточных побегов. Последние несут на себе многолетние придаточные корни жесткой консистенции, а также почки возобновления, из которых развиваются монокарпические и поликарпические укороченные вегетативные побеги, через 2-4 года переходящие в удлинённые генеративные с образованием крупного одиночного соцветия диаметром 4-7 см.

В структуре корневой системы молодых растений (v, g1) преобладают придаточные корни (64-52 %). С возрастом большую значимость приобретает корневище – если у виргинильных растений массовая его доля 33 %, то в начале генеративного периода – 45 %, а у старогенеративных растений – 60-65 %.

Корневище у молодых растений вертикальное по форме (1-3 см в диаметре), с годами оно разрастается в центробежном направлении до 18-25-43 см (табл. 1) и принимает горизонтальную форму. Перемещаясь в пространстве от первоначального центра возникновения, корневище обуславливает вегетативную подвижность и захват новых областей обитания особями.

Система главного корня малоразвита и значима только в начальных фазах развития, до образования корневища. С иматурного возраста (после формирования корневища), она перестает развиваться. Главный корень разветвлен на немногочисленные боковые и выполняет в основном якорную функцию в почве, проникая в отдельных случаях на глубину до 1.2-1.5 м (Анищенко, 1977). Массовая доля его в структуре подземных органов практически неизменна – 2.0-2.7 % (табл. 2).

Таблица 2

Структура корневой системы *R. carthamoides* 1 разных возрастных состояний

Подземные органы Ед-ца

изм-я Возраст биологический в онтогенезе

v v/g1 g1 g2 g3 ss ss

Срок вегетации сут 10 26 7 165 2 167 3

Масса г 4.3 42.6 44.1 333.8 2 226.5 239.3 251.5

Структура: % 100 100 100 100 100 100 100

1. Корневище % 33.0 34.6 45.4 47.8 64.5 60.4 60.7

3. Главный корень % 2.7 ... 2.3 ... 2.0 2.2 6.3

4. Придаточные корни % 64.3 52.2 49.4 38.7 33.5 37.4 33.0

Примеси:

– опад коры и корней % 1.1 ... 3.9 ... 7.7 10.1 5.8

– почва внутри корневища % 1.9 ... 8.2 ... 7.8 12.0 8.9

Примечания. 1... После разделки корневища на отдельные ветви, 3-кратной повторной очистки, промывки и сушки.

2... Общая масса корневой системы 1 растения с прочно удерживаемой прикорневой почвой: весной – 50-70 кг; осенью – 35-40 кг.

Придаточные корни серого и темного цвета, разветвлены на 4-8 порядков (табл. 3), из которых первые I-IV порядка ветвления состоят из многолетних одревесневших и лигнифицированных корней диаметром 8-1...0.4 мм; V порядка ветвления – из перезимовавших годичных диаметром 0.15-0.3 мм, VI-VIII порядка ветвления (микротрофные корешки) – из сезонно развивающихся дихотомически разветвленных мельчайших корней диаметром 0.03-0.12 мм. Корневые волоски на придаточных корнях не обнаружены. Придаточные корни I порядка – первично возникшие в онтогенезе корни (иматурном возрастном состоянии), 3-8 мм в диаметре и 13-24 см по длине. Корни II порядка соподчинены корням I порядка – они 1.5-3.5 мм в диаметре и 18-26 см по длине. Корни III порядка соподчинены корням II порядка – 0.7-2.0 мм в диаметре и 13-32 см по длине.

Массовая доля многолетних корней первых 3-х порядков ветвления различается незначительно (20-26-22 %). Количество их зависит от первоначального возраста растения ко времени возникновения в онтогенезе, увеличиваясь с возрастом – соответственно как 7.6-25.2-39.7 шт/особь. Сильная индивидуальная

изменчивость их числа (41-61 %) обусловлено особенностями функционирования особей в онтогенезе – отмиранием части корней после репродукции генеративных побегов или же зарождением новых в результате жизнедеятельности корневища.

Наиболее многочисленны (более 200 шт/особь) мелкие корни IV порядка диаметром 0.4-0.8 мм и длиной 15-35 см. Долевое участие их в структуре придаточных корней – 32.3 %. Небольшая индивидуальная и возрастная изменчивость (16.9 %) характеризует их способность к быстрому росту и адаптации к среде обитания.

Корни V-VIII порядка (корешки) являются сезонными, неодревеснелыми и ломкими (в отличие от жестких и упругих как проволока корней I-IV порядка). Их окраска, длина и диаметр сильно изменчивы во время развития в вегетационном периоде. Окраска меняется от белесого до желтого, от коричневого до темного; длина – от 0.2-0.3 см до 15 см, а диаметр – от 30 до 300 мкм.

Было отмечено, что сезонно развивающиеся (эфимерные корни) ранней весной образуют сплошной неразрывный пласт в слое растительного опада. Аналогичные наблюдения существуют для особей из природных условий – после десятков лет функционирования, корневые системы отдельных растений *R. carthamoides* срстаются в виде неразрывного пласта (Некратова и др., 1989, Постников, 1995).

Из состава примесей внутри корневища (после разделки на отдельные ветви, 3-кратной очистки и промывки) идентифицированы опад из отмерших мелких корней V-VIII порядка и коры (4-10 % к сухой массе), а также почвенные частицы из мелкого песка (8-12 %).

Таблица 3

Состав и строение придаточных корней *R. carthamoides* в генеративном периоде

Показатели Ед-ца

изм-я Порядок ветвления

I II III IV V VI-VIII

1 Количество

- в т.ч. для g1

- g2

- g3

Среднее

Изменчивость

шт

шт

шт

Хср

Сv (%)

4.3

10.5

8.0

7.6

41.0

29.5

36.0

10.0

25.2

53.8

43.0

62.0

14.0

39.7

60.9

>200

>200

>200

>200

изменчиво

во время вегетации

сильно изменчиво

Массовая доля

- в т.ч. для g1

- g2

- g3

Среднее

Изменчивость

%

%

%

Хср

Сv (%)

13.8

20.0

25.1

19.6

28.8

40.4

27.8

10.5

26.2

57.2

18.3

21.1

26.3

21.9

18.5

27.5

31.1

38.2

32.3

16.9

микориза

зимующая

микориза

сезонная

Диаметр корней

- в т.ч. для g1

- g2

- g3

Пределы изменчивости, lim

мм

мм

мм

мм

3-5

3-7

5-8

3-8

1.5-2.0

1.5-2.5

2.5-3.5

1.5-3.5

1.0-1.2

1.0-1.2

0.7-2.0

0.7-2.0

0.5-0.7

0.7-0.8

0.4-0.6

0.4-0.8

0.15-0.30

- " -

- " _

0.15-0.30

0.12-0.03

- " -

- " _

0.12-0.03

Длина корней

- в т.ч. для g1

- g2

- g3

Пределы изменчивости, lim

см

см

см

см

15-18

13-21

20-24

13-24

14-25

16-29

18-26
 14-29
 13-21
 17-24
 15-32
 13-32
 15-25
 15-32
 15-35
 15-35
 1-3...7-15
 - " -
 - " -
 1-3...7-15

 0.3-1...4-7
 - " -
 - " -
 0.3-1...4-7

Примечание. 1... Для молодого (g1), средне (g2) - и старогенеративного (g3) возрастного состояния

Строение корневой системы *S. coronata*

По жизненной форме *S. coronata*, как и *R. carthamoides*, является многолетним поликарпическим травянистым растением. В отличие от *R. carthamoides*, жизнедеятельность *S. coronata* обеспечивается дициклическим развитием побегов, полициклические побеги отсутствуют.

Величина фитомассы у подземных органов значительно ниже, и составляет у взрослогенеративных растений на разных почвах от 50-83 до 103-158 г/особь (против 157-215...270-354 г у *R. carthamoides*), что может быть связано со сравнительно меньшей длительностью существования вегетативных побегов, снабжающих корневище продуктами фотосинтеза (Тимофеев, 20066).

Корневая система *S. coronata* расположена в верхнем слое почвы 15-20 см. Корневище деревянистое, горизонтальное, с многочисленными шнуровидными придаточными корнями желтовато-серой окраски. В верхней ее части находятся мелкие дициклические почки возобновления, из которых в первый год разворачиваются вегетативные побеги, а на второй год – генеративные. От средней и нижней части корневища отходят придаточные корни длиной от 10-25 до 40-50 см и диаметром 1-2 мм. Система главного корня неразвита и функционирует только до начала генеративного периода.

Как и в случае с *R. carthamoides*, ветви корневища *S. coronata* после репродукции отмирают и подвергаются некрозу. Вследствие отсутствия многолетних почек возобновления скорость центростремительного разрастания корневища примерно в 2 раза ниже, чем у первого вида. По данным Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар), базальная часть растений 8-го года жизни составляла в диаметре 13-15 см (Интродукция *Serratula*, 2008).

Придаточные корни *S. coronata* разветвлены на 2 порядка, они не одревесневшие и ломкие. I порядка ветвления состоят из многолетних корней диаметром 0,7-2,0 мм; II порядка ветвления – из корней диаметром 0.3-0.5 мм. Длина корней I порядка может достигать до 80-120 см (на увлажненных, аэрируемых супесчаных почвах). На корнях II порядка ветвления формируется сезонно развивающаяся, дихотомически разветвленная система III-VI порядка ветвления (корешки) диаметром 0.03-0.12 мм. Корневые волоски также не обнаружены.

Сезонные корни III-VI порядка *S. coronata* полностью аналогичны по строению вышеописанным корням V-VIII порядка *R. carthamoides*. Их окраска, длина и диаметр также сильно изменчивы во время развития в вегетационном периоде – окраска от белесого до желто-коричневого и темного, длина от 2-3 мм до 15 см, а диаметр – от 30 до 300 мкм. Эти эфемерные корни также интенсивно развиваются в слое растительного опада и образуют сплошной неразрывный пласт толщиной 7-15 см.

Выводы

Таким образом, структура корневой системы обоих видов состоит из 3-х компонентов – корневища с почками возобновления, придаточных многолетних корней 2-4-х порядков ветвления, а также сезонно развивающейся системы из мельчайших корней (корешков) 4-х порядков ветвления. Корневые волоски на придаточных корнях не обнаружены. Система главного корня малоразвита и значима только в начальных фазах развития онтогенеза, до формирования корневища.

Численность многолетних придаточных корней I-III порядка сильно изменчива (41-61 %), что обусловлено особенностями функционирования особей в онтогенезе – отмиранием части корней после репродукции генеративных побегов или же зарождением новых в результате жизнедеятельности корневища. Наиболее многочисленны мелкие корни IV порядка ветвления. Небольшая индивидуальная и возрастная изменчивость по массе (17 %) характеризует их способность к быстрому росту и адаптации к среде обитания.

На многолетних придаточных корнях формируются сезонные, дихотомически ветвящиеся мельчайшие корни 4-х порядков (корешки). Они интенсивно развиваются рано весной и летом (до фазы цветения) в