

ОТЧЕТ ЗА 2004 ГОД ПО ПРОЕКТУ РФФИ 03-04-96147-р2003север_a

Статус отчета: подписан

Дата подписания: 09.01.2005

Подписал: Тимофеев Николай Петрович

Отчет распечатан: 09.01.2005

Форма 501. КРАТКИЙ НАУЧНЫЙ ОТЧЕТ

1.1. Номер проекта
03-04-96147

1.2. Руководитель проекта
Тимофеев Николай Петрович

1.3. Название проекта
Агропопуляции экдистероид-содержащих растений *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* на Европейском Севере: Экологическая устойчивость, онтогенез, продуктивность

1.4. Вид конкурса
р2003север_a - Региональный конкурс 2003 года Север: инициативные

1.5. Год представления отчета
2005

1.6. Вид отчета
итоговый (2003-2004)

1.7. Краткая аннотация

Выявление потенциала продуктивного долголетия и экологической устойчивости лекарственных растений в условиях агропопуляций чрезвычайно важно для выработки научно обоснованных принципов их возделывания, адаптированных к воздействию среды и человека. Исходя из необходимости оптимизации культивирования *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. на европейском Севере в качестве источников экдистероид содержащего растительного сырья, на 2-й год исследований ставилась задача:

1. Изучить биологическую продуктивность агропопуляций на основных почвенных разновидностях природной зоны.
2. Исследовать факторы, влияющие на величину накопления фитомассы особей в онтогенезе.
3. Установить структуру и качество надземной биомассы, значимость элементов с высоким уровнем фитоэкдистероидов.
4. Оценить устойчивость изучаемых видов в агропопуляциях к повреждению насекомыми-фитофагами.
5. Выявить факторы, способствующие или наоборот, защищающие растения от поражения вредителями.

Исследования проводили на юго-востоке Архангельской области, входящей в подзону средней тайги. В течение 15 лет (1989-2004 гг.) изучали 12 агропопуляций на 4-х окультуренных почвенных разновидностях природной зоны (супесчаные, песчаные, торфяные и суглинистые почвы), каждая на площади от 0.6 до 2.8 га. В результате установлены видовые особенности накопления биомассы в надземных и подземных органах особей, потенциал формирования фитомассы в популяциях в зависимости от возраста, плотности и влажности почвы; биопродуктивность в масштабах агропопуляций; структурные элементы лекарственного сырья, значимость отдельных элементов по фазам развития растений, содержание фитоэкдистероидов и влияние уровней их концентраций на поражаемость фитофагами; выработаны практические рекомендации по оптимизации культивирования.

Особенности накопления биомассы в онтогенезе. Потенциал продуктивного долголетия обеспечивается многолетним циклическим развитием системы вегетативных (розеточных) побегов. Прирост надземной биомассы положителен до зрелого генеративного возраста, затем кривая прироста принимает отрицательную направленность. Накопление продукции подземных органов в онтогенезе сдвинуто во времени относительно надземной, в вегетационном периоде она возрастает после отмирания последней. Прирост в подземной сфере ограничен процессами некротизации и отмирания ветвей корневища с почками возобновления, где запускающим фактором служит ежегодная массовая репродукция.

Сравнительная величина продуктивности особей по почвам. В первые 3 года жизни биомасса особей обоих видов незначительна, на 4-й год она примерно соответствует величинам развития, приводимыми другими авторами на этот возраст, а в дальнейшие годы многократно их превышает. Пик накопления биомассы особей у *R. carthamoides* в онтогенезе приходится на зрелый генеративный возраст. На супесчаных и торфянистых почвах *R. carthamoides* формирует 354-525 г надземной биомассы против 252-271 г у *S. coronata*. На суглинистых и песчаных почвах биомасса значительно ниже – 88.8 и 111.2 г для *R. carthamoides*; 118.8 г для *S. coronata*. В целом, потенциал продуктивности *R. carthamoides* в молодом генеративном возрасте в 1.7-2.2 раза, а зрелом генеративном на 32-43 % выше *S. coronata*. Биомассы подземных органов в оптимальных условиях роста и развития соотносятся, как 354 г к 83-92 г; *S. coronata* по этому показателю в 4.2-4.9 раза уступает *R. carthamoides*.

Биопродуктивность в масштабах агропопуляций. Максимальная величина валовой продукции в надземной сфере у *R. carthamoides* формируется на 6-7-й годы жизни и составляет около 8500 кг/га. На торфянистых почвах, из-за резкого снижения плотности, продуктивность надземных органов почти в 2 раза ниже популяции на супеси (4400 кг/га против 8500 кг/га). Еще ниже продуктивность на песчаных почвах – около 1000 кг/га. На суглинках, вследствие сильного изреживания, валовая продукция с 3-го жизни практически не возрастает (с 89 до 115 кг/га). Наибольший уровень органического вещества на супеси в подземных органах накапливается к 7-8-му году и также равен 8500 кг/га. Биопродуктивность корневищ на торфяниках равна 2400 кг/га, на песках – 800 кг/га, на суглинках – 50 кг/га. Для надземной сферы *S. coronata* наилучшие показатели получены на торфянистых почвах, в молодом генеративном возрасте – 7600 кг/га. Величина надземной биомассы на супесчаных почвах около 6500 кг/га, на суглинках она незначительна – около 1000 кг/га, практически ее нет на песках – 40 кг/га. На 6-й год жизни величина биомассы корневищ *S. coronata* на торфянике близка к цифре 2400 кг/га, на супеси – 1500 кг/га, на суглинке 330 кг/га, на песке 50 кг/га.

Структура биомассы. Долевое участие отдельных элементов в структуре биомассы зависит от соотношения

вегетативных и генеративных побегов. Переход *R. carthamoides* в генеративное состояние на суглинках отмечен с 3-го, на супеси и торфянике с 4-го, на песках с 6-го года жизни. Структура сырья в основном представлена розеточными листьями вегетативных побегов: в иматурном возрасте – на 100 %, виргинильном – на 90-95 %, в генеративном – на 84-91 (70-95) %. Отличительной особенностью онтогенеза *S. coronata* является ранний переход в генеративный возраст – со 2-го года. В структуре биомассы преобладают генеративные побеги, доленое участие вегетативных побегов незначительное 3-12 (15 %). Главным образом, потенциал синтеза и накопления экидистероидов у *S. coronata* зависит от показателя облиственности стеблей, составляющей в среднем 32-42 %. Это примерно в два-три раза ниже, чем доленое участие розеточных листьев у *R. carthamoides*.

Наиболее значимыми по содержанию экидистероидов являются интенсивно растущие листья, а также семена. Концентрация экидистероидов в молодых листьях на порядок выше, чем в отмерших, и в 2-3 раза – чем во взрослых. Сезонная динамика, характеризующая участие молодых и взрослых листьев в структуре, противоположна динамике накопления всей надземной биомассы. Ко времени фазы цветения доля значимых для отчуждения элементов *R. carthamoides* снижается с 83.6 до 33.7 %. Аналогичная зависимость существует и для *S. coronata* – в фазу цветения доля стеблевых листьев снижается с 58.0 до 33.8 %, среди которых молодые листья, сосредоточенные в боковых побегах, занимают 1.8-6.4 %. Массовая доля семян у обоих видов незначительна (2-3 %).

Устойчивость к повреждению насекомыми-вредителями. Выявлено, что сами по себе фитоэкидистероиды не проявляют биологической активности и не способны создать эффективную защиту от фитофагов. В ценозе повреждались репродуктивные органы и их элементы с наиболее высокой концентрацией экидистероидов, и наоборот, были не уязвимы органы со значительно низким содержанием. Повреждаемость вредителями и наносимый ими ущерб зависел от возраста растений в онтогенезе, фазы развития в вегетационном периоде, влажности воздуха. У *R. carthamoides* поражались цветоложе соцветий, содержащие 0.8-1.1 % экидистероидов, жуками из отряда жесткокрылых (Coleoptera). С возрастом частота поражаемости соцветий в популяции ежегодно увеличивалась: 0.46 % на 9-й; 0.72 % – на 10-й; 40 % – на 13-й; 100 % – на 14-15-й год жизни. Одновременно соседние, более молодые популяции не повреждались фитофагами. Аналогично, сильное поражение популяций *S. coronata* тлями (Aphididae) зафиксировано после перехода их в старое генеративное возрастное состояние. Колонии этих насекомых заселяют верхушечные части стеблей генеративных побегов в начале фазы цветения, когда содержание суммы экидистероидов достигает 1.2-1.6 (2.0) %. Вегетативные побеги и почки возобновления не повреждались ни в одной из фаз развития (0.14-0,51...0.75-1.10 % экидистероидов).

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*
03-04-96147

2.2. *Руководитель проекта*
Timofeev Nikolay Petrovich

2.3. *Название проекта*
Agropopulations of *Rhaponticum carthamoides* and *Serratula coronata* ecdysteroids-containing plants in the European North: Ecological resistance, ontogenesis, and productivity.

2.4. *Год представления отчета*
2005

2.5. *Вид отчета*
итоговый (2003-2004)

2.6. *Краткая аннотация*

Revealing the productive longevity and ecological resistance potential of drug plants grown in agropopulations plays a highly important role in working out scientifically proved cultivation principles adapted to the influence of the man and the environment. Under the necessity of optimization cultivation of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. in the European North as sources of ecdysteroid-containing drug plant material, our research aimed to:

1. Bioproductivity agropopulations to the basic soil types of the natural zone.
2. Determine factors influencing magnitude of accumulation biomass individuals in the ontogenesis.
3. Structure and quality of an above-ground biomass, relevance elements with a high level phytoecdysteroids.
4. Resistance of investigated species in agropopulations to a damage hexapods-phytophagans.
5. Reveal the factors, promoting or contrary, shadowing plants from a lesion insect-pests.

Research was carried out in the southeast part of the Arkhangelsk region, which belongs to the middle taiga subzone. During 15 years (1989-2004) studies involved 12 agropopulations, grown on 4 cultivated soil types of the natural zone, occupying an area 0.6-2.8 ha each. Finally, characteristics of accumulation biomass in above-ground and underground organs individual plants, potential of formatting biomass populations in dependence on age, density and soil moisture fixed; bioproductivity in scales agropopulations; structural elements of medicinal raw material, the significance of individually elements on phases development plants, the content phytoecdysteroids and effect of levels their concentrations on damageability phytophagans were established; practical references on optimization of cultivation are produced.

2.7. *Полное название организации, где выполняется проект*
Крестьянское хозяйство Био

Подпись руководителя проекта

Форма 503. РАЗВЕРНУТЫЙ НАУЧНЫЙ ОТЧЕТ

- 3.1. *Номер проекта*
03-04-96147
- 3.2. *Название проекта*
Агропопуляции экдистероид-содержащих растений *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* на Европейском Севере: Экологическая устойчивость, онтогенез, продуктивность
- 3.3. *Коды классификатора, соответствующие содержанию фактически проделанной работы*
04-120
- 3.4. *Объявленные ранее (в исходной заявке) цели проекта*
Исходя из необходимости оптимизации культивирования *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. на Европейском Севере для получения экдистероид содержащих препаратов, пищевых и кормовых добавок, в проекте ставится задача:
1. Изучить особенности жизненного цикла на разных типах почв и выявить факторы, влияющие на устойчивость видов в агроценозе.
 2. Установить биологическую продуктивность агропопуляций в различных экологических условиях произрастания, структуру и элементы биомассы.
 3. Исследовать динамику накопления и распределения экдистероидов по элементам фитомассы.
 4. Первоначально: Выявить средообразующую активность растительных вытяжек и роль их в жизнедеятельности популяций.
- Откорректировано: Выявить устойчивость изучаемых видов в агропопуляциях к повреждению насекомыми-фитофагами.
5. Выработать практические рекомендации по созданию и эксплуатации агропопуляций экдистероид содержащих растений в условиях европейского Севера.
- 3.5. *Степень выполнения поставленных в проекте задач*
Степень выполнения поставленных в проекте задач
Все поставленные в проекте задачи выполнены в полном объеме. В 2003 году были реализованы пункты 1 и 5. В 2004 году реализованы пункты 2, 3, 4, 5. Подробное описание реализованной в 2004 году части проекта приведено ниже.

ВВЕДЕНИЕ

Рапонтикум сафлоровидный (синонимы: левзея, маралий корень, большеголовник альпийский) – *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и серпуха венценосная – *Serratula coronata* L. являются важнейшими представителями экдистероид содержащих растений, используемых для получения химически изолированных фитоэкдистероидов в промышленных масштабах, в частности 20-hydroxyecdysone, ecdysone, polygodine B, inokosterone и субстанций на их основе, а также различных фармпрепаратов, пищевых и кормовых добавок из лекарственного сырья (Володин и др., 1996; Машковский, 1993; Холодова, 2001; Зайнуллин и др., 2003). В практической медицине экдистероид содержащие составы используются для предупреждения болезней и поддержания иммунного статуса у здорового человека; занимают важное место в спортивной и военной медицине для адаптации и повышения работоспособности в условиях лимитирующих факторов, в т.ч. преодоления чрезвычайных физических и психических нагрузок (Сейфулла, 1999). Являясь одним из ключевых элементов современных наукоемких технологий, экдистероиды находят применение в исследованиях проблем генетики, клеточной и молекулярной биологии, биомедицинской химии, в качестве естественных и безопасных лигандов в молекулярных системах переключения генов (экдизон-индуцированные системы экспрессии генов), в разработке селективных и экологически чистых инсектицидов (Rossant McMahon, 1999; Saez и др., 2000; Wang и др., 2000; Jepson и др., 2002; Lafont и Dinan, 2003).

Для производства экдистероид содержащего лекарственного сырья необходимо создать промышленные плантации этих ценных растений. Дикорастущие популяции *R. carthamoides*, произрастающие в субальпийских лугах Алтае-Саянского горного комплекса, в результате нерегламентированных заготовок сильно истощены. Вид отнесен к категории редких, уязвимых и исчезающих (Соболевская, 1991; Постников, 1995). Задача существенного расширения сырьевой базы экдистероид содержащих растений не может быть также решена без обновления ассортимента возделываемых культур. Интродукционными исследованиями выявлено, что среди них наиболее перспективна *S. coronata*, характеризующаяся высокой концентрацией фитоэкдистероидов в биомассе и значительной урожайностью (Мишуров и др., 1999). До настоящего времени исследования этих культур на европейском Севере были ограничены агротехническими, морфобиологическими и экофизиологическими вопросами интродукции, изучаемых на основе индивидуальных растений, выращиваемых в условиях коллекционных питомников и экспериментальных полей (Моисеев и др., 1979; Холопцева и Микхийев, 1993; Головкин и др., 1996; Мишуров и др., 1997, 1999).

Совершенно неизученной является жизнедеятельность *R. carthamoides* и *S. coronata* в масштабах агропопуляций. Не изучен потенциал продуктивности видов, произрастающих в различных почвенно-экологических условиях, устойчивость продуцирования ими биомассы в онтогенезе. Известно, что экдистероиды в пределах растения распределены неравномерно. После синтеза, который происходит в кончиках корней или взрослых листьях, они концентрируются в молодых листьях, бутонах и семенах (Adler и Grebenok, 1995). В связи с этим возникает необходимость исследования структуры биомассы в вегетационном периоде, установить в ней значимость массовой доли важнейших элементов. Также, успешное внедрение в производственную практику новых для европейского Севера экдистероид содержащих растений из рода *Rhaponticum* и *Serratula* в немалой мере зависит от способности последних противостоять к атакам насекомых-вредителей. Необходимо выявить экологическую устойчивость и факторы, способствующие поражению видов фитофагами. Поэтому выявление потенциала продуктивного долголетия и экологической устойчивости интродуцентов в условиях агропопуляций чрезвычайно важно для выработки научно обоснованных принципов их возделывания, адаптированных к воздействию среды и человека.

Исходя из необходимости оптимизации культивирования *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. на европейском Севере в качестве источников экдистероид содержащего растительного сырья, на 2-й год исследований ставилась задача:

1. Изучить биологическую продуктивность агропопуляций на основных почвенных разновидностях природной зоны.
2. Исследовать факторы, влияющие на величину накопления фитомассы особей в онтогенезе.
3. Установить структуру и качество надземной биомассы, значимость элементов с высоким уровнем фитоэкдистероидов.

4. Оценить устойчивость изучаемых видов в агропопуляциях к повреждению насекомыми-фитофагами.
5. Выявить факторы, способствующие или наоборот, защищающие растения от поражения вредителями.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Природно-климатические условия

Температура. Исследования проводились на юго-востоке Архангельской области, на географической широте 61° 20', в подзоне средней тайги Европейской таежной провинции. Район характеризуется умеренно-прохладным летом и умеренно-прохладной зимой. Переходные сезоны года – весна и осень, хорошо выражены. Продолжительность вегетационного периода 165-186 дней, безморозного – 105 дней (77-139). Среднегодовые суммы температур выше 15 °С составляют 911 °С (54-57 дней); 10 °С – 1577 °С (107-110 дней); 5 °С – 1936 °С (153 дня). Для территории характерна частая смена воздушных масс. Зимой преобладают южные ветры, летом – северо-западные. Продолжительность светлого времени суток во время вегетации растений равна 16-20 часам. Средняя температура самого теплого месяца +17.4 °С (июль), а самого холодного -14.3 °С (январь).

Абсолютные перепады температуры достигают от +35 °С (в тени) до -51 °С. Устойчивый снежный покров появляется 11-16 ноября и лежит до 17-19 апреля. Высота его 52-58 см (местами до 98 см). Температура на глубине узла кущения многолетних трав держится в пределах -1.5...-2.2 °С; в отдельные периоды она снижается до -3.5...-4.0 °С. Снег с полей исчезает во второй декаде апреля. Дата 29 апреля (переход температуры воздуха через +5 °С) является началом вегетации многолетних культур. Однако часто возвраты холодов с заморозками на поверхности почвы до -5...-7 °С тормозят рост и развитие растений до начала второй декады мая. Весенние заморозки полностью прекращаются со второй декады июня, осенние начинаются в конце августа-начале сентября. Завершение вегетации холодостойких растений наблюдается в начале октября, что совпадает с осенним переходом температуры через +5 °С.

Осадки. Зональный коэффициент увлажнения (отношение количества осадков к испарению) близок к 1.5. За год выпадает 495-538 мм осадков, в т.ч. за теплый период 367-387 мм. 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 достаточно для жизнедеятельности большинства многолетних культур. Среднедекадная относительная влажность воздуха в дневное время составляет 62-74 %, в т.ч. полуденные часы – 54-57 %. В отдельные засушливые периоды влажность может опускаться до 25-35 % и ниже. Летом со стороны Атлантики и Баренцева моря вторгаются циклоны, вызывая похолодания и морозящие, а нередко и ливневые дожди.

Характеристика объектов

Агропопуляции. Объектом исследований служили 12 разновозрастных агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata*, возделываемые на производственных площадях. При изучении продуктивности задействовано 8, в экспериментах по исследованию структуры и качества биомассы, взаимоотношений с насекомыми-фитофагами дополнительно привлечено 4 объекта, каждая площадью 0.6-2.8 га, произрастающих в различных экологических нишах (торфянистые, суглинистые, супесчаные и песчаные почвы). Первая плантация *R. carthamoides* была заложена осенью 1989 года семенами, полученными из Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Последующие популяции заложены в 1994-95 гг. семенами местной репродукции. Популяции *S. coronata* заложены в 1994-96 гг. семенами местной репродукции, происхождение исходного материала – Ботанический сад Томского ГУ.

Предшествующими культурами на участках в течение трех-четырех лет были картофель, зерновые и однолетние на зеленый корм, силос и травяную муку. Предпосевная обработка почвы включала вспашку на глубину 22-25 см, дискование и двухкратную культивацию с одновременным боронованием. Перед высевом семян участки, кроме суглинков, прикатывались гладкими катками. Посев проводили четырехрядной овощной селалкой СОН-2.8, с междурядьями 70 см. Сроки посева подзимние, в середине октября. Норма высева семян *R. carthamoides* составила 1.6-3.0 кг/га, при массе 1000 штук 12-14 г; *S. coronata* – 0.5-0.6 кг/га, при массе 1000 штук 3.9-4.1 г. Глубина заделки семян зависела от культуры, типа почв и колебалась в пределах 1-4 см. Минеральные удобрения вносились в первые три года в дозах от N60P60K60 до N90P90K90, в зависимости от плодородия участков, за исключением варианта на супесчаных почвах, заложенного в 1989 году, где удобрения использовались в течение первых девяти лет. Режим отчуждения – одноразовый, сроки укоса – фаза плодоношения. Популяции на супесчаных, песчаных и торфянистых почвах в первые три года возделывания не подвергались отчуждению надземной биомассы, популяции на суглинках – во все годы жизни.

Почвы. В проекте использован следующий перечень окультуренных почвенных разновидностей под исследуемые культуры: а) суглинистые дерново-слабоподзолистые осушенные; б) супесчаные дерново-среднеподзолистые, подстилаемые средними суглинками; в) песчаные на водно-ледниковых песчаных отложениях; г) тофянисто-подзолистые поверхностно-глееватые осушенные, на двучленных отложениях, с примесью песка в верхнем и тяжелого суглинка – в нижнем горизонте.

По механическому составу в пахотном слое песчаных почв преобладают фракции крупного, среднего и мелкого песка, содержание глинистых частиц незначительное (4,8 %). Этим определяется их высокая воздухо- и водопроницаемость, низкие сорбционные и буферные свойства. В структуре механического состава суглинков преобладает физическая глина (50,5 %), по сравнению с предыдущей разновидностью содержание ее на порядок выше. Материнской породой служат водно-ледниковые суглинистые отложения. Для всего профиля этих почв характерно плотное сложение, что определяет низкую водопроницаемость, переувлажнение в ранневесенний и осенний период, развитие процессов оглеения. Структура зернисто-комковато-мелкоглыбистая.

Супесчаные почвы сформированы на двучленных отложениях, представлены в верхнем горизонте (0-28 см) песчаными частицами, содержание которых вниз по профилю уменьшается, а илистых увеличивается. С глубины 70-85 см преобладает среднесуглинистая фракция. Такое изменение структурного состава положительно влияет на водно-воздушные и сорбционные свойства. Для верхней песчаной толщи характерно большая воздухо- и водопроницаемость, чем для нижерасположенных отложений. Из-за меньшей влагопроницаемости суглинистой толщи возможно кратковременное переувлажнение верхнего песчаного слоя, приводящее к оглеению слабой степени. Верхний горизонт торфянистых почв представляет органогенную неоднородную массу с примесью минеральной части нижележащего горизонта. Сформированы на слабодренированных бессточных участках с двучленными отложениями, в условиях временного избыточного переувлажнения. Отличаются высокой влагоемкостью и фильтрацией, но низкой водоподъемной способностью, приближающейся к песчаным.

В неокультуренном состоянии почвы характеризуются низким уровнем плодородия. С целью коренного улучшения агроэкологических свойств на объектах за 3-7 лет до закладки популяций проведены мелиоративные работы по регулированию водно-воздушного режима, культурно-технические мероприятия по известкованию, фосфоритованию, систематическому внесению высоких доз органико-минеральных веществ. Участки, кроме песчаных, для снижения уровня почвенно-грунтовых вод осушены системой водосборных каналов через каждые 40-45 м. По комплексу агрохимических показателей песчаные и супесчаные почвы на дату закладки популяций можно отнести к высоко окультуренным минеральным почвам. Показатели торфянистых почв близки к уровню хорошо окультуренных мелиоративных почв. Реакция среды на песках и супеси близка к нейтральной (рН 6.9 и 6.5), на торфянике слабокислая (рН 5.4-6.0). Гумуса содержится соответственно 1.5, 3.6 и 3.1 %. На этих почвенных разновидностях высокий уровень насыщенности основаниями (93-97 %). По элементам питания на песках и супеси высокая обеспеченность фосфором (54.7 и 31.2 мг/100 г почвы), по калию – средняя на супеси (9.6 мг/100 г) и низкая на песках (5.0 мг/100 г). На торфянике средний уровень содержания фосфора и калия (12.6 и 13.1 мг/100 г). Суглинистые почвы характеризуются средней обменной (рНКс 4.8) и высокой гидролитической кислотностью (8.8 против 0.4-1.8 мг-экв на других почвах). Степень насыщенности основаниями ниже оптимальной (67.6 %). Содержание гумуса среднее (1.9 %), калия – среднее (10.8 мг/100 г), фосфора – ниже среднего (6.8 мг/100 г).

Методика исследований

Онтогенез. Методика исследований соответствовала «Проекту общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений» (Сацыперова и Рабинович, 1990). Изучение жизненного цикла *R. carthamoides* длилось 15 лет (1989-2004 гг.), *S. coronata* – 13 лет (1991-2003 гг.). Периодизацию онтогенеза проводили на основе работ Работнова Т.А. (1983), Заугольной Л.Б. и др. (1988), Жуковой Л.А. (1995). Возрастные состояния и их динамику выявляли на основе изучения качественных признаков особей, соотношения генеративных и вегетативных побегов в структуре биомассы, репродуктивных параметров, уровня и качества плодоношения, биоморфологических особенностей строения корневищ (структура корневища, характер его ветвления, наличие процессов некроза и т.д.; Игнатьева, 1994). Качественные признаки выявляли в ходе полевых фенологических наблюдений и стационарных морфологических анализов. Отличительные особенности молодых, средневозрастных и старых генеративных растений устанавливали путем ежегодного учета общего числа репродуктивных побегов в агропопуляции (для *R. carthamoides*); соотношения вегетативных, генеративных и недоразвитых побегов (для *S. coronata*), учета реальной семенной продуктивности, качества продуцируемых семян, коэффициента семенного возобновления. Аналогичные работы проводили в субсенильном возрасте.

Популяционные параметры плотности исследовали с использованием метода подсчета генеральной совокупности особей и метода учетных площадок. Учетные площадки закладывались по диагонали участка, в зависимости от ее величины в 6-9 точках, размером 56-84 м², и охватывали 8-12 соседних рядков длиной 10 м. Динамику плотности в онтогенезе устанавливали в пересчете количества особей семенного происхождения на 1 га площади. При отборе модельных особей для исследования продуктивности и структуры биомассы в агропопуляциях закладывались трансекты в 5-6-кратной повторности, совпадающие с направлением рядков изучаемых растений (Заугольнова и др., 1988). Для исключения систематических погрешностей проводили на основе «Определителей...» (Плавильщиков, 1994; Горностаев, 1998). Ущерб, наносимый фитофагами, определяли после ручного сбора и обмолота урожая семян.

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, бутонизация, цветения, плодоношения. У *S. coronata* дополнительно выделяли фазу стеблевания. Устойчивость растений к вредителям выявляли в ходе наблюдений за ростом и развитием растений, методом феноменологического мониторинга, в течение всей длительности жизненного цикла. Во время вегетационного периода периодичность наблюдений составляла: с момента отрастания и до фазы бутонизации 3-4, во время цветения и плодоношения – 2 раза в неделю. Идентификацию насекомых проводили на основе «Определителей...» (Плавильщиков, 1994; Горностаев, 1998). Ущерб, наносимый фитофагами, определяли после ручного сбора и обмолота урожая семян.

Продуктивность. Биологическую продуктивность особей определяли по сухой биомассе, 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 различные органы (Методические указания, 1985), в составе розеточных листьев различали разновозрастные фракции (Семенова-Тян-Шанская, 1977). В каждой изучаемой популяции на 1-2-м году жизни регулярно отбирали 18-20 случайно выбранных особей с корневой системой. На 3-4-й год жизни число особей в каждой выборке на дату отбора составляло 8-10, на 6-9-й год – 6, на 10-15-е годы – 4. В течение вегетационного периода было взято проб: в посевах 1-го года жизни – 10; 2-3-го года – 4; 4-9-го года – 3; 10-15-го года – 1.

Определение влажности. Влажность почвы определяли в течение вегетационных периодов 2000-2003 гг., методом ускоренной сушки при 130 °С (Разумов, 1996). Влажность воздуха измеряли цифровым переносным прибором РДТ 300 – в течение вегетационных периодов 1996-2003 гг., во время фазы цветения растений, в полуденное время, с 12 до 17 часов.

Химанализы образцов почв и растений. Агрохимические характеристики почвенных разновидностей выполнены в ФГУ ГЦАС «Кировский» (г. Киров). Содержание фитостероидов в различных органах и элементах растений определяли в лаборатории Ботанический сад Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар). Образцы для определения экдистероидов формировали из 10-15 растений методом последовательного квартования, материал фиксировали 50-70 % этанолом в течение 2-3 часов после отчуждения побегов. Результаты приведены в пересчете на воздушно-сухое вещество; метод анализа – высокоэффективная жидкостная хроматография (ВЭЖХ-анализ)

Математическую обработку экспериментальных данных проводили стандартными методами вариационной статистики. В работе использованы параметры генеральной (по результатам сплошного учета) и выборочной совокупности. Условные обозначения в таблицах: отсутствие явления; ... явление было, но не зарегистрировано.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Продуктивность биомассы

В оптимальных условиях произрастания показатели соотношения продуктивности и продолжительности жизни растений в наименьшей степени должны отклоняться от средних для данного вида величин. Онтогенез *R.*

carthamoides в субальпийских лугах длится 50-75 лет. В генеративный период растения вступают на 5-9-й год жизни и находятся в течение 25-40 лет. Сенильные особи чаще всего отсутствуют, отмирание частей корневища происходит редко (Положий и Некратова, 1986). Сухая масса корневища равна 71-104 г (Синицина, 1988). В культуре наблюдается ускоренное прохождение онтогенеза, который обычно длится не более 5-6 лет; особи находятся в прегенеративном возрасте 1-3, в генеративном – 2-3 года (Моисеев и др., 1979; Флоря, 1990; Головки и др., 1996).

По литературным данным, максимальная величина биомассы *R. carthamoides* накапливается на 3-4-й год культивирования. В условиях Республики Коми масса надземной части достигает 89-126 г, подземной – 86-125 г (Моисеев и др., 1979; Головки и др., 1996). В условиях Карелии надземная биомасса достигала 200 г на 3-й и 86 г – на 4-й год жизни; подземная биомасса – 45 г на 2-й, 58 г – на 3-й год жизни (Холопцева и Михкиев, 1993). В условиях Польши на 3-й год жизни надземные органы формировали 70 г, подземные – 60-90 г биомассы; на 4-й год – 81 и 91 г соответственно (Skiba и Beglarz, 1999). В Кировской области, при густоте стояния 200-600 тысяч особей на 1 га, продуктивность надземных органов на 3-4-й год жизни была равна 11-24 г. На 5-й год жизни она снижалась до 4.2-8.5 г (Игитова, 1989). Потенциал продуктивности *S. coronata* мало изучен. По данным Постникова (2003), масса надземных частей в природных условиях изменяется от 29-34 до 56-67 г. Вид обитает рассеянно или одиночно, приурочен к кустарниковым зарослям горных склонов, берегам заливных лугов и осоковых болот.

Особенности накопления биомассы в онтогенезе. По результатам 1-го года исследований, оптимальными для *R. carthamoides* являются супесчаные, для *S. coronata* – торфянистые почвы. На этих почвенных разновидностях онтогенез агропопуляции *R. carthamoides* длится более 15 лет, *S. coronata* – более 13 лет. В первые три года жизни *R. carthamoides* находится в прегенеративном, с 4-го по 12-й год – в генеративном возрасте. Отличительной особенностью онтогенеза *S. coronata* на торфянистых почвах является более ранний переход к генеративный возраст – со 2-го года жизни, длительность которого составила 10 лет. Сенильный период в целом для обеих популяций не наступил, переход к субсенильному возрастному состоянию для *R. carthamoides* отмечен с 13-го, для *S. coronata* – с 12-го года жизни.

В ювенильном возрасте формируется первичный розеточный побег, в зоне гипокотилия которого закладываются придаточные корни и почки возобновления, приводящие к образованию стеблекорня. Биомасса изучаемых видов в этот период составляет десятые и сотые доли грамма (табл. 1) и примерно отражает соотношение веса семян между двумя видами (12-18 мг и 3-5 мг соответственно для *R. carthamoides* и *S. coronata*). В иматурном возрасте формируется корневище и наблюдается ветвление зародышевого побега на боковые побеги, развитие которых идет одновременно с осевым, но со сдвигом календарного времени разветвления из почек. Потенциал продуктивного долголетия растений закладывается в прегенеративном периоде и обеспечивается многолетним циклическим развитием побеговой системы розеточных побегов. Продуктивность особей в этом возрасте у обоих видов весьма незначительная (табл. 1). В молодом генеративном возрасте система полициклических розеточных побегов, заложенная в виргинильном возрасте, обеспечивает высокие темпы годичного прироста корневищ (3.2-3.7 раза у *R. carthamoides*, 2.6 и более раз у *S. coronata*). На 4-й год жизни биомасса особей *R. carthamoides* примерно соответствует величинам развития, приводимыми другими авторами на этот возраст, на 5-й год дважды превышает приводимые в литературе показатели. Максимальная продуктивность приходится на зрелый генеративный возраст, величина ее у *R. carthamoides* примерно одинакова для надземной и подземной части (354 г). Величина надземной биомассы у *S. coronata* достигает 252-266 г, для подземной она значительно меньше – 83-92 г.

Таблица 1
Продуктивность особей *R. carthamoides* и *S. coronata* в онтогенезе, г/особь

Показатели		Календарный возраст растений (годы жизни)														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>R. carthamoides</i>	1 j3 im im v v g1 g2 g3 ss															
	– надземная часть	0.27	0.42	...	6.2	...	16.4	56.8	210.7	354.0	351.7	282.3	208.7	179.9	200.4	252.03
	– подземная часть	0.07	0.30	...	2.3	4.7	11.9	38.2	141.3	270.6	351.1	354.4	329.6	303.74	271.1	268.0
<i>S. coronata</i>	2 j im im v g1 g1 g2 g3 ss ss															
	– надземная часть	0.07	0.56	0.44	3.4	4.3	...	69.4	178.3	251.9	265.8	197.5	171.5	146.4	140.7	121.8
	– подземная часть	0.02	0.16	0.14	1.2	1.6	13.9	20.7	33.6	79.84	91.7	83.2	79.1	65.4	65.0	58.8
	Соотношение надземной части к подземной															
<i>R. carthamoides</i>		3.9	1.4	...	2.7	...	1.4	1.5	1.5	1.3	1.0	0.8	0.6	0.6	0.7	0.9
<i>S. coronata</i>		3.5	4.0	3.1	2.8	2.7	...	3.4	5.3	3.2	2.9	2.4	2.2	2.2	2.1	2.3

Примечания. 1... супесчаные почвы; 2... торфянистые почвы;
3... возраст особей: p – проросток, j – ювенильный, im – иматурный, v – виргинильный, g1, g2, g3 – молодой, зрелый и старый генеративный;
3... минеральные удобрения в дозе N30P60K30; 4... корневище состоит из 2-5 партикул.

Зрелый генеративный возраст – это период окончательного становления жизненной формы вида. Характеризуется наибольшей развитостью побеговой и корневой систем, уравновешенностью процессов новообразования и отмирания. Если соотношение биомассы надземных частей к подземным для *R. carthamoides* в молодом генеративном возрасте равнялось 1.4-1.5, в зрелом генеративном оно близко к 1.00 (1.3-0.80). В старом генеративном и субсенильном возрасте это соотношение обратное – масса корневой системы превышает величину надземной части. Обусловлено это различной направленностью ежегодного прироста биомасс в онтогенезе: прирост надземной части положителен до 6-7 года, затем кривая прироста принимает отрицательную величину.

Связано это с тем обстоятельством, что после массовой репродукции на 6-7-м году жизни часть вегетативных побегов и почек возобновления на ветвях корневища отмирает вместе с генеративными побегами, а надземная биомасса, сформированная меньшим числом дициклических побегов, не способна обеспечивать максимальные величины прироста, собственные полициклическим побегам. Минеральные удобрения в этот период в какой-то степени способны стимулировать прирост надземной и нивелировать убыль подземной биомассы; к примеру, на 12-й год продуктивность надземных частей при внесении N30P60K30 оказалась примерно на 25 % выше показателей 11-го года. Накопление биомассы в подземной сфере происходит до начала старого генеративного возраста, до момента, когда в результате ежегодной репродукции запускаются процессы некротизации ветвей корневища, вместе с тем приводящие к отмиранию части придаточных корней и почек возобновления. Исследование структуры

подземных органов растений показывает, что в условиях засушливых почвенных условий и промывного водного режима (супесчаные и песчаные почвы) отмирание материнской особи происходит редко, а одревесневшие и лигнифицированные ветви корневищ слабо подвержены процессам разложения. Поэтому даже в субсенильном возрасте масса корневищ остается достаточно высокой (около 240 г/особь).

Для особей *S. coronata* характерно высокое соотношение биомассы надземной части к подземной – в молодом генеративном возрасте оно достигает 3.4-5.3, зрелом генеративном – 3.2-2.4, старом генеративном – 2.1-2.2. Прироста биомассы корневищ *S. coronata*, в отличие от *R. carthamoides*, в зрелом генеративном возрасте не происходит. Обусловлено это тем, что структура куста на 85-97 % сформирована генеративными побегами (табл. 5), отмирание которых является причиной гибели большого количества вегетативных почек при их основании и дезинтеграции корневища на отдельные партикулы. Корневище в условиях повышенной влажности подвержено процессам разложения, что, в свою очередь, сказывается на ежегодной убыли биомассы. Биомасса корневищ *S. coronata* примерно соответствует биомассе природных особей, но уступает при этом *R. carthamoides* в 4.2-4.9 раза. Сравнительная величина продуктивности особей по почвенным разновидностям

Специфичность реагирования вида на экологические факторы обнаруживается как на уровне популяционных параметров, так и на количественных параметрах отдельных особей. Для особей *R. carthamoides*, независимо от условий произрастания – в природе или культуре, характерна большая внутривидовая изменчивость (Селиванова, 1979; Некратова, 1995). При этом отсутствует корреляция в морфологии признаков, не зависящая от экологических факторов (Положий и Некратова, 1986; Флоря, 1990). В частности, на суглинистых почвах Республики Коми во влажное лето продуктивность особей была в 1.5-2.0 раза ниже, чем в засушливое (Куренкова и Табаленкова, 2000). Для *S. coronata*, наоборот, типичными местами произрастания являются средне- и тяжелосуглинистые, торфянистые почвы с повышенной влажностью (Мишуров и др., 1999; Постников, 2003).

Прегенеративный период. На продолжительности онтогенеза и на продуктивном потенциале популяции сказываются особенности функционирования в первые годы развития, обусловленные экологическим режимом в среде обитания корневой системы. Наиболее важен для выживания особей имматурный период. В этом возрасте закладывается основа мощной вегетативной и корневой системы, и чем больше экологические факторы обитания приближены к физиологическому оптимуму, тем больше и величина продуктивности особей. Темпы накопления биомассы в летний период зависят от влагообеспеченности в корнеобитаемом слое почвы. Влажность почвы минимальна в июле и составляет: от 2-4 до 3-5 % на песках и супеси; 8-12 % – на торфянике и суглинках. Величина надземной биомассы в условиях дефицита влаги к концу 1-го года жизни равна 0.22-0.32 г, а в условиях оптимальной влажности – 2.4-3.5 г (табл. 2). Накопление продукции подземных органов сдвинуто во времени относительно надземной, оно возрастает после отмирания последней. Наибольшая величина приходится на сроки завершения вегетации: масса корневой системы особей на песчаных и супесчаных почвах составляет 0.18-0.30 г, на торфянистых – 1.22 г, на суглинистых – 2.8 г.

Ранней весной 2-го года жизни начинается активный рост пазушных почек и развитие их в боковые побеги. На тяжелых почвах растения отстают в развитии. Высокая насыщенность почвы влагой (22-28 %) в позднеосенний и раннеосенний период отрицательно сказывается на состоянии корневой системы *R. carthamoides*. Наблюдается загнивание мелких придаточных корней, масса подземных органов уменьшается в 6 раз. Через 22 дня вегетации, в середине III-й декады мая, их вес не превышает массу корневой системы на песчаных почвах (0.2 г). В дальнейшем, с оптимизацией водно-воздушного режима, особи на торфянистых и суглинистых почвах, аналогично особям 1-го года жизни, опережают в своем развитии растения на легких почвах. На песчаных почвах, в условиях дефицита влаги, происходит задержка кущения и общего развития. Масса надземных частей во второй половине лета по сравнению с другими почвами здесь ниже в несколько раз, составляя 2.7 г. На супеси, где влагообеспеченность выше, величина биомассы составляет 6.2 г. На торфяниках биомасса надземной части еще выше – 18.2 г, а на суглинках она равна 11.4 г.

Таблица 2

Сравнительная продуктивность особей *R. carthamoides* в имматурном возрасте по почвенным разновидностям, г

Показатели Ед-ца изм-я Годы жизни по почвенным разновидностям

песок супесь торфяник суглинок

1 2 2 1 2 2 2 1 2 2 1 2

Дата наблюдений 31.10 25.05 05.07 05.11 02.05 24.05 05.07 16.10 24.05 21.06 03.11 07.08

Срок вегетации дни 173 26 68 175 4 26 68 172 22 50 171 89

Влажность почвы % 7-12 9-12 2-4 13-14 15-16 13-16 3-5 22-26 24-31 8-12 24-29 11-28

Масса особи:

– надземная часть г 0.22 0.20 2.7 0.32 0.14 0.52 6.2 2.39 0.5 18.2 3.5 11.4

– подземная часть г 0.18 0.20 1.4 0.30 0.41 0.40 2.3 1.22 0.2 3.7 2.8 4.1

<\TABLE>

Таблица 3

Сравнительная продуктивность *R. carthamoides* и *S. coronata* по разным почвам в генеративном возрасте, г/особь

Показатели супесь торфяник суглинок песок

3 4 5 6 9 3 6 8 9 3 6 8 9 6 9

R. carthamoides: v g1 g2 v g1 g2 g1 g2 g3 g1 g2

... надземная часть 16.4 56.8 210.7 354.01 208.7 75.7 385.0 524.7 443.7 31.8 88.8 92.6 ... 44.3 111.2

... подземная часть 11.9 38.2 141.3 270.6 329.6 23.2 215.4 157.4 129.0 14.3 37.3 51.2 43.9 35.4 44.1

S. coronata: g1 g2 g1 g2 g3 g1 g2 g3 g1

... надземная часть 14.5 96.4 123.3 270.72 235.4 ... 251.9 197.5 171.5 ... 118.8 68.4 95.1 5.9 10.4

... подземная часть 8.9 13.9 27.6 63.9 158.2 ... 79.8 83.2 79.1 ... 37.9 ... 48.8 7.1 18.0

<\TABLE>

Примечание. При 2-х кратном отчуждении биомасса надземной части составляет: 1... 111.8 г; 2... 80.0 г.

Генеративный период. В виргинильном возрасте максимальная величина продуктивности особей незначительна – 3-6 г у *S. coronata* и 16-76 г у *R. carthamoides* (табл. 3). Вступление в молодой генеративный возраст характеризуется интенсивным наращиванием биомассы, прирост которой базируется на опережающем росте и развитии вегетативных побегов перед генеративными. Различие в накоплении максимальных величин биомасс обусловлено

почвенно-экологическими условиями роста и развития. На супесчаных почвах масса надземной части *R. carthamoides* на 5-й год жизни составляет 210 г. На торфяниках этот показатель равен 385.0 г, на суглинках – 31.8 г, на песках – 44.3 г. Надземная биомасса *S. coronata* на 4-5 год жизни в условиях супесчаных почв достигает 96-123 г, торфянистых – 178.3 г (табл. 1). На песчаных почвах на 6-й год жизни она составляет 5.9 г.

Пик накопления биомассы особей в онтогенезе, независимо от почвенно-экологических условий и видовых различий в развитии, приходится на зрелый генеративный возраст. В оптимальных условиях произрастания, которыми являются супесчаные и торфянистые почвы, *R. carthamoides* формирует 354-525 г надземной биомассы против 252-271 г у *S. coronata*. В целом, потенциал продуктивности *R. carthamoides* в молодом генеративном возрасте в 1.7-2.2 раза, а зрелом генеративном на 32-43 % выше *S. coronata*. На суглинистых и песчаных почвах масса надземных органов значительно ниже – 88.8 и 111.2 г для *R. carthamoides*; 118.8 г для *S. coronata*. Полученные результаты согласуются с данными интродукционных опытов других исследователей и характеризуют потенциал формирования биомассы на переувлажненных и засушливых почвах. Оптимальным для накопления биомассы является влажность в корнеобитаемом слое почвы, равная 17-28 % для *S. coronata*, 9-16 % для *R. carthamoides*. Интенсификация отчуждения отрицательно сказывается на продуктивности особей: при 2-х кратном укосе в предыдущий год биомасса надземной части на 6-й год жизни составила 111.8 г против 354.0 г в контроле у *R. carthamoides*; 80.0 г против 270.7 г в контроле у *S. coronata*.

Биопродуктивность *R. carthamoides* и *S. coronata* в масштабах агропопуляций

Валовая продукция на единицу площади и ее прирост за единицу времени является интегральным показателем, характеризующим экологический оптимум организма. Дифференциальными характеристиками выступают плотность, средняя величина биомассы особей и длительность их жизни в онтогенезе. В природных условиях урожайности надземной массы дикорастущих зарослей *R. carthamoides*, зафиксированный Постниковым Б.А (1995) на Горно-Алтайской СХОС в период 1963-1965 гг., соответствовала 2200-4000 кг/га. Максимальная биопродуктивность отдельных фрагментов чистых зарослей может достигать 6500-7000 кг/га (Некратова, 1992). Биопродуктивность подземных органов *R. carthamoides* в Алтае-Саянской горной области колеблется в диапазоне 80-1500 кг/га (Атлас ареалов, 1986). Наибольшие площади субальпийских лугов заняты ценозами, где масса корневищ около 330 кг/га (Положий и Некратова, 1986). Годичный прирост подземной массы составляет 120 кг/га на субальпийских и 5-8 кг/га в лесных злаково-высокотравных лугах (Триль и Паршутин, 1987). Биопродуктивность надземных органов *S. coronata* в типичных местообитаниях варьирует от 71 до 343 кг/га (при плотности 2.1-5.1 тысяч особей; Постников, 2003).

В условиях культуры величина продуктивности каждого вида изменяется в соответствии с его адаптивным потенциалом, сложившимся в процессе эволюции. По данным НИЦ Гидрометеорологии СССР, агроклиматические ресурсы Нечерноземной зоны позволяют *R. carthamoides* формировать от 2000-3000 до 7000-10000 кг/га надземной массы. Минимальные величины характерны для дефицита, максимальные – для оптимальных величин влаго- и теплообеспеченности (Ларин, 1982). На опытных делянках урожайность надземной массы у 3-4-х летних растений *R. carthamoides* составляет: на супесчаных почвах Кировской области – 2000-2400 кг/га (в пересчете с 49 м²; Платунов и Килеева, 1986); на суглинках – 5400-6000 кг/га (Игитова, 1989). В Сибири, на полях ЭХ ЦСБС РАН, урожайность посевов в возрасте 4-5-и лет достигала 3600 кг/га, 7-и лет – 3300 кг/га (Постников, 1995). В более старом, 7-8-и летнем возрасте, урожайность снижается до 700-800 кг/га (Ефименко и др., 1989). В литературе нет сведений о потенциале продуктивности *S. coronata* в производственных условиях. Для природно-климатических условий Коми Республики урожайность с 1 м² приводится в пределах от 0.77 до 1.24 кг (Мишуров и др., 1999), Сибири – от 0.7 до 1.1 кг (Постников, 2003).

Очевидно, что реальную биопродуктивность каждого вида в масштабах агропопуляций можно установить только на основе изучения фактической плотности. По результатам наших полевых обследований, оптимальная величина плотности в ценозе, начиная с 3-4-го года жизни, составляет 23-27 тысяч особей на 1 га для *R. carthamoides* и 22-30 тысяч для *S. coronata*. Специфика реагирования вида к условиям произрастания отражается на динамике смертности особей. Наибольшая выживаемость *R. carthamoides* характерна для супесчаных и песчаных почв (на 9-й год жизни 20.9 и 28.7 % выживаемости). На торфянике происходит сильное изреживание (выживаемость 7.3 %). Минимальная выживаемость обнаружена на суглинистых почвах – 0.8 % в целом по популяции. Для *S. coronata* наибольшая выживаемость характерна для торфянистых (27.1 %) и супесчаных почв (в пределах 15-20 %); наименьшая – для суглинистых (8.1 %) и песчаных почв (2.8 %).

Агропопуляции *R. carthamoides*. В первые три года возделывания, вследствие малоразвитости особей (табл. 3), величина продукции в масштабах агропопуляций незначительна и не может представить производственного интереса с целью отчуждения (табл. 4). Наивысший годичный прирост фитомассы на супеси происходит в начале генеративного возраста: около 3500 кг/га в надземной и 3100 кг/га в подземной сфере. В зрелом генеративном возрасте прироста уже нет, а в старом генеративном он принимает отрицательную величину, равную 1600-1800 кг/га. Максимальные величины продуктивности надземной биомассы приходятся на 6-7-й годы жизни и составляют около 8500 кг/га. Наибольший уровень органического вещества в корневищах накапливается к 7-8-му году и также близок к цифре 8500 кг/га. Таким образом, максимальные величины биомассы агропопуляций *R. carthamoides* на европейском Севере близки к теоретической биопродуктивности.

На торфянистых почвах достижение пикового уровня биопродуктивности в масштабах агропопуляций не совпадает с аналогичным показателем у особей. Наибольшая величина надземной сферы здесь формируется в молодом генеративном возрасте. Хотя максимальный прирост биомассы у отдельных особей зафиксирован во взрослом генеративном состоянии (524.7 г против 385.0 г), увеличения валовой продукции не происходит из-за резкого снижения плотности. В итоге максимальная величина продуктивности агропопуляции, заложенной на торфянистых почвах, почти в 2 раза ниже потенциала агропопуляции на супеси (4400 кг/га против 8500 кг/га). Еще ниже продуктивность популяции на песчаных почвах – около 1000 кг/га. На суглинках, вследствие сильного изреживания, валовая продукция с 3-го жизни практически не возрастает (с 89 до 115 кг/га). Биопродуктивность корневищ на торфяниках примерно равна 2400 кг/га, на песках – 800 кг/га, на суглинках – 50 кг/га (против 8540 кг/га на супеси).

Агропопуляции *S. coronata*. Наилучшие показатели продуктивности для надземной сферы получены на торфянистых почвах – 7600 кг/га. Как и в случае с *R. carthamoides*, пик валовой продукции в масштабах агропопуляции формируется в молодом генеративном возрасте. В подземной сфере величина биомассы корневищ *S. coronata* близка к цифре 2400 кг/га, что в 2.6-3.5 раза ниже биомассы корневищ *R. carthamoides* на супесчаных почвах. Величина надземной биомассы на супесчаных почвах около 6500 кг/га, на суглинках она незначительна – около 1000 кг/га, практически ее нет на песках – 40 кг/га. Отличительной особенностью накопления подземной биомассы на легких

почвах (супеси и пески) в сравнении с более увлажненными (торфяники и суглинки) является ее устойчивый ежегодный прирост, который длится вплоть до старого генеративного или субсенильного возраста.

Таблица 4

Продуктивность агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata* в условиях европейского Севера, кг/га

Показатели супесь торфяник суглинок песок

3 4 5 6 8 9 3 6 8 9 3 6 8 9 6 9

R. carthamoides: v1 g1 g2 g3 v g1 g2 g1 g2 g3 g1 g2

– плотность, тыс.шт/га 27.5 27.5 24.0 23.9 24.1 23.9 23.2 11.5 6.3 4.1 2.8 1.3 1.0 0.9 22.9 14.9

... надземная часть 451 1562 5057 8461 6803 4988 1756 4427 3306 1819 89 115 93 ... 1014 1567

... подземная часть 327 1050 3301 6467 8541 7877 538 2477 991 529 40 48 51 39 811 657

S. coronata: g1 g2 g1 g2 g3 g1 g2 g3 g1

– плотность, тыс.шт/га 30.2 27.7 26.6 24.3 23.0 22.8 ... 30.5 26.3 25.0 10.3 8.8 7.7 7.1 6.6 2.8

... надземная часть 438 2670 3280 6578 ... 5367 ... 7683 4287 5194 ... 1045 527 675 39 27

... подземная часть 269 385 734 1553 ... 3607 ... 2434 1978 2188 ... 334 ... 346 47 50

<\TABLE>

Структура биомассы

Характерной особенностью для экидистероидов является высокая мобильность, способность к перераспределению и концентрированию после биосинтеза в пределах возрастных элементов структуры растения. Донорными элементами являются взрослые листовые органы, акцептирующими – интенсивно растущие ткани молодых листьев, а также развивающиеся семена (Adler и Grebenok, 1995; Dinan, 1997). Перераспределение между стареющими и временно развивающимися органами через структурные элементы зависит от биоморфологических особенностей вида, различий в прохождении онтогенеза. В опубликованной литературе не рассматривается возрастная структура биомассы, а лишь указывается общая облиственность растений. В целом для *R. carthamoides* в сравнении с *S. coronata* характерна более высокая доля листовых органов в структуре биомассы. В условиях Коми Республики она колебалась от 68-80 % до 82-87 % (Моисеев и др., 1979; Иевлев, 1983; Головки и др., 1996), в условиях Кировской области была равна 58 % (Тихвинский и Тючкалов, 1989). Структура надземной биомассы природных растений состоит на 45-53 % из розеточных и на 17-22 % стеблевых листьев (Постников, 1995). Для *S. coronata* в условиях Коми Республики облиственность указывается в пределах 50-55 % (Мишуров и др., 1999). В онтогенезе она составляла: в начале вегетации 2-го года жизни – 63 %, в фазу бутонизации – 31 %; на 3-й год – 59-49 %; в возрасте 4, 6, 11 лет облиственность изменялась от 43 до 55 % (Савиновская, 2003).

В условиях агроценозов структура лекарственного сырья является отражением возрастного спектра индивидуальных особей, имеющих одинаковый абсолютный возраст, но при этом находящихся в различном возрастном состоянии. Оба вида формируют два типа побегов: вегетативные (розеточные) и генеративные. Переход *R. carthamoides* в генеративное состояние на суглинках отмечен с 3-го, на супеси и торфянике – с 4-го, на песках – с 6-го года жизни. Поэтому структура биомассы в иматурном возрасте представлена только розеточными листьями вегетативных побегов (табл. 5). В виргинильном возрасте долевое участие генеративных побегов в структуре биомассы незначительное – 5-10 %. С переходом в генеративный возраст массовая их доля возрастает на 4-й год до 16 %, на 6-й год жизни – до 36 % в начале фазы бутонизации. Часть из них в процессе развития отмирает, поэтому массовая в фазу массового цветения снижается до 9 и 24 %. В более старом возрасте доля генеративных побегов незначительно отличается от предыдущих лет (27 % на 9-й год, 16 % на 13-й год). В целом структура сырья у *R. carthamoides* в отчуждаемом периоде на 84-91 (70-95) % представлена вегетативными побегами.

У *S. coronata*, наоборот, в структуре биомассы преобладают генеративные побеги, долевое участие вегетативных побегов незначительное 3-12 (15 %). Сумма листовых органов от двух типов побегов равна 37-55 %. Исключением являются кратковременные периоды в онтогенезе (начало генеративного и сенильного возраст), когда долевое участие вегетативных побегов в структуре является повышенным до 46 и 23 %. Главным образом, потенциал синтеза и накопления экидистероидов у *S. coronata* зависит от показателя облиственности стеблей, которая составляет в среднем 32-42 %. Это примерно в два-три раза ниже, чем долевое участие розеточных листьев у *R. carthamoides*.

Таблица 5

Соотношение массовых долей вегетативных и генеративных побегов *R. carthamoides* и *S. coronata* по возрастным состояниям жизненного цикла агропопуляций, %

Тип побегов супесь суглинок торфяник песок

2 3 4 5 6 9 13 2 3 5 6 8-9 2 4 6 9 10 5 9 13

Вегетативные: v v g1 g2 g3 ss v g1 g2 g3 v g1 g2 v g2

R. carthamoides 100 95 911 85 762 73 84 90 ... 88 84 67 100 93 89 89 ... 91 88 ...

S. coronata 100 ... 15 3 3 7 4 ... 46 9 ... 6 77 12 3 7 4 ... 3 23

Генеративные: v g1 g2 ss g1 g2 g3 g1 g2 g3 g1 g2

R. carthamoides 0 5 91 15 242 27 16 10 ... 12 16 33 0 7 10 11 ... 9 12 ...

S. coronata 0 ... 85 97 97 93 96 ... 54 91 ... 94 23 88 97 93 96 ... 97 77

<\TABLE>

Примечание. В начале фазы бутонизации соотношение равно (%): 1... 84/16; 2... 70/30

Таблица 6

Динамика структуры биомассы *R. carthamoides* и *S. coronata* по типам побегов (взрослые генеративные растения 6-8 гг. жизни), %

Показатели Сроки вегетации, дней

R. carthamoides – вегетативные побеги *S. coronata* – генеративные побеги

4 31 57 72 84 114 179 16 30 42 53 75 125 150

Фаза развития отрастание начало бутонизации начало цветения цветение плодо-ошение вегетация отмирание н/ массы отрастание начало стеблевания стеблевание начало бутонизации цветение плодо-ношение отмирание н/ массы

Динамика биомассы листьев 1.5 14.1 86.9 100.0 66.8 51.2 45.7 58.0 52.9 47.1 50.3 33.8 31.0 34.0

Долевое участие в структуре молодых и взрослых листьев 83.6 73.8 52.1 33.7 21.8 5.6 2.1
<\TABLE>

При культивировании *R. carthamoides* и *S. coronata* для производства лекарственного сырья важными, кроме знания показателя общей облиственности, являются сведения по наиболее значимым элементам биомассы с высоким содержанием фитостероидов. Концентрация экдистероидов в молодых листьях вегетативных побегов на порядок выше, чем в отмерших (табл. 7). Генеративные побеги включают в себя стебель, стеблевые листья (молодые, взрослые и старые), соцветия с семенами. Стебли выполняют опорную и транспортную функцию, в качестве источника экдистероидов они малозначимы, как и нижние стеблевые листья.

Сезонная динамика вегетационного периода характеризуется определенным сочетанием накопления в биомассе разновозрастных фракций молодых, взрослых и отмерших листовых органов. Кривая, характеризующая долевое участие молодых и взрослых листьев *R. carthamoides*, противоположна динамике накопления всей надземной биомассы (табл. 6). В начале фазы бутонизации массовая доля молодых и взрослых листьев довольно высока (73.8 %). В фазе цветения, когда наблюдается максимальное накопление биомассы, доля значимых для отчуждения элементов снижается до 33.7 %. Аналогичная зависимость существует и для *S. coronata*. Ко времени начала цветения, характеризующейся наибольшей концентрацией экдистероидов в младших боковых побегах (Чадин, 2003), листья розеточных побегов и нижних метамеров стеблевых побегов являются отмершими. Долевое участие стеблевых листьев снижается с 58.0 до 33.8 %, среди которых молодые листья, сосредоточенные в боковых побегах, занимают 1.8-6.4 %. Массовая доля семян из соцветий в структуре надземной части обоих видов в среднем составляет около 2-3 %.

Устойчивость к повреждению насекомыми-вредителями

Успешное внедрение в производственную практику новых для европейского Севера экдистероид содержащих растений из рода *Rhaponticum* и *Serratula* в немалой мере зависит от способности последних противостоять к атакам насекомых-фитофагов. Известна существенная роль зооэкдистероидов для развития членистоногих. Периодические линьки и метаморфозы вызваны волнами экдистероидов, синтезируемых в проторакальных железах под воздействием мозговых нейропептидов (Smith, 1988). Активность наиболее важных экдистероидов – 20-hydroxyecdysone, ponasterone и muristerone, содержащих естественные изоформы экдистероидных рецепторов (EcR), лежит в пределах 10⁻⁹ (10⁻⁸-10⁻¹⁰) М (Harmata и Dinan, 1997). Идентичность фитостероидов, синтезируемых растениями, гормону линьки членистоногих позволяет предполагать, что одна из биологических функций повышенной концентрации в отдельных органах растений состоит в защите их от насекомых-вредителей (Дайнен, 1998; Уфимцев и др., 2002).

Результаты мониторинга *R. carthamoides*. Результаты нашего 15-и летнего мониторинга естественных взаимоотношений между экдистероид содержащими растениями и их вредителями показывают, что сами по себе фитостероиды не способны создать эффективную защиту от фитофагов. В ценозе повреждались части растений, в которых наиболее высокая концентрация экдистероидов (табл. 7), и наоборот, были не уязвимы органы со значительно низким содержанием. Поражение было связано с возрастом растений и фазой цветения в вегетационном периоде. Например, агропопуляции *R. carthamoides* в субсенильном возрасте подвергались интенсивному нападению жуков-бронзовок (*Cetoniinae*) из отряда жесткокрылых (*Coleoptera*).

Сильно поражались соцветия растений 13-15-го годов жизни – цветоложе, содержащее 0.8-1.1 % экдистероидов. В каждом соцветии находились одновременно от 4-5 до 8-10 жуков, которые вгрызались в соцветия и повреждали цветоложе. У части побегов, где насчитывалось 15-20 фитофагов, апикальная часть приобретала признаки завядания. Соседние, более молодые популяции в возрасте 6-10 лет не повреждались фитофагами, хотя концентрация экдистероидов в них была до 2-х раз ниже (0.5-0.6 %). В популяции 9-го года жизни были обнаружены единичные жуки (в среднем 1 особь на 222 соцветия). С возрастом частота поражаемости растений в популяции ежегодно увеличивалась: 0.46 % пораженных соцветий на 9-й год; 0.72 % – на 10-й год; 40 % – на 13-й год; 100 % – на 14-15-й год жизни. Сопутствующим фактором поражения служила низкая влажность воздуха в травостое (9-33 %).

Таблица 7

Концентрация фитостероидов (ФЭС), повреждаемость органов и структурных элементов фитомассы *R. carthamoides* и *S. coronata* фитофагами в условиях агропопуляций

Органы растения *R. carthamoides* *S. coronata*

концентрация ФЭС, % повреждаемость фитофагами* концентрация ФЭС, % повреждаемость фитофагами*

бутонизация цветение бутонизация цветение

1. Вегетативные побеги

Листья молодые 0.35 0.31 – 2.2 0.7 –

Листья взрослые 0.28 0.19 – 1.4 0.3 –

Листья отмершие 0.10 0.03 – 0.2 0.07 –

2. Генеративные побеги

Стебель:

... верхняя часть 0.25 0.03 – 2.3 0.7 +++

... средняя часть 0.16 0.02 – 0.4 0.1 –

... нижняя часть 0.10 0.01 – 0.1 0.03 –

Соцветие 0.40 0.40 + +

... цветоложе 0.70 1.10 +...++ 1.7 2.0 +...+++

... семена – 0.57 – – 1.2 +

Листья стеблевые: –

... верхние молодые 0.28 – – 1.8 1.1 –

... средние взрослые 0.28 0.03 – 1.3 0.4 –

... нижние старые 0.28 0.02 – 0.20 0.05 –

3. Корневая система

Корневище 0.18 0.07 – 0.4 0.3 –

Главный корень 0.13 0.12 – 0.2 0.1 –

Придаточные, боковые корни 0.15 0.11 – 0.4 0.2 –

<\TABLE>

Примечания: Оценка частоты поражаемости: – ... отсутствие; + ... редко, иногда; ++ ... часто; +++ ... очень часто; **... жирным шрифтом отмечена концентрация фитоэксдистероидов в повреждаемых частях растений.

Ущерб, наносимый вредителями, выразился на количестве и качестве продуцируемых растениями семян. По результатам валового сбора, выход семян из соцветий у сильно пораженных растений составил 16.5 %; у слабо пораженных – 30.8 % (против 55-56 % у непораженных). Число полноценных (развитых) семян в соцветии было сниженным – соответственно 39.8 шт и 60.6 шт (216-221 шт у непораженных). Масса 1000 шт семян была равна 9.2 г и 11.1 г (против 14.2-14.9 г в контроле). Вегетативные побеги, представленные листьями и черешками, а также почки возобновления не повреждались ни в одной из фаз развития (содержание суммы фитоэксдистероидов составляет от 0.14-0,51 до 0.75 %). Не выявлено повреждений и на подземных органах (корни и корневища с содержанием 0,07-0,18 % 20-hydroxyecdysone).

Результаты мониторинга *S. coronata*. Аналогично, сильное поражение популяций *S. coronata* зафиксировано после перехода их в старое генеративное возрастное состояние. Фитофагами в данном случае являются тли (Aphididae). Колонии этих насекомых заселяют верхушечные части стеблей генеративных побегов в начале фазы цветения, когда содержание суммы экдистероидов достигает 1.2-1.6 (2.0) %. Пораженные растения характеризуются в 2-3 раза меньшим числом и массой развитых соцветий на главном побеге, низким качеством семян. Боковые побеги младшего порядка не развиваются, засыхают и не формируют семена.

Не было отмечено случаев массовой или единичной гибели тлей, хотя поверхность их тела находилась в прямом контакте с выделяющимся и растекающимся по стеблю растения соком. Непораженными остаются растения, отстающие в развитии и не достигшие фазы цветения. В течение всех лет наблюдений не зафиксировано повреждений стеблевых листьев и вегетативных побегов (при концентрации в них 0.3-1.1 % 20-hydroxyecdysone). Фактором, сопутствующим поражению апикальных метамеров генеративных побегов насекомыми, служила высокая влажность воздуха (43-69 %), обусловленное месторасположением агропопуляций. Замкнутое и непродуваемое окружающее пространство вокруг популяции способствовало, а открытое, наоборот, предотвращало процесс заселения побегов фитофагами. Режим возделывания, при котором проводилось обкашивание краевых и соседних участков с целью создания полукрытого проветриваемого пространства, снижало частоту поражаемости побегов с 30-40 до 5-10 %.

Из литературы известны и другие случаи положительной корреляции между высоким уровнем концентрации и повреждаемостью экдистероид содержащих растений фитофагами. Высокую повреждаемость семян *R. carthamoides* в горах вредителями отмечают Постников (1995) и Щербаков (2002). Сотрудниками Сибирского Ботсада Ломановой и Кузнецовой (2003) выявлено, что комплекс экдистероид содержащих растений р. *Silene* (около 40 видов) при интродукции ежегодно повреждается 24-точечной божьей коровкой (Coccinellidae). Наибольший ущерб листьям и бутонам фитофаг наносил во время максимального содержания в них экдистероидов, совпадающего с фазой цветения, когда уровни 20-hydroxyecdysone у некоторых видов достигали 1-2 % (Зибарева и Еремина, 2002). Также, при исследовании популяции *R. carthamoides* в условиях Чехословакии выявлено, что высокие уровни экдистероидов не отпугивали насекомых, состав которых (126 видов) не отличались от состава насекомых на плантациях сахарной свеклы *Beta vulgaris*, не синтезирующей экдистероиды (Zeleny и др., 1997).

Таким образом, механизмы взаимодействия экдистероид продуцирующих растений с их вредителями намного сложнее, чем простое воздействие экдистероидов на членистоногие через пищу или кожные покровы. Во всех вышерассмотренных случаях сверхвысокие концентрации экдистероидов (2-5 10⁻⁵ М) не вызывали необратимых изменений в развитии насекомых-вредителей, хотя известно, что гормональная активность их проявляется в очень низких концентрациях – 10⁻⁸-10⁻⁹ М (Harmata и Dinan, 1997). Ссылки на адаптированность вредителей к сверхконцентрациям не объясняют, почему поражаются соцветия с более высокими, и не повреждались органы со значительно низкими уровнями. По всей видимости, активация экдистероидных рецепторов (EcR) с их лигандами происходит через последовательную цепь событий, где важную роль играют комплексы фитоэксдистероидов с другими физиологически активными веществами растений. Ключевую роль здесь, наверное, следует искать в различии химического состава листовых и репродуктивных органов, обусловленных возрастными изменениями в онтогенезе и фазой развития.

3.6. Полученные за отчетный период важнейшие результаты

Многолетние исследования экдистероид содержащих растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. в условиях агропопуляций европейского Севера позволяют делать выводы, что продуктивное долголетие в онтогенезе, значимость биомассы в качестве лекарственного сырья и экологическая устойчивость видов в ценозе определяются следующими факторами:

1. В оптимальных условиях культивирования онтогенез *R. carthamoides* длится более 15, *S. coronata* – более 13 лет. Потенциал продуктивного долголетия закладывается в прегенеративном периоде и обеспечивается многолетним циклическим развитием системы вегетативных побегов. Отмирание генеративных побегов в результате массовой репродукции является причиной гибели почек возобновления на ветвях корневища, дезинтеграции корневища на отдельные партикулы. Корневище в условиях повышенной влажности подвержено процессам разложения, что отражается на ежегодной убыли биомассы подземных органов.
2. Темпы накопления биомассы зависят от влагообеспеченности в корнеобитаемом слое почвы в летний период. На тяжелых почвах (суглинки) особи *R. carthamoides* отстают в развитии; высокая насыщенность почвы влагой (22-28 %) в позднесенний и раннесенний период отрицательно сказывается на состоянии их корневой системы. На легких почвах (пески) в условиях дефицита влаги (3-5 %) происходит задержка кущения и общего развития в онтогенезе. Оптимальными для формирования высоких показателей биомассы является влажность в корнеобитаемом слое почвы, равная 17-28 % для *S. coronata*, 9-16 % для *R. carthamoides*.
3. Максимальный уровень накопления биомассы особями *R. carthamoides* приходится на зрелый генеративный возраст. На супесчаных и торфянистых почвах *R. carthamoides* формирует 354-525 г надземной биомассы против 252-271 г у *S. coronata*. На суглинистых и песчаных почвах биомасса значительно ниже – 88.8 и 111.2 г для *R. carthamoides*; 118.8 г для *S. coronata*. В целом, потенциал продуктивности *R. carthamoides* в молодом генеративном возрасте в 1.7-2.2 раза, зрелом генеративном на 32-43 % выше *S. coronata*. Биомасса подземных органов *S. coronata* в 4.2-4.9 раза уступает *R. carthamoides* (83-92 г против 354 г.).
4. Величина валовой продукции агропопуляций *R. carthamoides* на европейском Севере близка к теоретической

биопродуктивности вида и составляет около 8500 кг/га на 6-7-й годы жизни. На торфянистых почвах биопродуктивность значительно ниже супесчаных – 4400 кг/га; на песчаных – около 1000 кг/га. На суглинках, вследствие сильного изреживания, валовая продукция с 3-го жизни практически не возрастает (с 89 до 115 кг/га). Наибольший уровень органического вещества на супеси в подземных органах накапливается к 7-8-му году и также равен 8500 кг/га. Биопродуктивность надземной сферы *S. coronata* на торфянистых почвах около 7600 кг/га, на супесчаных – 6500 кг/га, на суглинках – 1000 кг/га; практически ее нет на песках – 40 кг/га.

5. Структура биомассы *R. carthamoides* в основном представлена розеточными листьями вегетативных побегов: в имматурном возрасте – на 100 %, виргинильном – на 90-95 %, в генеративном – на 84-91 (70-95) %. Отличительной *S. coronata* является ранний переход в репродуктивный возраст и преобладание генеративных побегов в структуре, долевого участия вегетативных побегов незначительное 3-12 (15) %. Главным образом, потенциал синтеза и накопления экдистероидов у *S. coronata* зависит от показателя облиственности стеблей (32-42 %), что в два-три раза ниже, чем долевого участия розеточных листьев у *R. carthamoides*.

6. Наиболее значимыми по содержанию экдистероидов являются интенсивно растущие листья, а также семена. Концентрация экдистероидов в молодых листьях на порядок выше, чем в отмерших, и в 2-3 раза – чем во взрослых. Сезонная динамика, характеризующая участие молодых и взрослых листьев в структуре, противоположна динамике накопления всей надземной биомассы. Ко времени фазы цветения доля значимых для отчуждения элементов у *R. carthamoides* снижается с 83.6 до 33.7 %. Аналогичная зависимость существует и для *S. coronata* – к фазе цветения доля стеблевых листьев снижается с 58.0 до 33.8 %, среди которых молодые листья, сосредоточенные в боковых побегах, занимают 1.8-6.4 %. Массовая доля семян у обоих видов равна 2-3 %.

7. Сами по себе фитозкдистероиды не проявляют биологической активности и не способны создавать эффективную защиту от фитофагов. В ценозе повреждались репродуктивные органы и их элементы с наиболее высокой концентрацией экдистероидов (0.8-1.1 % у *R. carthamoides*; 1.2-1.6-2.0 у *S. coronata*). Повреждаемость вредителями и наносимый ими ущерб зависел от возраста растений в онтогенезе, фазы развития в вегетационном периоде, влажности воздуха. С возрастом частота поражаемости соцветий в популяции ежегодно увеличивалась. Одновременно соседние, более молодые популяции не повреждались фитофагами. Вегетативные побеги и почки возобновления не повреждались ни в одной из фаз развития (0.14-0.51...0.75-1.10 % экдистероидов).

Рекомендации производству по созданию и эксплуатации агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata* на европейском Севере

1. Оптимальными для закладки популяций *R. carthamoides* являются супесчаные, для *S. coronata* – торфянистые почвы. На этих почвенных разновидностях продуктивное долгодетие *R. carthamoides* может длиться более 15, *S. coronata* – более 13 лет. Темпы накопления биомассы зависят от влагообеспеченности в корнеобитаемом слое почвы во время активного роста и развития растений. Оптимальная влажность в корнеобитаемом слое почвы для формирования максимальной продуктивности равна 17-28 % для *S. coronata*, 9-16 % для *R. carthamoides*. Не рекомендуется использовать для заложения популяций *R. carthamoides* суглинистые, *S. coronata* – песчаные почвы. У *R. carthamoides* на суглинках наблюдается ускоренное завершение жизненного цикла, сильное изреживание. На песчаных почвах у *S. coronata* происходит задержка кущения и общего развития, биомасса не формируется.

2. Стратегия культивирования должна заключаться в создании условий для опережающего роста вегетативных побегов перед генеративными. Применение полных доз минеральных удобрений стимулирует развитие полициклических побегов в прегенеративном возрасте; в старом генеративном – поддерживает прирост надземной и нивелирует убыль подземной биомассы.

3. Для предотвращения поражения агропопуляций насекомыми-фитофагами их необходимо размещать на открытых участках рельефа. Отличительный режим возделывания *S. coronata* в генеративном возрасте заключается в обкашивании краевых и соседних участков, с целью создания открытого проветриваемого пространства, снижающего повреждаемость побегов вредителями.

4. Рекомендуется начинать отчуждение надземной биомассы с 4-го года жизни. Интенсификация укосов отрицательно сказывается на продуктивности, при 2-х кратном отчуждении прекращается накопление биомассы в корневищах.

5. Оптимальным сроком заготовки растительного сырья на лекарственные цели является период от фазы стеблевания до фазы бутонизации растений. Объектом сбора являются молодые и взрослые листья вегетативных побегов у *R. carthamoides*; стеблевые листья верхних, боковых и средних метамеров у *S. coronata*. Стебли генеративных побегов, нижние стеблевые листья и старые розеточные листья в качестве источника экдистероидов малозначимы.

3.7. Степень новизны полученных результатов

Предусмотренная проектом комплекс работ проводилась впервые за всю историю интродукции экдистероид содержащих растений – в условиях агропопуляций, одновременно по разным видам, возрастам и экологическим нишам, с учетом реальной динамики плотности растений в онтогенезе. В результате 15-и летних исследований 12 агропопуляций впервые установлены:

1. Потенциал продуктивного долгодетия *R. carthamoides* и *S. coronata* в условиях агропопуляций европейского Севера.
2. Видовые и биологические особенности накопления биомассы в надземных и подземных органах растений.
3. Биопродуктивность валовой продукции популяций в зависимости от возраста, плотности и водно-воздушного режима на основных почвенных разновидностях природной зоны (супесчаные, песчаные, торфянистые и суглинистые почвы).
4. Структура надземной биомассы по возрастным элементам, ее динамика по годам жизни и фазам развития.
5. Содержание фитозкдистероидов в структурных элементах вегетативных и репродуктивных органов, влияние уровней их концентраций на поражаемость растений насекомыми-фитофагами.
6. Частота повреждаемости и наносимый вредителями ущерб в зависимости от возрастного периода в онтогенезе, фазы развития растений в вегетационном периоде, факторов окружающей среды (месторасположение популяции, влажность воздуха).
7. Рассмотрена роль фитозкдистероидов, синтезируемых различными видами растений, в проявлении биологической активности и устойчивости фитоценозов к повреждению насекомыми-фитофагами.

8. Разработаны практические рекомендации по оптимизации культивирования изучаемых видов на европейском Севере.

3.8. Сопоставление полученных результатов с мировым уровнем

Изучение экдистероидов – направление биологии, открывающее широкий простор фундаментальным и прикладным научным разработкам. Наука по экдистероидам включает исследования как проблем генетики, клеточной и молекулярной биологии, физиологии человека, животных и растений, так и коммерческие предложения, направленные на решение реальных задач в области химии, биотехнологии, фармакологии, медицины, энтомологии и ряда областей сельского хозяйства. Учитывая экономическую и биологическую их важность, в последние годы были приложены значительные усилия по скринингу мировой флоры с целью выявления видов-сверхпродуцентов, изучению практических возможностей использования в различных областях биологии и медицины.

Различные государства в качестве их источников предлагают такие сырьевые ресурсы дикорастущих растений (Тимофеев, 2003; Lafont и Dinan, 2003), как корневища папоротникообразных (*Polypodium vulgare*, *P. decumanum*); корни амарантовых (*Pfaffia paniculata*), собираемых в бассейне р. Амазонки; хвою подокарповых (*Podocarpus nakaii*, *P. macrophyllus*, *P. reichei*) и тисовых (*Taxus canadensis*, *T. chinensis*, *T. cuspidata*) – из высокогорных областей Китая и Японии; семена эндемичных растений из рода *Tropaneae*, произрастающих на южных склонах Гималайских гор; надземную биомассу многолетних растений из сем. коммелиновых (*Cyanotis arachnoidea*), обитающих во влажных горных ущельях Тайваня; грибы из семейства свинушковых (*Tapinella panudoies*) и т.д.

Видовой потенциал экдистероид содержащих растений во флоре России представлен главным образом видами вторичного значения: это разновидности *Silene* – смолевки и *Lychnis* – зорьки; *Coronaria flos-cuculi* L. – горичвет кукушкин; *Helleborus purpurascens* – морозник красноватый и *H. caucasicus* – морозник кавказский; *Paris quadrifolia* L. – вороний глаз обыкновенный; *Ajuga reptans* – живучка ползучая; *Sagina procumbens* L. – мшанка лежачая; *Potamogeton natans* – рдест плавающий и *P. perfoliatus* – рдест пронзеннолистный; *Pulmonaria officinalis* – медуница лекарственная; *Butomus umbellatus* – сусак зонтичный; *Androsace filiformis* – проломник нитевидный и т.д. (Чадин, 2001; Володин и др., 2002; Зибарева и др., 2004). К сожалению, они обладают рядом отрицательных моментов, не позволяющих использовать их в промышленных масштабах. Они труднодоступны, встречаются рассеянно или одиночно, и не известны в культуре. Места их произрастания приурочены к припойменным лугам, лесным опушкам и вырубкам, заболоченным торфяникам, пустырям, обочинам дорог и канавам, берегам озер, рек и речек или же подножиям скал на высокогорных участках. Интродукция в абсолютном большинстве случаев не проводилась или представляет серьезные трудности.

К числу важнейших экдистероид содержащих растений относятся *R. carthamoides* и *S. coronata*, естественные ареалы обитания которых расположены в высокогорных областях Сибири и Средней Азии. Они интродуцированы в различных регионах Российской Федерации, в т.ч. на европейском Севере, и отличаются от других видов способностью к синтезу сверхвысоких уровней экдистероидов (0.8-1.5 % у *R. carthamoides* и 1.2-2.3 % у *S. coronata* (Растительные ресурсы, 1993; Лафон, 1998; Bathori, 1999); значительной урожайностью биомассы (Постников, 1995, 2003; Головкин и др., 1996; Харина, 1996; Мишуров и др., 1999, 2001; Тимофеев, 1998, 2001; Володин, 1999). На эти виды возлагаются большие надежды в разработке новых классов фармпрепаратов и биологически активных добавок к пище, а также экологически безопасных средств борьбы с насекомыми-вредителями.

Изучение *R. carthamoides* научными учреждениями было начато еще в 1927 году на территории бывшего СССР, и активно проводилось в 50-60-е годы во многих его регионах (Кушке и Алешкина, 1955; Положий и Некратова, 1986). *S. coronata* начала изучаться с конца 80-х – в начале 90-х годов. Исследования эти ограничены или индивидуальными растениями, или условиями коллекционных питомников и экспериментальных полей, вне их связи с продуцируемыми метаболитами – экдистероидами. Попытки внедрения результатов этих исследований в производственную практику не увенчались успехом – в России и за рубежом отсутствуют промышленные плантации этих растений (Мишуров и Тимофеев, 1999). Как показывает анализ проблем, предыдущие изыскания были ориентированы на отдельные аспекты жизнедеятельности видов, и зачастую рассматривались в идеализированной среде – без учета факторов экологического воздействия среды и антропогенного воздействия. Нам не удалось обнаружить в литературе ни одной ссылки на величину и динамику плотности этих культур в исследованиях авторов. Урожайность приводится в пересчете с 1 м² на 1 га, что является некорректной величиной (Сацыперова и Рабинович, 1990; Гродзинский, 1991).

В настоящей работе разработан комплекс научных основ по созданию и эксплуатации устойчивых в реальном ценозе промышленных плантаций экдистероид содержащих растений на Европейском Севере, оптимизированных к воздействию среды и антропогенных нагрузок. Проект направлен на проведение комплексных исследований для познания процессов, лежащих в основе стабильного существования агросистем растений-интродуцентов, изучения жизненной стратегии и реального оптимума существования редких видов, используемых в качестве источников возобновляемого лекарственного сырья.

ЛИТЕРАТУРА

1. Adler JH, Grebenok RJ. Biosynthesis and distribution of insect-molting hormones in plants – a review // *Lipids*, 1995; N. 30. – P. 257-262.
2. Bathori M., Kalasz H., Csikkelye S.A., Mathe I. Components of *Serratula* species; screening for ecdysteroid and inorganic constituents of some *Serratula* plants // *Acta Pharm Hung.*, 1999. – V. 69; N. 2. – P. 72-76.
3. Dinan L., Savchenko T., Whiting P. On the distribution of phytoecdysteroids in plants // *Cellular and Molecular Life Sci.*, 2001. – V. 58; N. 8. – P. 1121-1132.
4. Harmata J., Dinan L. Biological activity of natural and synthetic ecdysteroids in the BII bioassay // *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1997; N. 35. – P. 219-225.
5. Jepson I., Martinez A., Greenland A. J. Gene switch. – US Patent 6,379,945. April 30, 2002.
6. Lafont R., Dinan L. Practical uses for ecdysteroids in mammals including humans: an update // *Journal of Insect Science*, 2003. – V. 3; N 7. – 30 pp.
7. Rossant J., McMahon A. Meeting review "Cre"-ating mouse mutants a meeting review on conditional mouse genetics // *Genes & development*, 1999. – V. 13; N. 2. – P. 142-145.
8. Saez E., Nelson M. C., Eshelman B., Banayo E., Koder A., Cho G. J., Evans R. M. Identification of ligands and coligands for the ecdysone-regulated gene switch // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 2000, N. 97. – P. 14512-14517.
9. Skiba A., Weglard Z. Accumulation of the biomass and some polyphenolic compounds in *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // *Horticulture Landscape Architecture*, 1999; N. 20. – P. 19-25.
10. Smith S.L. Small Brain Neuropeptides // *Trends in Endocrinology and Metabolism* 1998, N. 9. – P. 301-302

11. Volodin V., Chadin I., Whiting P., Dinan L. Screening plants of European North-East Russia for ecdysteroids // *Biochemical Systematics and Ecology*, 2002. – V. 30; Is. 6. – P. 525-578.
12. Wang S.F., Ayer S., Segraves W.A., Williams D.R., Raikhel A.S. Molecular determinants of differential ligand sensitivities of insect ecdysteroid receptors // *Mol. Cell. Biol.*, 2000, N. 20. – P. 3870-3879.
13. Zeleny J., Havelka J., Slama K. Hormonally mediated insect-plant relationships: Arthropod populations associated with ecdysteroid-containing plant, *Leuzea carthamoides* (Asteraceae). *Eur. J. Entomol.*, 1997. – V. 94; N. 2. – P. 183-198.
14. Zibareva L., Volodin V., Saatov Z., Savchenko T., Whiting P., Lafont R., Dinan L. Distribution of phytoecdysteroids in the Caryophyllaceae // *Phytochemistry*, 2004. – V. 64; N. 2. – P. 499-517.
15. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. – М., 1986. – С. 263.
16. Володин В.В., Тимофеев Н.П., Колегова Н.А. Содержание 20-гидроксиэкдизона в различных экдистероид содержащих лекарственных препаратах / Международное совещание по фитозэкдистероидам. Сыктывкар, Коми НЦ УрО РАН, 1996. С. 138-138.
17. Володин В.В. Экдистероиды в интактных растениях и клеточных культурах. Автореф. дис. канд....биол. наук. – М., 1999. – 49 с.
18. Головки Т.К., Гармаш Е.В., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н., Фролов Ю.М. Рапонтик сафлоровидный в культуре на Европейском Севере-Востоке (эколого-физиологические исследования) / Коми научный центр УрО РАН. – Сыктывкар, 1996. – 140 с.
19. Горностаев Г.Н. Насекомые. Энциклопедия природы России. – М.: АБФ, 1998. – 560 с.
20. Гродзинский А.М. Методологические проблемы изучения аллелопатии // Аллелопатия растений и почвоутомление. Избранные труды. – Киев: Наукова Думка, 1991. – С. 369-374.
21. Дайнен Л. Стратегия оценки роли фитозэкдистероидов как детерентов по отношению к беспозвоночным-фитофагам // *Физиология растений*, 1998; № 3. – С. 347-359.
22. Ефименко Н.А.; Давыдова Е.; Казачек Н. Влияние сроков укоса на урожайность марального корня // Интенсификация кормопроизводства на Северо-Западе РСФСР. – Л.: Колос, 1986. – С. 46-49
23. Зайнуллин В.Г., Мишуrow В.П., Пуногов В.В., Старобор Н.А., Башлыкова Л.А., Бабкина Н.Ю. Биологическая эффективность двух кормовых добавок, содержащих экдистероиды *Serratula coronata* L. // *Растительные ресурсы*, 2003. Вып. 2. – С. 95-103.
24. Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.
25. Зибарева Л.Н.; Еремина В.И. Распределение 20-гидроксиэкдизона в различных частях *Silene bellidifolia* Juss. ex Jacq. и *S. squamigera* Boiss., выращиваемых в Сибирском ботаническом саду (Томск). *Растительные ресурсы*, 2002; Т.38, вып.2, - С. 81-85.
26. Игитова Н.С. Влияние сроков и норм посева на урожайность абсолютно сухой массы марального корня // Приемы интенсификации кормопроизводства в Нечерноземье Урала. – Пермь, 1989. – С. 35-39.
27. Игнатъева И.П. Классификация и биоморфологические особенности корневищ двудольных и однодольных травянистых поликарпиков. – М.: Известия ТСХА. 1994. № 1. – С. 60-78.
28. Иевлев Н.И. Маралий корень // Кормовые растения на торфяных почвах Европейского Севера. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1983. – С. 79-87.
29. Изучение коллекции многолетних кормовых трав. Методические указания / Под ред. Иванова А.И. – М.: ВНИИ растениеводства им. Н.И.Вавилова (ВИР), 1979. – 26 с.
30. Куренкова С.В. Ин-т биологии Коми научного центра УрО РАН; Сыктывкар; Табаленкова Г.Н. Продуктивность и химический состав *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, выращиваемого в Республике Коми [Рапонтикум сафлоровидный]. *Растительные ресурсы*, 2000; Т.36, вып.2, - С. 14-23.
31. Кушке Э.Э., Алешкина Я.А. Левзея сафлоровидная. – М.: Медгиз, 1955. – 11 с.
32. Ларин Л.Г. Агробиологическое обоснование возделывания рапонтика сафлоровидного в Нечерноземной зоне РСФСР: Автореф. дис... канд. геогр. наук/Гидрометеорол. н.-и. центр СССР. М., 1982, - 26 с.,
33. Лафон Р. Фитозэкдистероиды и мировая флора: Разнообразие, распространение, биосинтез и эволюция // *Физиология растений*, 1998, № 3. – С. 326-346.
34. Ломанова Н.В.; Кузнецова Н.П. 24-точечная божья коровка на экдистероидсодержащих растениях // *Защита и карантин растений*, 2003; N 3. – С. 43.
35. Машковский М.Д. Лекарственные средства. В 2-х частях. Часть 1. – М.: Медицина, 1993.– 736 с.
36. Методические указания по селекции многолетних трав: Фенологические наблюдения. Оценка селекционного материала (структура урожая). – М.; ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1985. – С. 90-103.
37. Мишуrow В.П., Рубан Г.А., Скупченко Л.А. Биологические особенности и оптимальные нормы посева серпухи венценозной в Респуб-лике Коми // *Мат-лы II Междунар. симп. Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования*. Т.5. – Пушино, РАСХН, 1997. – С. 761-762.
38. Мишуrow В.П., Волкова Г.А., Портнягина Н.В. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми (Итоги работы Ботанического сада за 50 лет. Т. 1). – СПб.: Наука, 1999. – 216 с.
39. Мишуrow В.П., Тимофеев Н.П. Актуальные задачи по созданию, культивированию и использованию сырьевой базы экдистероид содержащих растений // *Мат-лы IX Междунар. симп. по новым кормовым растениям* – Сыктывкар, 1999. – С. 121-123.
40. Моисеев К.А., Соколов В.С., Мишуrow В.П., Александрова М.И., Коломийцева В.Ф. Малораспространенные силосные растения. – Л.: Колос, 1979. – 328 с.
41. Некратова Н.А. Заметки об изменчивости *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) и *Polygonum Bistorta* (Polygonaceae) в Алтае-Саянской горной области // *Ботанический журнал*. – 1995. Т. 80. № 11. – С. 77-84.
42. Некратова Н.А. Изучение ценокомплексов дикорастущих сырьевых растений как одна из задач ботанического ресурсосведения [на примере *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin] // *Растительные ресурсы*. – 1992. Т. 28. Вып. 2. – С. 1-13.
43. Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых: Краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России. – М.: Толикал, 1994. – 544 с.
44. Платунов А.А., Килеева Т.Ф. Продуктивность интенсивных кормовых культур на легких почвах в зависимости от способов их обра-ботки и заделки органических удобрений // *Совершенствование агротехники зерновых и кормовых культур*. – Пермь, Пермский СХИ, 1988. - С. 10-14.
45. Положий А.В., Некратова Н.А. Рапонтик сафлоровидный – *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // *Биологические особенности растений, нуждающихся в охране*. – Новосибирск, 1986. – С. 198-226.
46. Постников Б.А. Видовой состав и ресурсные запасы стеринсодержащего сырья Сибири – нового компонента кормовых добавок, премиксов и лечебных препаратов // *Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты*. Сб. науч. трудов. Вып. 9. – М., РАЕН, 2003. – С. 87-103.
47. Постников Б.А. Маралий корень и основы введения его в культуру. – Новосибирск, СО РАСХН, 1995. – 276 с.
48. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: МГУ, 1983. – 296 с.

49. Разумов В.А. Справочник лаборанта-химика по анализу кормов. – М.: Россельхозиздат, 1996. – 304 с.
50. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Т.7. Сем. Asteraceae. – СПб.: Наука, 1993. – С. 161-163.
51. Савиновская Н.С. Биологические особенности развития и продуктивность серпухи венценосной и серпухи неколючей при интродукции // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. науч. трудов. Вып. 7. – М., РАЕН, 2003. – С. 154-161.
52. Сацыперова И.Ф., Рабинович А.М. Проект общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений // Растительные ресурсы. – 1990. Т. 26. Вып. 4. – С. 587-597.
53. Сейфулла Р.Д. Спортивная фармакология. – М.: Спорт-Фарма Пресс, 1999. – 120 с.
54. Селиванова О.К. Биологические особенности и изменчивость морфологических признаков *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, вы-ращиваемого в Карелии // Раст. ресурсы, 1979. – Т.15. Вып.2. – С.177-183.
55. Семенова-Тян-Шанская А.М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. – Л.: Наука, 1977. – 191 с.
56. Синицина В.Г. Продуктивность рапонтникума сафлоровидного в некоторых фитоценозах хр. Азатау // Актуальные вопросы ботаники в СССР. – Алма-Ата, Наука, 1988. – С. 301-302.
57. Соболевская К.А. Интродукция растений в Сибири. – Новосибирск, Наука, 1991. – 184 с.
58. Тимофеев Н.П. Левзея сафлоровидная: Проблемы интродукции и перспективы использования в качестве биологически активных добавок // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. трудов. Вып. 5. – М., РАЕН, 2001. – С. 108-134.
59. Тимофеев Н.П. Промышленные источники получения экидистероидов. Часть I. Ponasterone и muristerone // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. науч. трудов. Вып. 9. – М., РАЕН, 2003. – С. 64-86.
60. Тихвинский С.Ф., Тючкалов Л.В. Перспективные кормовые ультуры. – Киров, Волго-Вятское кн. изд-во, 1989. – 112 с.
61. 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.
62. Уфимцев К.Г.; Ширшова Т.И.; Якимчук А.П.; Володин В.В. Гормональное, токсическое и адаптогенное влияние экидистероидов *Serratula coronata* L. на личинок *Ephestia kuhniella* Zell. // Раст.ресурсы, 2002; Т.38, вып.2. – С.29-39.
63. Флора В.Н. Биологические основы интродукции растений в ССР Молдова: Автореф. дис...докт. биол. наук. – Кишинев, 1990. – 39 с.
64. Холодова Ю.Д. Фитозкидистероиды: биологические действия, использование в сельском хозяйстве и нетрадиционной медицине // Украинский биохимический журнал, 2001, № 73. – С. 21-29.
65. Холопцева Н.П., Михкиев А.И. Введение в культуру марального корня в Карелии. – Петрозаводск, Карельский НЦ РАН, 1993. – 23 с.
66. Чадин И.Ф. Экидистероид содержащие растения европейского Северо-Востока России. Автореф. дис...канд. биол. наук, Сыктывкар, 2001. – 25 с.
67. Щербakov М.В. Зависимость повреждения марального корня *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin мухой-пестрокрылкой *Chaeto-stomella cylindrica* R.-D. (Diptera, Tephritidae) от высоты местности произрастания // Пробл. энтомологии в России. – СПб., 1998; Т.2. – С. 220.

3.9. Методы и подходы, использованные в ходе выполнения проекта

В исследовательской работе сочетались популяционные, модельные, полевые, лабораторные и аналитические методы, охватывающие 2 вида растений, 4 почвенные разновидности и 12 агропопуляций в возрасте от 1 до 15 лет, включающих:

- ... описание почвенных разновидностей, водно-воздушного режима пахотного слоя;
- ... исследование возрастных состояний полного онтогенеза, исследование популяционных параметров плотности;
- ... фитомониторинг популяций, фенологические наблюдения роста и развития; снятие биометрических показателей;
- ... изучение морфологического строения, структуры и фракционного состава надземных и подземных частей;
- ... модельные опыты по факторам антропогенного и экологического воздействия на агроценоз;
- ... полевые опыты с факторами режима отчуждения биомассы, минерального питания, влажности почвы и воздуха;
- ... отбор и подготовка образцов для химических анализов; исследование химсостава образцов растений и почв;
- ... математическая обработка и статистический анализ данных; текстовая и графическая обработка данных;
- ... работа с литературными источниками; обобщение и теоретический анализ проблемы, результатов исследований;
- ... разработка рекомендаций производству; оформление и представление заключительного отчета.

3.10.1. Количество научных работ, опубликованных в ходе выполнения проекта

3

3.10.2. Количество научных работ, подготовленных в ходе выполнения проекта и принятых к печати в 2004 г.

5

3.11. Участие в научных мероприятиях по тематике проекта, которые проводились при финансовой поддержке Фонда

1

3.12. Использовалось ли оборудование центров коллективного пользования

нет

3.13. Участие в экспедициях по тематике проекта, проводимых при финансовой поддержке Фонда

3.14. Финансовые средства, полученные от РФФИ

40000 руб.

3.15. Дорогостоящие вычислительная техника и научное оборудование, приобретенные на средства Фонда

3.16. Адреса (полностью) ресурсов в Internet, подготовленных авторами по данному проекту

3.17. Краткий отзыв о работе тех молодых участников проекта, которые получали в 2004 г. грант по конкурсу "мас"

Подпись руководителя проекта