

2005

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

**ВОЗРАСТ И ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ АГРОПОПУЛЯЦИЙ
RHAPONTICUM CARTHAMOIDES И *SERRATULA CORONATA*
(*ASTERACEAE*) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ**

© Н. П. Тимофеев

Рапонтикум сафлоровидный, или маралий корень, *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и серпуха венценосная *Serratula coronata* L. являются важнейшими представителями экистероидсодержащих растений, используемых для получения химически чистых фитоэкистероидов и субстанций на их основе, а также различных препаратов и кормовых добавок из лекарственного сырья (Машковский, 1993; Зайнуллин и др., 2003; Тимофеев, 2003; Lafont, Dinan, 2003).

В современных наукоемких технологиях экистероиды находят применение в качестве естественных и безопасных лигандов в молекулярных системах переключения генов (экдизон-индуцированные системы экспрессии генов), в разработке селективных и экологически чистых инсектицидов (Saez et al., 2000; Wang et al., 2000; Jepson et al., 2002).

Дикорастущие популяции *R. carthamoides*, приуроченные к субальпийским лугам Алтае-Саянского горного комплекса, в результате нерегламентированных заготовок сильно истощены. Вид отнесен к категории редких, уязвимых и исчезающих, для его сохранения необходимо создать промышленные плантации (Соболевская, 1991; Постников, 1995). Задача существенного расширения сырьевой базы экистероидсодержащих растений не может быть решена без обновления ассортимента возделываемых культур. Среди них наиболее перспективна *S. coronata*, характеризующаяся высокой концентрацией фитоэкистероидов и значительной урожайностью (Ануфриева и др., 1998; Мишуров и др., 1999).

Исходя из необходимости оптимизации культивирования *R. carthamoides* и *S. coronata* на европейском Севере, в задачи настоящего исследования входили изучение особенностей их онтогенеза на основных почвенных разновидностях природной зоны, выявление факторов, влияющих на устойчивость видов в агропопуляциях и установление оптимальной их плотности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 7 агропопуляциях *R. carthamoides* и в 3 агропопуляциях *S. coronata*, каждая площадью от 0,6 до 2,8 га. Первая плантация *R. carthamoides* была заложена осенью 1989 г. семенами, полученными из Бо-

танического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН, последующие — в 1994 и 1995 гг. семенами местной репродукции. Популяции *S. coronata* заложены в 1994—1996 гг. семенами местной репродукции (исходные семена были получены из Ботанического сада Томского ГУ).

Предшествующими культурами на участках, где закладывались плантации, в течение 3—4 лет были картофель и однолетние культуры. Предпосевная обработка почвы включала вспашку на глубину 22—25 см, дискование и двукратную культивацию с одновременным боронованием. Перед высевом семян участки, кроме суглинков, прикатывались гладкими катками. Посев проводился четырехрядной овощной сеялкой СОН-2.8, с междурядьями 70 см. Всего было заложено 10 вариантов опыта (табл. 1). В большинстве вариантов проводили подзимний посев в середине октября. В варианте 4 с *R. carthamoides* проводили сверххранний весенний посев (14 апреля).

Нормы высева семян *R. carthamoides* варьировали по вариантам опыта от 1.6 до 10.5 кг/га при массе 1000 семян, равной 12—14 г; у *S. coronata* — от 0.5 до 0.6 кг/га при массе 1000 семян 3.9—4.1 г. Глубина заделки семян зависела от культуры, типа почв и колебалась в пределах 1—4 см. Минеральные удобрения вносили в первые 3 года после посева в дозах от $N_{60}P_{60}K_{60}$ до $N_{90}P_{90}K_{90}$ (в зависимости от плодородия участков), за исключением варианта 3, когда удобрения вносили в течение первых 9 лет.

Район исследований расположен на юго-востоке Архангельской обл., в подзоне средней тайги Европейской таежной провинции (г. Корьяма; географические координаты — 61°20' с. ш., 47° в. д.). Он характеризуется умеренно прохладным летом и умеренно прохладной зимой. Продолжительность вегетационного периода составляет 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 дней). Средняя температура самого теплого месяца июля составляет +17.4 °С, а самого холодного января —14.3 °С. Устойчивый снежный покров (средней высотой 52—58 см) появляется 11—16 ноября и сохраняется до 17—19 апреля.

ТАБЛИЦА 1

Исходные параметры агропопуляций *Rhopticum carthamoides* и *Serratula coronata*

Вариант опыта	Характеристика участков			Технология посева семян				
	год за- ложения	площадь, га	почва	полевая всхожесть, %	норма высева, кг/га	глубина заделки, см	схема раз- мещения, см	срок посева
<i>R. carthamoides</i>								
1	1995	2.8	Суглинок	55	3.0	1—2	70 × 6	Подзимний
2	1989	0.6	Супесь	58	2.7	2—3	70 × 7	»
3	1995	1.0	»	66	2.2	2—3	70 × 10	»
4	1995	1.6	Песок	48	10.5	3—4	70 × 2	Весенний
5	1994	1.1	»	39	1.6	2—3	70 × 10	Подзимний
6	1994	2.0	Торфяник	39	1.6	2—3	70 × 10	»
7	1994	0.7	»	39	1.6	2—3	70 × 10	»
<i>S. coronata</i>								
8	1995	2.5	Суглинок	70	0.5	1	70 × 10	»
9	1996	2.0	Песок	74	0.6	2	70 × 10	»
10	1994	1.0	Торфяник	63	0.6	2	70 × 10	»

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. При переходе температуры воздуха через $+5$ °С, который наступает 29 апреля, начинается вегетация многолетних сельскохозяйственных культур. Однако возвраты холодов с заморозками на поверхности почвы (до $-5-7$ °С) и повторное выпадение снега часто тормозят рост и развитие растений до начала второй декады мая. Заморозки полностью прекращаются со второй декады июня и возобновляются с начала сентября. Завершение вегетации наблюдается в начале октября, что совпадает с осенним переходом температуры через $+5$ °С.

За год выпадает 495—538 мм осадков, в том числе за теплый период — 367—387 мм. Запасы продуктивной влаги в слое почвы 0—20 см за теплый период составляют 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 %, наиболее низкие показатели приходится на полуденное время — 54—57 %. В отдельные засушливые периоды влажность может опускаться до 25—35 % и ниже (Природно-климатический..., 1994).

Агропопуляции обоих видов расположены на суглинистых дерново-слабоподзолистых осушенных почвах (варианты 1, 8), супесчаных дерново-среднеподзолистых, подстилаемых средними суглинками почвах (варианты 2, 3); песчаных дерново-среднеподзолистых почвах на водно-ледниковых песчаных отложениях (варианты 4, 5 и 9) и торфянисто-подзолистых поверхностно-глеватых осушенных почвах, на двучленных отложениях, с примесью песка в верхнем и тяжелого суглинка в нижнем горизонте (варианты 6, 7 и 10).¹ Для снижения уровня почвенно-грунтовых вод все участки (кроме песчаных) были осушены системой водосборных каналов через каждые 40—45 м. Характеристика почвенных горизонтов приведена в табл. 2.

По механическому составу в пахотном слое песчаных почв преобладают фракции крупного, среднего и мелкого песка, содержание глинистых частиц незначительное (4.8 %). В структуре механического состава суглинков преобладает физическая глина (50.5%). Материнской породой служат водно-ледниковые суглинистые отложения. Для всего профиля этих почв характерно плотное сложение, что определяет низкую водопроницаемость, переувлажнение в ранневесенний период, развитие процессов оглеения. Структура зернисто-комковато-мелкоглыбистая. Супесчаные почвы сформировались на двучленных отложениях, представлены в верхнем горизонте (0—28 см) песчаными частицами, содержание которых вниз по профилю уменьшается, а илстых увеличивается. С глубины 70—85 см преобладает среднесуглинистая фракция. 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.

¹ Описание почвенных разностей и их горизонтов выполнено почвенно-геоботанической экспедицией сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (г. Москва), агрохимические характеристики исследовали в ФГУ ГЦАС «Кировский» (г. Киров).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика почвенных горизонтов.
Данные на момент закладки агропопуляций
Rhaponticum carthamoides и *Serratula coronata*

Показатель	Почва				
	сугли- нистая	супесчаная		песчаная	торфя- нистая
Горизонт почвы, см	0—22	0—28	85—95	0—27	0—35 (55)
Состав фракций механического состава, %:					
1—0.25 мм	10.6	52.1	13.6	58.8	13.2
0.25—0.05 мм	20.8	29.6	34.6	30.5	76.2
0.05—0.01 мм	18.1	9.5	13.8	5.9	2.5
<0.01 мм (физическая глина)	50.5	8.8	38.0	4.8	8.1
рН солевая	4.8 (4.1)	6.5 (6.4)	5.0	6.9 (6.9)	6.0 (5.4)
рН гидролитическая, мг-экв	8.8	0.7	1.8	0.4	0.4
Сумма поглощенных оснований, мг-экв	18.4	12.4	10.4	5.4	16.4
Степень насыщенности, %	67.6	93.5	85.2	93.1	97.6
Органическое вещество, %	4.5	3.1		2.8	8.8
Гумус, %	1.9	3.6		1.5	3.1
P ₂ O ₅ подвижный, мг/100 г	6.8	31.2		54.7	12.6
K ₂ O подвижный, мг/100 г	10.8	9.6		5.0	13.1
Ca, мг-экв	14.6	6.4		8.1	5.0
Mg, мг-экв	4.3	1.0		1.4	0.9

Примечание. В скобках приведены данные 2003 г.

Показатели торфянистых почв близки к уровню хорошо окультуренных мелиоративных почв, супесчаных и песчаных — высокоокультуренных минеральных (табл. 2). Реакция среды на песках и супеси близка к нейтральной, на торфянике слабокислая. Гумуса содержится соответственно 1.5, 3.6 и 3.1 %. По элементам питания на песках и супеси высокая обеспеченность фосфором, по калию — средняя на супеси и низкая на песках. На торфянике средний уровень содержания фосфора и калия. Суглинистые почвы характеризуются средней обменной (рН_{Kcl} 4.8) и высокой гидролитической кислотностью, степень насыщенности основаниями ниже оптимальной. Содержание гумуса (1.9%) и калия среднее, фосфора — ниже среднего.

Изучение биологии развития растений в агропопуляциях проводили в год создания, в 1998, 2000 и 2003 гг. по методике, описанной И. Ф. Сацыперовой и А. М. Рабинович (1990). Изучение онтогенеза и его периодизацию проводили по Т. А. Работнову (1983) и Л. Б. Заугольной с соавторами (1988). Возрастные состояния выявляли на основе изучения репродуктивных параметров популяции, биоморфологических особенностей структуры корневищ особей и т. д. Динамику агропопуляций, ответную ее реакцию на антропогенные и природные факторы воздействия изучали на основе метода феноменологического мониторинга (Заугольнова и др., 1993). Популяционные параметры устанавливали методом подсчета генеральной совокупности и с использованием учетных площадок. Учетные площадки размером 56—84 м² закладывали по диагонали участка в 6—9 точках, охватывающих 8—12 соседних рядков.

Отчуждение надземной фитомассы проводили: ежегодно (вариант 3), со 2-го года (вариант 7), с 4-го года после создания агропопуляций (варианты 2, 4, 5, 6, 9 и 10). В варианте 1 биомасса не отчуждалась во все годы возделывания.

Учет динамики плотности и выпада особей изучаемых видов в онтогенезе вели в пересчете на число особей семенного происхождения на 1 га площади.

При ежегодных фенологических наблюдениях отмечали фазы отрастания и отмирания вегетативных побегов, а также фазы бутонизации, цветения и плодоношения (для *S. coronata* дополнительно отмечали фазу стеблевания).

Математическую обработку экспериментальных данных проводили стандартными методами вариационной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях европейского Северо-Востока прогревание почвы до 2 °С на глубине узла кушения многолетних трав наступает примерно за месяц до полного стаивания снежного покрова (Научно-прикладной..., 1992). Находясь под снежным покровом, почки возобновления *R. carthamoides* увеличиваются в 1.5—2.0 раза. В зависимости от погодных условий вегетационного сезона начало массового отрастания у этого вида наблюдается от 17 апреля до 10 мая. Вегетация *S. coronata* начинается позднее — 10—23 мая (табл. 3). В целом начало отрастания и цветения *S. coronata* происходит на две-три недели позже *R. carthamoides*, а завершение вегетации на 1.0—1.5 мес раньше, сразу после первых осенних заморозков.

В разные годы и на разных почвах до 85 % генеративных побегов *R. carthamoides* находятся в фазе цветения от 18 до 26 июня. Начало цветения *S. coronata* совпадает с завершением этой фазы у *R. carthamoides* и продолжается в 2—3 раза дольше, по причине формирования боковых генератив-

ТАБЛИЦА 3
Среднемноголетние данные наступления фенофаз *Rhaponticum carthamoides* (над чертой) и *Serratula coronata* (под чертой)

Показатель	Срок вегетации растений, дней			
	3	16	34	48—56
Среднемноголетняя дата	17.IV—10.V	10—23.V	25.V—14.VI	18—26.VI
Фенофаза	<u>Отрастание</u> Покой	<u>Бутонизация</u> Отрастание	<u>Бутонизация</u> Стеблевание	<u>Цветение</u> Бутонизация

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Показатель	Срок вегетации растений, дней				
	72—77	87—96	116—142	159	192
Среднемноголетняя дата	12—17.VII	03—12.VIII	25.VIII—20.IX	12—20.IX	09.XI
Фенофаза	<u>Плодоношение</u> Цветение	<u>Вегетация</u> Цветение	<u>Вегетация</u> Плодоношение	<u>Вегетация</u> Отмирание	<u>Отмирание</u> Покой

ных побегов. В случае холодного лета сроки зацветания *S. coronata* значительно отстают от среднеголетних дат, сдвигаясь со второй декады июля на начало августа.

В природных популяциях жизненный цикл *R. carthamoides* продолжается 50 лет и более, средний относительный возраст особей равен 25—35 годам. В генеративном периоде отмечены растения в возрасте от 6—9 до 30—48 лет (Положий, Некратова, 1986; Постников, 1995). При интродукции онтогенез сильно сокращается: в генеративный период особи вступают на 2—3-й, в сенильный — на 4—5-й годы жизни. Завершение жизненного цикла у большинства особей наблюдается на 6—7-й год возделывания. В отдельных случаях единичные особи могут цвести и плодоносить в возрасте 12—15 лет (Анищенко, 1977; Постников, 1995; Головки и др., 1996).

Онтогенез *S. coronata* мало изучен. По данным Б. А. Постникова (2003), в условиях Сибири возделывание растений в возрасте 5—7 лет не всегда целесообразно. По другим данным, в условиях Республики Коми 11-летние растения мало отличались по развитию от 4—6-летних (Савиновская, 2003).

Как показали наши исследования, к 2003 г. ни в одной из агропопуляций особи исследуемых видов не вступили в завершающую фазу развития жизненного цикла, несмотря на то что в их состав входили 8—14-летние растения (табл. 4). Исключением является лишь агропопуляция *R. carthamoides* (вариант 2), заложенная 14 лет назад, где особи находились в субсенильном возрасте, сохраняя при этом способность к образованию полноценных плодов. Онтогенез *S. coronata* в агропопуляциях не завершается и через 12 лет жизни, особи по морфометрическим параметрам в этом возрасте мало отличались по развитию от 9-летних.

Отмечено, что особи семенного происхождения, имеющие одинаковый календарный возраст, характеризуются прежде всего высокой изменчивостью морфологических признаков и меньшим разбросом возрастных харак-

ТАБЛИЦА 4
Динамика плотности особей *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* разного возрастного состояния (тыс. экз./га)

Вариант опыта	Плотность особей в год создания агропопуляции, тыс. экз./га	1998 г.*			
		Календарный возраст агропопуляции, лет	Возрастное состояние особей**	Плотность особей, тыс. экз./га	Выживаемость особей, %
<i>R. carthamoides</i>					
1	121.0	3	g ₁	2.8	2.3
2	114.3	9	g ₃	23.9	20.9
3	96.0	3	v		
4	410.0	4	v	12.3	3.0
5	52.0	4	v	25.3	45.2
6	56.0	4	g ₁	19.1	34.2
7	56.0	4	g ₁	9.4	16.7
<i>S. coronata</i>					
8	95.0	5	g ₂	10.3	10.8
9	108.3	4	v	7.1	6.6
10	92.2	6	g ₂	30.5	33.1

ТАБЛИЦА 4 (продолжение)

Вариант опыта	2003 г.			
	Календарный возраст агропопуляции, лет	Возрастное состояние особей	Плотность особей, тыс. экз./га	Выживаемость особей, %
<i>R. carthamoides</i>				
1	8	g ₃	0.9	0.8
2	14	ss	14.8	13.0
3	8	v	8.4	8.8
4	9	g ₁	5.8	1.4
5	9	g ₂	14.9	26.7
6	9	g ₂	4.1	7.3
7	9	g ₂	2.8	4.9
<i>S. coronata</i>				
8	8	g ₃	7.7	8.1
9	7	g ₁	3.1	2.8
10	9	g ₃	25.0	27.1

Примечание. * — обследование агропопуляций *S. coronata* проводили в 2000 г. ** — указано для доминирующей группы в структуре возрастного спектра, характеризующей биологический возраст агропопуляции. Возрастные состояния: v — виргинильное, g₁ — молодое генеративное, g₂ — взрослое генеративное, g₃ — старое генеративное, ss — субсенильное.

теристик. Это отличает их от растений природных ценопопуляций, возрастной спектр которых сложен преимущественно особями вегетативного происхождения разного качества (Положий, Некратова, 1986).

На темпы прохождения особями онтогенеза влияют гранулометрический состав почвы и сроки отчуждения фитомассы. На песчаных почвах (варианты 4 и 5) происходит замедленное развитие растений: на 4-м году жизни особи *R. carthamoides* оставались в прегенеративном возрасте. Аналогичная закономерность присуща и в агропопуляции *S. coronata* (вариант 9). Тенденция в отставании развития особей сохраняется и в 9-летнем возрасте. При этом следует отметить, что в агропопуляции *R. carthamoides* с весенним сроком посева семян (вариант 4) особи отстают в онтогенетическом развитии от таковых при посеве семян под зиму (вариант 5).

Более сильное тормозящее действие на рост и развитие растений оказывает ежегодное отчуждение надземной фитомассы — даже на 8-м году жизни абсолютное число особей на супеси (вариант 3) не вступило в генеративную фазу развития. При сдвиге начала отчуждения биомассы на 4-й год особи через 5 лет находились в старом генеративном состоянии (вариант 2).

Сроки прохождения онтогенеза *R. carthamoides* на торфянистых почвах были близки таковым в агропопуляциях на песчаных почвах: на 4-м году жизни особи вступали в молодой генеративный возраст, который к 9-му году сменялся на зрелый генеративный для *R. carthamoides* (варианты 6 и 7) и старый генеративный для *S. coronata* (вариант 10). На суглинках (варианты 1 и 8) наблюдалось ускоренное развитие — в старое генеративное состояние особи вступали на 2—3 года раньше.

Специфичность реагирования вида на условия произрастания можно оценить по плотности агропопуляции. Плотность особей *R. carthamoides* в начале создания агропопуляции отражает норму высева семян и их полевою

всхожесть. В вариантах 1—3 (суглинистые и супесчаные почвы) она соответствовала оптимальным (70—100 тыс. экз./га по Б. А. Постникову (1995)) и находилась в пределах 96—121 тыс. экз./га (табл. 4). В варианте 4 (весенний посев семян на песках) плотность была повышенной (410 тыс. экз./га), а в вариантах 5—7 (песчаные и торфянистые почвы) — пониженной (52—56 тыс. экз./га). Плотность *S. coronata* во всех вариантах (суглинистые, песчаные и торфянистые почвы) соответствовала оптимальной и составляла 92—108 тыс. экз./га.

По результатам 2-го обследования, проведенного 1998—2000 гг., максимальной плотностью у *R. carthamoides* характеризуется агропопуляция 4-го года существования на песчаных почвах (вариант 5), которая составляет 25.3 тыс. экз./га. На супесчаных почвах (вариант 2) плотность агропопуляции на 3-й год возделывания (1992 г.) составляет 27.5 тыс. экз./га. Однако к 9-му году этот показатель снижается до 23.9 тыс. экз./га. Близкие показатели, полученные в разные годы существования агропопуляций, произрастающих на разных почвах, характеризуют оптимальную величину плотности вида. Низкие величины плотности наблюдаются на торфянистых (19.1 тыс. экз./га) и суглинистых почвах (2.8 тыс. экз./га). При весеннем сроке посева и ранних сроках отчуждения надземной фитомассы плотность оказалась в 2 раза меньше оптимальной. Максимальной плотностью *S. coronata* характеризуются агропопуляции на торфянистых и супесчаных почвах (30.5 и 22.9 тыс. экз./га). В агропопуляциях на суглинках и песках этот показатель был ниже в 3 и 4 раза соответственно.

3-е обследование агропопуляций, выполненное в 2003 г., выявило дальнейшее развитие этих тенденций, а именно, наибольшей плотностью и выживаемостью особей *R. carthamoides* также характеризовалась агропопуляция на песчаных почвах (вариант 5) — 14.9 тыс. экз./га (при 26.7 % выживаемости). Близкая по значению численность особей наблюдалась и в агропопуляции на супеси (вариант 2), которая составляет 14.8 тыс. экз./га. Выживаемость особей в этой агропопуляции на 9-й год возделывания составила 20.9 %, а на 14-й год — 13.0 %. За 5 лет исследований в агропопуляциях на торфянике происходит сильное изреживание особей и их плотность снижается почти в 5 раз как на участках без укоса (вариант 6), так и с укосом (вариант 7) надземной фитомассы. Плотность в этих агропопуляциях составляет 4.1 и 2.8 тыс. экз./га соответственно (выживаемость 7.3 и 4.9 % соответственно). Наименьшая выживаемость обнаружена на суглинистых почвах (вариант 1) — 0.8 % в целом по агропопуляции; при этом абсолютное число особей, расположенных далее чем на расстоянии 7—11 м от осушительных каналов, погибло.

Устойчивость популяций характеризуется стабильным постоянством членов сообщества в пределах определенного ценоза. Реальная среда обитания в почвенном пространстве неоднородна, и интегральная реакция ценоза на воздействия разной природы проявляется в виде отклонений от средних для экологической ниши величин. Как следствие, в пределах горизонтальной структуры агропопуляции формируются микрогруппировки особей, представляющие собой элементы субпопуляций, или локусы с повышенной и низкой плотностью (Заугольнова и др., 1988).

Рекомендованные нормы высева *R. carthamoides* составляют от 6—8 до 12 кг/га, *S. coronata* — 6 кг/га (Моисеев и др., 1979; Мишуров и др., 1997), что предполагает гибель 80—90 % особей. Исходя из наших наблюдений, факторы, вызывающие гибель особей, в пределах отклонения плотности по отдельным ячейкам ценозов изучаемых популяций можно группиро-

вать в следующие блоки (в убывающем порядке): для *R. carthamoides* — избыток влаги, сроки укоса, сроки посева, засоренность, дефицит влаги и возраст особей; для *S. coronata* — дефицит влаги и избыток влаги (табл. 5).

Агропопуляция *R. carthamoides* (вариант 5) на песчаных почвах имеет максимальные средние величины плотности по локусам (от 6.1 до 26.1 тыс. экз./га), наименьшие средние коэффициенты вариации (50.9 %) и максимальную численность особей в отдельных ячейках ценоза (37.1 тыс. экз./га). Отличительной характеристикой данной почвенной разновидности является высокая порозность и водопроницаемость. Влажность почвы в отдельные летние периоды снижается до 2.5—3.1 %, приближаясь к влажности разрыва капилляров пахотного слоя. Тем не менее особи *R. carthamoides* высокоустойчивы к дефициту влаги в корнеобитаемом слое. Негативное действие засушливых условий проявляется лишь на растениях 1-го года жизни при весеннем сроке посева (вариант 4). Возможно, это является следствием меньшей продолжительности этапа стратификации семян этого вида по сравнению с их посевом под зиму, которая ведет к задержке общего развития и формирования корневой системы, в частности. Для популяции *S. coronata* песчаные почвы (вариант 9) оказались наименее оптимальным вариантом даже при подзимнем посеве семян. Здесь плотность по локусам меняется от 0 до 10.7 тыс. экз./га (средний коэффициент вариации 98.4 %).

Параметры агропопуляции *R. carthamoides* на супеси (вариант 2) близки к показателям агропопуляции на песках (варианты 4, 5), несмотря на более старый возраст первой (14 лет). Фактором изреживания здесь служит завершение жизненного цикла отдельными особями, который проявляется в виде

ТАБЛИЦА 5
Экологическая устойчивость агропопуляций *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata*. Данные 2003 г.

Вариант опыта	Календарный возраст агропопуляции, лет	Возрастное состояние особей*	Численность особей по локусам, тыс. экз./га		Коэффициент вариации (Cv), %		Фактор смертности особей
			средняя	lim	средний	lim	
<i>R. carthamoides</i>							
1	8-й	g ₃	0.3—18.4	0—32.9	81.9	46.0—133.8	Избыток влажности
2	14-й	ss	6.1—25.5	0—32.7	51.5	26.8—88.8	Возраст особей
3	8-й	v	2.6—19.1	0—30.0	118.5	42.2—303.0	Засоренность, укос
4	9-й	g ₁	0.2—14.7	0—21.4	98.0	68.8—157.5	Сроки посева, засуха
5	9-й	g ₂	6.1—26.1	1.4—37.1	50.9	22.8—86.6	Засушливые условия
6	9-й	g ₂	1.0—9.0	0—10.0	67.9	17.4—109.5	Избыток влажности
7	9-й	g ₂	0.3—9.1	0—12.9	134.3	73.0—182.1	Сроки укоса, влажность
<i>S. coronata</i>							
8	8-й	g ₃	0.5—13.2	0.0—0.0	58.3	16.9—73.0	Избыток влажности
9	7-й	g ₁	0.0—10.7	0.0—15.7	98.4	73.9—119.5	Засушливые условия
10	9-й	g ₃	8.9—32.0	4.3—64.3	48.5	20.0—81.0	Дефицит влажности

Примечание. * — возрастные состояния особей аналогичны приведенным в табл. 4.

отмирания и некротизации ветвей корневищ, несущих на себе терминальные и боковые почки возобновления. Отмечено, что при ежегодном укосе надземной фитомассы (вариант 3) сильная изменчивость по локусам (от 42.2 до 303.0 %) сопровождается массовым внедрением сорных растений в ценоз. Режим возделывания без отчуждения надземной фитомассы растений в первые годы (вариант 1) тормозит внедрение и закрепление сорных видов в ценозе.

Агропопуляции *R. carthamoides*, созданные на суглинистых и торфянистых почвах, страдают от избытка влаги в ранневесенний и позднейосенний периоды. На торфяниках высокая влажность обусловлена влагоудерживающей способностью повышенных количеств органического вещества. Однако легкий гранулометрический состав почвенной толщи позволяет постепенно отводить ее избыток за счет фильтрации. Первоначальная почвенная влажность в течение одного календарного месяца (с середины апреля до середины второй декады мая) снижается с 23.9—31.5 до 8.4—11.9 %. Тем не менее для такой раноотрастающей культуры, как *R. carthamoides*, присутствие избытка влаги в корнеобитаемом слое в начале фазы отрастания является негативным. И если при этом нижележащие горизонты почвы на микропонижениях участка не успевают пропускать избыток влаги от тающих снегов, то растения погибают из-за перенасыщения корнеобитаемого слоя влагой. В результате агропопуляция изреживается, ее плотность по локусам на 9-й год колеблется в пределах от 1 до 9 тыс. экз./га.

На суглинках длительное воздействие избытка влажности на агропопуляцию *R. carthamoides* (вариант 1), составляющей во время отрастания и активной вегетации растений 24.3—28.1 %, носит летальный характер. Локусы с уцелевшими особями занимают 1/8 часть от общей площади и расположены вдоль осушительных сетей на микроповышениях. Плотность выживших особей (0.8 %) варьирует от 0.3 до 18.4 тыс. экз./га, максимальная численность достигает 32.9 тыс. экз./га.

Для *S. coronata* высокая влажность почвы на торфяниках (вариант 10) в начале весны (до 31.5—36.2 %) не сказывается отрицательно на выживаемости ее особей, так как вид начинает отрастать весной значительно позднее, чем *R. carthamoides*. Здесь наиболее высокие средние значения плотности по локусам составляют от 8.9 до 32.0 тыс. экз./га, максимальные значения достигают 64.3 тыс. экз./га. Сокращение численности особей этого вида обусловлено дефицитом влаги в почвенном слое части ячеек сообщества. На суглинках агропопуляция *S. coronata* (вариант 8) является изреженной (численность 0.5—13.2 тыс. экз./га). Отдельная гибель растений отмечается на микропонижениях, но массовой гибели особей, как в случае с *R. carthamoides*, не наблюдается.

ВЫВОДЫ

Многолетние исследования экистероидсодержащих растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. в условиях агропопуляций европейского Севера позволяют сделать следующие выводы.

1. В оптимальных условиях произрастания онтогенез *R. carthamoides* длится не менее 15 лет, а *S. coronata* — свыше 12 лет. Гранулометрический состав почвы, сроки посева и отчуждения надземной биомассы влияют на темпы прохождения онтогенеза, на популяционные параметры плотности и выживаемости особей. На песчаных почвах происходит замедленное развитие

растений, на суглинистых — ускоренное. Отчуждение надземной фитомассы растений, начиная с первых лет жизни, приводит к задержке общего развития в онтогенезе, снижению экологической устойчивости вида.

2. Оптимальная величина плотности в ценозе, начиная с 3—4-го года создания агропопуляции, составляет 23—27 тыс. экз./га для *R. carthamoides* и 22—30 тыс. экз./га для *S. coronata*. Оптимальным сроком посева семян является подзимний, с 4—5-кратным их запасом на единицу площади, что составляет 2—3 кг/га для *R. carthamoides* и 0.5—0.7 кг/га для *S. coronata*.

3. Факторы среды, вызывающие снижение численности особей в ценозе, по значимости можно группировать в следующие блоки (в убывающем порядке): *R. carthamoides* — избыток влаги в корнеобитаемом слое почвы, сроки проведения укоса надземной фитомассы, сроки посева семян, засоренность и дефицит влаги почв, возраст особей; *S. coronata* — дефицит и избыток влаги почвы.

4. Для *R. carthamoides* необходимо выделять влагопроницаемые и хорошо аэрируемые в осенне-весенний период супесчаные, песчаные или осушенные торфяные почвы. На суглинках вид выживает только на склонах, при крупнозернистом механическом составе нижних горизонтов или нарезке осушительных каналов через каждые 10—12 м. Нижняя граница влагообеспеченности, при которой возможна жизнедеятельность вида, близка к показателям наименьшей влагоемкости и разрыву капилляров пахотного слоя (влажность почвы 2.5—3.0 % на песках и супеси). При более высокой влажности (до 24—27 %) важнейшим условием является отвод избытка влаги из корнеобитаемого слоя до начала вегетации растений.

S. coronata предпочитает почвы с более высокой влажностью (от 17 до 36 %), базирующиеся на мелком гранулометрическом составе отложений (торфянистые, суглинистые); на участках с застойным водным режимом растения погибают.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта администрации Архангельской области и РФФИ (грант № 03-04-96147).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анищенко Е. А. Морфогенез *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Ijtin // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13, вып. 3. С. 485—491.
- Ануфриева Э. Н., Володин В. В., Носов А. М., Гарсия М., Лафон Р. Состав и содержание экистероидов в растениях и культуре ткани *Serratula coronata* // Физиология растений. 1998. № 3. С. 382—389.
- Головки Т. К., Гармаш Е. В., Куренкова С. В., Табаленкова Г. Н., Фролов Ю. М. Рапонтник сафлоровидный в культуре на европейском Севере-Востоке (эколого-физиологические исследования) / Коми научный центр УрО РАН. Сыктывкар, 1996.
- Зайнуллин В. Г., Мишуrow В. П., Пунегов В. В., Старобор Н. А., Башлыкова Л. А., Бабкина Н. Ю. Биологическая эффективность двух кормовых добавок, содержащих экистероиды *Serratula coronata* L. // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 2. С. 95—103.
- Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988.

- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина П. Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи соврем. биологии. 1993. Вып. 4. С. 402—404.
- Машковский М. Д. Лекарственные средства. Ч. 1. М., 1993.
- Мишуров В. П., Рубан Г. А., Скупченко Л. А. Биологические особенности и оптимальные нормы посева серпухи венценосной в Республике Коми // Материалы II Междунар. симпоз. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». Т. 5. Пушино, 1997. С. 761—762.
- Мишуров 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., 1999.
- Моисеев К. А., Соколов В. С., Мишуров В. П., Александрова М. И., Коломийцева В. Ф. Малораспространенные силосные растения. Л., 1979.
- Научно-прикладной справочник по агроклиматическим ресурсам СССР (ежегодные данные). Архангельская область. Архангельск, 1992.
- Положий А. В., Некратова Н. А. Рапонтик сафлоровидный — *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // Биологические особенности растений, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 198—226.
- Постников Б. А. Маралий корень и основы введения его в культуру. Новосибирск, 1995.
- 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. тр. Вып. 9. М., 2003. С. 87—103.
- Природно-климатический очерк Котласского района Архангельской области. М., 1994.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983.
- Савиновская Н. С. Биологические особенности развития и продуктивность серпухи венценосной и серпухи неколючей при интродукции // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: Сб. науч. тр. Вып. 7. М., 2003. С. 154—161.
- Сацыперова И. Ф., Рабинович А. М. Проект общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений // Раст. ресурсы. 1990. Т. 26, вып. 4. С. 587—597.
- Соболевская К. А. Интродукция растений в Сибири. Новосибирск, 1991.
- Тимофеев Н. П. Промышленные источники получения эктистероидов. Ч. I. Ropasterone и Muristerone // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: Сб. науч. тр. Вып. 9. М., 2003. С. 64—86.
- Jepson I., Martinez A., Greenland A. J. Gene switch: Pat. US 6,379,945. April 30, 2002.
- Lafont R., Dinan L. Practical uses for ecdysteroids in mammals including humans: an update // J. of Insect Sci. 2003. Vol. 3, N 7. P. 1—30.
- 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. 14 512—14 517.
- 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.

КХ «БИО»

г. Коряжма Архангельской обл.

Поступило 19 VII 2004

AGE AND DENSITY DYNAMICS OF *RHAPONTICUM CARTHAMOIDES*
AND *SERRATULA CORONATA* (ASTERACEAE) AGROPOPULATIONS
IN THE EUROPEAN NORTH

N. P. Timofeev

SUMMARY

Perennial medicinal plants *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. growing in the south-east of the Arkhangelsk region (middle taiga subzone of the European taiga province) have been researched for productive longevity and ecological resistance potential. The studies involved 10 agropopulations grown on 4 cultivated soil types of natural zone (1989—2003) 0.6—2.8 ha each.

As the investigations result there were established comparative peculiarities of the species development in ontogenesis, population parameters of density and surviving rates, specified seeding rates, as well as ecological resistance factors in cenosis. The obtained results can be used to optimize the species cultivation in the European north.
