

Тимофеев Н.П. Продуктивность и динамика содержания фитоэктистероидов в агропопуляциях *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* (Asteraceae) на Европейском Севере // Растительные ресурсы, 2006, Том 42, Вып. 2. С. 17-36.

Раст. ресурсы. вып. 2. 2006

**ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ
ФИТОЭКДИСТЕРОИДОВ В АГРОПОПУЛЯЦИЯХ
RHAPONTICUM CARTHAMOIDES И *SERRATULA CORONATA*
(*ASTERACEAE*) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ**

© Н. П. Тимофеев

Эктистероиды находят применение в исследованиях проблем генетики, клеточной и молекулярной биологии, биомедицинской химии, энтомологии (Kholodova, 2001; Lafont, Dinan, 2003; Тимофеев, 2004). В практической медицине растений, содержащие эктистероиды, используются для предупреждения многих болезней и поддержания иммунитета, занимают важное место в адаптации и повышении работоспособности человека в условиях лимитирующих факторов (Сейфулла, 1999; Дармограй и др., 2000).

Рапонтикум сафлоровидный, или маралий корень, *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Ujin и серпуха венценосная *Serratula coronata* L. являются важнейшими эктистероидсодержащими растениями. Они рекомендованы для возделывания в различных регионах, в том числе на европейском севере России (Растительные.... 1993; Введение..., 2001). На основе высокоочищенных фитоэктистероидов, полученных из корневищ *R. carthamoides*, выпускается препарат эктистен (Машковский, 1993; Регистр..., 1993). Из экстракта из листьев разработан препарат бионифузин, широко используемый в вестеринарии (Ивановский, 2000). Из надземной части *S. coronata* получены препараты эктистен-S и метаверон (Пчеленко и др., 2002; Зайнуллин и др., 2003).

До настоящего времени исследования *R. carthamoides* и *S. coronata* на европейском Севере велись на суглинистых и осушенных торфяных почвах в условиях коллекционных питомников (Моисеев и др., 1979; Иевлев, 1983; Тихвинский, Тючкалов, 1989; Холопцева, Михкиев, 1993; Шуткин, 1993; Головкин и др., 1996; Мишуоров и др., 1999). Жизнедеятельность видов в условиях агропопуляций является малоизученной. В частности, до настоящего времени

накопление и устойчивость продуцирования ими фитомассы в онтогенезе при произрастании в различных почвенно-экологических условиях.

Определение экологического оптимума разных почв и их емкости на единице площади с использованием ключевых, биологически наиболее информативных показателей, таких как продуктивность, величина ее прироста за единицу времени и плотности, является актуальной задачей популяционной биологии и имеет важное прикладное значение для достижения высоких урожаев (Заугольнова и др., 1988). Известно, что специфичность реагирования вида на экологические факторы обнаруживается на количественных параметрах отдельных особей. Для *R. carthamoides* в условиях Республики Коми было показано, что фитомасса особей во влажное лето на суглинистых почвах в 1.5—2.0 раза ниже, чем в засушливое (Куренкова, Табаленкова, 2000). При переувлажнении на торфяниках растения ослабевают и отстают в росте, наблюдается процесс загнивания корневой системы (Иевлев, 1983).

В природных ценокомплексах (на субальпийских лугах Алтая, Саян и Забайкалья) распространены высокогорные дерново-гольцовые почвы, у которых верхний почвенный горизонт зернистой мелкокомковатой структуры, вперемежку с мелким щебнем (Постников, 1995), а нижние сложены из обломков горных пород, обеспечивающих высокую их водопроницаемость, фильтрацию и аэрацию (Добровольский и др., 1998). При этом исключается застой воды и нет процессов оглеения, являющихся причинами загнивания корневой системы многих сельскохозяйственных культур (Зайдельман, 1992).

В естественных условиях обитания сухая масса корневищ *R. carthamoides* равна 71—104 г (Синицина, 1988), по величине фитомассы надземных органов особей в литературе нет данных. При интродукции максимальная фитомасса особей отмечена на 3—4-й год жизни. В условиях Республики Коми надземная фитомасса растений, находящихся в этом календарном возрасте, достигала 89—126 г, подземная — 86—125 г (Моисеев и др., 1979; Головки и др., 1996). В условиях Карелии надземная фитомасса 3—4-летних растений составляла 200 и 86 г соответственно; масса подземных частей у 2—3-летних растений — 45 и 58 г соответственно (Холопцева, Михкиев, 1993). В Польше растения 3-го года жизни формировали 70 г надземной фитомассы и 60—90 г подземной массы; на 4-й год — 81 и 91 г соответственно (Skiba, Weglarz, 1999). В Кировской обл. при первичной густоте стояния 200 тыс. особей/га фитомасса надземных органов составляла 11—24 г на 3—4-й год жизни растений (Игитова, 1989).

Продуктивность *S. coronata* мало исследована. В типичных местах произрастания в природе, каковыми являются почвы с повышенной влажностью (Мишуров и др., 1999), надземная фитомасса особей варьирует в пределах от 29—34 до 56—67 г (Постников, 2003).

В задачи настоящего исследования входило выявление факторов, влияющих на урожайность *R. carthamoides* и *S. coronata*, изучение продуктивности агропопуляций этих видов в процессе онтогенеза, а также оценка содержания фитостероидов в надземной части особей различного возрастного состояния.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на юго-востоке Архангельской обл., в подзоне средней тайги Европейской таежной провинции (г. Коряжма, 61—62° с. ш.). По почвенному районированию территория входит в состав подзолистых

почв Оного-Вычегодской почвенной провинции (Добровольский и др., 1998). Изучали 8 агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata*, заложенных в период 1989—1996 гг. Площадь агропопуляций составляла от 1 до 3 га. Агропопуляции обоих видов расположены на супесчаных дерново-среднеподзолистых, подстилаемых средними суглинками почвах (в дальнейшем супесь), на песчаных дерново-среднеподзолистых почвах на водно-ледниковых песчаных отложениях (песок), на суглинистых дерново-слабоподзолистых почвах (суглинок) и на торфянисто-подзолистых поверхностно-глееватых осушенных почвах на двучленных отложениях, с примесью песка в верхнем и тяжелого суглинка в нижнем горизонтах (торфяник).

Агропопуляции на суглинистых и торфянистых почвах характеризуются избытком влаги в корнеобитаемом слое в раннеосенний и позднеосенний период (29—36 % влажности), на песчаных и супесчаных почвах с легким гранулометрическим составом — ее дефицитом в летний период (2—6 %).

Влажность почвы в корнеобитаемом слое определяли в течение вегетационных периодов 2000—2003 гг. Образцы почв отбирали по диагонали исследуемого участка в 6—10 точках, на глубину пахотного слоя (22—25 см), из которых формировали средний образец. Образцы в течение 7—10 дней доводили до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре, затем в течение 30 мин досушивали при температуре 130 °С для удаления гигроскопической влаги.

С целью улучшения агроэкологических свойств пахотного слоя на участках в течение 3 лет до посева семян проводили мелиоративные работы системой мелиоративных каналов, расположенных через каждые 40—45 м (за исключением участка на песке), известкование, фосфоритование и систематически вносили органо-минеральные вещества. По комплексу агрохимических показателей песчаные и супесчаные почвы к моменту закладки агропопуляций относились к высоко окультуренным минеральным, торфянистые — хорошо окультуренным мелиоративным почвам. Реакция среды на песках и супеси была близка к нейтральной (рН 6.9 и 6.5), на торфянике — слабокислая (рН 5.4—6.0); уровень насыщенности основаниями высокий (93—97 %); гумуса содержится соответственно 1.5, 3.6 и 3.1 %.

По элементам питания песчаные почвы и супеси характеризовались высокой обеспеченностью фосфором (54.7 и 31.2 мг/100 г почвы) и средней (супесь) или низкой (песок) калием — 9.6 и 5.0 мг/100 г соответственно. На торфянике средний уровень содержания фосфора и калия составлял 12.6 и 13.1 мг/100 г. Суглинистые почвы характеризовались средней обменной (рН_{KCl} 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).

Климат района исследования характеризуется умеренно-прохладным летом и коротким безморозным вегетационным периодом, составляющим в среднем 105 дней. Среднегодовые суммы температур выше 15 °С равны 911 °С (54—57 дней); 10 °С — 1577 °С (107—110 дней). За год выпадает 495—538 мм осадков, в том числе за теплый период 367—387 мм. Тип водного режима промывной, коэффициент увлажнения близок к 1.5. Среднедекадная относительная влажность воздуха в полуденное время составляет 54—74 %, в отдельные периоды она может опускаться до 25—35 % и ниже (Природно-климатический..., 1994).

Начало вегетации многолетних культур приходится на конец апреля—начало мая, завершение — на конец сентября—начало октября. Продолжи-

тельность светлого времени суток в начале вегетации равна 16 ч, во время цветения *R. carthamoides* (2—3-я декада июня) — 20 ч. В начале фазы цветения *S. coronata* (середина июля) она равна 18 ч, а во время массового цветения (середина августа) — 15 ч.

Агропопуляции представлены моноэдификаторными ценозами семенного происхождения. Их плотность в зависимости от почвенных условий и возраста агропопуляции в онтогенезе составляла 1—32 (*R. carthamoides*) и 5—56 тыс. экз. особей/га (*S. coronata*). Режим возделывания посевов с междурядьями 70 см. Минеральные удобрения вносили в дозах (NPK)₆₀₋₉₀ в течение первых трех лет, после создания агрофитоценозов.

Одноразовое массовое отчуждение подземной и надземной фитомассы *R. carthamoides* проводили в фазу плодоношения растений, *S. coronata* — в фазу цветения, за исключением агропопуляций на суглинистых почвах, которые возделывались без отчуждения фитомассы.

Для изучения биологического возраста особей и их фитомассы в агропопуляциях проводили отбор модельных особей, для чего в них закладывали трансекты в 5—6-кратной повторности размером 3.5 × 50 м, совпадающие с направлением рядков растений. На 1—2-м году после создания агропопуляции в течение вегетационного периода регулярно случайным способом отбирали 18—20 особей с корневой системой (10 раз в течение периода исследований), на 3—4-м — 8—10 (4 раза), на 6—9-м — 6 (3 раза), на 10—13-м — 5 (1—2 раза), 14—16-м — 4 (1—2 раза). Отбор модельных особей проводили по трансектам в 5—6-кратной повторности размерами 3.5 × 50 м, направление которых совпадало с направлением рядков посева семян.

Урожайность сухой фитомассы особей определяли на основе первичных показателей, полученных при изучении морфологической структуры их надземных и подземных органов.

Кроме того, у особей изучали строение корневища, характер его ветвления, наличие процессов некроза, паргикуляции и разрушения; устанавливали направленность и динамику процессов новообразования и отмирания (соотношение числа вегетативных побегов к генеративным; суммы терминальных, боковых и гипогеогенных почек возобновления к отмершим почкам; число и размеры партикул).

Валовую продукцию агропопуляций определяли с учетом фактической плотности агроценоза в изучаемом возрасте. Плотность агропопуляции устанавливали методом учета всех особей в пределах исследуемого сообщества (агропопуляции на супесчаных и суглинистых почвах) или же с использованием метода учетных площадок размером 60—80 м², закладываемых в 6—9 точках по диагонали поля (агропопуляции на песчаных, торфянистых и суглинистых почвах). Динамику плотности агропопуляции в онтогенезе устанавливали по количеству особей семенного происхождения на единице площади (1 га).

Также определяли семенную продуктивность агропопуляции, репродуктивное усилие (доля генеративной сферы в общей надземной фитомассе), коэффициент размножения (соотношение количества вызревших семян на единице площади к числу особей).

Изучение и периодизацию онтогенеза агропопуляций проводили на основе методик, опубликованных в работах Т. А. Работнова (1983), Л. Б. Заугольной с соавторами (1988) и Ю. А. Злобина (1989). Процесс непрерывного развития агропопуляций разделяли на виргинильный (прегенеративный), генеративный и сенильный (постгенеративный) периоды. Биологический возраст агропопуляции определяли по доминирующей возрастной группе осо-

бей в ее возрастном спектре. Возрастные состояния особей устанавливали на основе изучения качественных признаков в процессе полевых фенологических наблюдений и стационарных морфологических анализов. Индикаторными признаками выделения возрастных состояний особей в прегенеративном периоде служили формирование зародышевого розеточного побега со стеблекорнем (ювенильное), кушение вегетативных побегов и формирование корневища (имматурное), развитие системы вегетативных побегов, отсутствие плодоношения (виргинильное). Отличительные особенности молодых, средневозрастных и старых генеративных растений устанавливали путем ежегодного учета абсолютных и относительных показателей вегетативных, генеративных и недоразвитых побегов (по числу и долевого участию), реальной семенной продуктивности, качества продуцируемых семян (по средней массе 1000 шт, соотношению выполненных и шуплых фракций). Критериями выделения молодого генеративного возрастного состояния особей служили формирование генеративных побегов, слабое плодоношение и отсутствие процессов отмирания корневища; взрослого генеративного — относительный максимум генеративных побегов, высокая интенсивность процессов роста и плодоношения, уравновешенность процессов новообразования и отмирания; старого генеративного — резкое снижение доли генеративных побегов, ослабленный рост, неполноценность и периодичность плодоношения, преобладание процессов отмирания на ответвлениях корневища.

В постгенеративном периоде выделяли субсенильное возрастное состояние особей, которое различали по отсутствию генеративных побегов у большинства особей или резкому снижению качества плодоношения и ослабленной способности к формированию почек возобновления и партикуляции корневища.

В 1992—2005 гг. изучали динамику фитозкдистероидов в листовых пластинках вегетативных побегов *R. carthamoides* (35—45 см дл.) в агропопуляции на супесчаной почве и в апикальных частях генеративных побегов *S. coronata* (7—8 метамеров, 25—30 см дл.) — на супесчаной и торфянистой почвах. Отбор образцов проводили в фазу бутонизации растений, когда в них накапливается максимальное количество экдистероидов (Тимофеев и др., 1998; Чалин и др., 2003). Образцы вегетативных побегов отбирали с 20—25 (по 2 листа), генеративных — с 12—15 растений.

Растительный материал сушили при переменной температуре от 23—25 до 35—40 °С, относительной влажности воздуха 25—40 %. Сушку проводили в тени в соответствии с правилами по заготовке и сушке лекарственного сырья (Справочник..., 1989). Остаточная влажность воздушно-сухого сырья, определенная методом ускоренной сушки при температуре 130 °С, составляла 10—12 %. До анализа образцы хранили в полиэтиленовых пакетах при комнатной температуре.

Образцы для определения фитозкдистероидов формировали из воздушно-сухого сырья растений методом квартования. Массовую долю экдистероидов определяли методом обращенно-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии (ОФ-ВЭЖХ) с компьютерной обработкой данных по методу внутреннего стандарта (Пунегов, Савиновская, 2001). Оборудование и режимы их работы: жидкостной микроколоночный хроматограф «Милихром-5-3», колонка 80 × 2 мм, сорбент Nucleosil C18 с размером частиц 5 мкм (ООО «Медикант», г. Орел, Россия); элюент вода-этанол-бутанол (75 : 24,2 : 0,8). Скорость элюирования 100 мкл/мин. Детектор УФ, $\lambda = 242$ нм. В работе приводятся средние значения двух биологических и трех

аналитических повторностей. Содержание суммы фитостероидов в работе приведено в пересчете на сухое вещество.

Математическую обработку экспериментальных данных проводили с использованием компьютерных программ Statistica и Exel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование фитомассы особей *R. carthamoides* и *S. coronata*. В 1-й год жизни в ювенильном возрастном состоянии формируется первичный розеточный побег. Фитомасса надземных и подземных органов *R. carthamoides* и *S. coronata* в этот период составляет 270—70 и 70—20 мг соответственно. В иматурном возрастном состоянии у особей формируется корневище и начинается ветвление розеточного побега на боковые, развитие которых идет одновременно с осевым, но со сдвигом календарного времени разворачивания из почек обогащения.

Темпы накопления фитомассы в летний период зависят от влагообеспеченности в корнеобитаемом слое почвы (табл. 1). Влажность почвы минимальна в июле и составляет 2—4 % на песках, 3—6 % на супеси, 8—12 % на торфянике и 11—16 % на суглинках. Величина надземной фитомассы *R. carthamoides* в условиях дефицита влаги к концу 1-го года жизни составляла 0.22—0.32 г (песчаные и супесчаные почвы), а в условиях оптимальной влажности — 2.4—3.5 г (торфянистые и суглинистые почвы). Масса под-

ТАБЛИЦА 1

Динамика фитомассы *Rharrhina carthamoides* в первые 2 года жизни

| Показатель | Супесь | | | | Песок | | |
|----------------------|--------------------|-------|-------|-------|-------|------|-------|
| | Год жизни растения | | | | | | |
| | 1-я | 2-я | 2-я | 2-я | 1-я | 2-я | 2-я |
| Дата наблюдений | 5 XI | 2 V | 24 V | 5 VII | 31 X | 25 V | 5 VII |
| Срок вегетации, дней | 175 | 4 | 26 | 68 | 173 | 26 | 68 |
| Влажность почвы, % | 13—14 | 15—16 | 13—16 | 3—6 | 7—12 | 9—11 | 2—4 |
| Фитомасса, г: | | | | | | | |
| надземной части | 0.32 | 0.14 | 0.52 | 6.20 | 0.22 | 0.20 | 2.70 |
| подземной части | 0.30 | 0.41 | 0.40 | 2.30 | 0.18 | 0.20 | 1.40 |

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

| Показатель | Торфяник | | | Суглинок | |
|----------------------|--------------------|-------|-------|----------|--------|
| | Год жизни растения | | | | |
| | 1-я | 2-я | 2-я | 1-я | 2-я |
| Дата наблюдений | 16 X | 24 V | 21 VI | 3 XI | 7 VIII |
| Срок вегетации, дней | 172 | 22 | 50 | 171 | 89 |
| Влажность почвы, % | 22—26 | 24—31 | 8—12 | 24—29 | 11—16 |
| Фитомасса, г: | | | | | |
| надземной части | 2.40 | 0.50 | 18.2 | 3.50 | 11.4 |
| подземной части | 1.20 | 0.20 | 3.70 | 2.80 | 4.10 |

земных органов возрастает осенью после отмирания надземных частей и в конце октября она составляет 0.2—0.3 г на песчаных и супесчаных почвах, 1.2 г — на торфянистых, 2.8 г — на суглинистых.

Ранней весной на 2-й год жизни у растений начинается активный рост пазушных почек и развитие из них боковых побегов. На тяжелых (торфяных и суглинистых) почвах растения отстают в весеннем развитии, запаздывание со сроками отрастания составляет от 3—4 до 6—8 дней по сравнению с песчаными почвами. Высокая насыщенность почвы влагой (22—31 %) отрицательно сказывается на состоянии корневой системы *R. carthamoides*. Наблюдается загнивание мелких придаточных корней, масса подземных органов на торфяниках в период с 16 октября по 24 мая уменьшается в 6 раз и не превышает массу корневой системы растений, растущих на песчаных почвах. К 24 мая на торфяниках средняя высота побегов достигает 19.5 см, на супеси — 20.8 см, а число почек возобновления составляет соответственно 2.4 и 5.9. В период с июня до середины августа с уменьшением влажности до 8—16 % растения на торфянистых и суглинистых почвах имеют большую фитомассу по сравнению с растениями, растущими на легких почвах: масса корней у первых составляет 3.7 и 4.1 г, у вторых — 1.4 и 2.3 г. На песчаных почвах в условиях дефицита влаги происходит задержка общего развития и замедление темпов накопления фитомассы. После 44 дней вегетации прирост побегов в длину прекращается, высота побегов не превышает 34.6 см (табл. 2). На торфяниках рост побегов длится 83 дня, на суглинках — 89 дней, а высота побегов достигает соответственно 72.1 и 58.6 см длины. Во второй половине лета (5 VII) на торфяниках надземная фитомасса *R. carthamoides* составляет 2.7 г, что существенно ниже, чем в агропопуляциях на других почвах (табл. 1).

В среднем по исследуемым агропопуляциям высота особей *R. carthamoides* составляет 71.7 ± 9.9 см, число побегов и листьев — 3.3 ± 0.6 и 20.1 ± 4.5 соответственно, число почек возобновления — 13.8 ± 2.4 . Сравнение показателей развития особей *R. carthamoides* из разных агропопуляций показывает, что им присуща высокая пластичность, которая при смене условий обитания отражается на их морфометрических показателях (табл. 2). В конце сезона вегетации среднее число побегов на особи в условиях песчаных почв ниже в 2.5—2.9 раза их численности на торфяниках и суглинках, листьев — в 1.6—2.8 раза, почек возобновления — в 2.0—2.3 раза. Наибольший разброс показателей наблюдается по массе подземных органов (в 4.0—4.4 раза при коэффициенте вариации 59.6 %). По совокупности морфометрических параметров особи *R. carthamoides*, произрастающие на супеси, были наиболее

ТАБЛИЦА 2

Влияние почвенных условий на рост и развитие особей
Rhaponicum carthamoides 2-го года жизни

| Почва | Запаздывание сроков отрастания, дни | Длительность периода вегетации, дни | Высота побегов, см | Число, шт. | | | Масса подземной части, г |
|----------|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------------|------------|---------|---------------------|--------------------------|
| | | | | побегов | листьев | почек возобновления | |
| Песок | 0 | 44 | 34.6 | 1.6 | 11.6 | 8.1 | 2.6 |
| Супесь | 1—2 | 71 | 63.7 | 2.8 | 17.4 | 12.0 | 4.7 |
| Торфяник | 3—4 | 83 | 72.1 | 4.6 | 32.8 | 16.2 | 11.6 |
| Суглинок | 6—8 | 89 | 58.6 | 4.6 | 18.4 | 18.8 | 10.5 |

близки к межпопуляционным средним, что характеризует эти почвы как наиболее оптимальные для формирования их фитомассы.

У растений *S. coronata* 2-го года жизни на торфянистых почвах масса подземных органов после перезимовки не изменяется и составляет 0.16 г поздней осенью 1-го года жизни и 0.14 г ранней весной следующего года. В первой половине лета при средней фитомассе надземных частей, равной 3.35 г, большинство особей переходят в имматурное, а затем в виргинильное возрастные состояния, а со второй половины вегетационного периода — в молодое генеративное состояние. Репродуктивные побеги низкорослые (70—90 см), часть из них вступает в фазу цветения, не достигая фазы плодоношения. Величина надземной фитомассы составляет 6.58 г. Средняя масса подземных органов *S. coronata* к концу 2-го вегетационного периода по агропопуляциям существенно варьировала и составляла на торфяниках, суглинках и песках 1.6, 0.79 и 0.11 г соответственно.

Переход особей *S. coronata* в генеративное возрастное состояние наблюдается на 3-й год жизни на суглинках и супеси, а на песках — на 5—6-й год (табл. 3, 4). Популяции *R. carthamoides* 3-го года возделывания на супеси, песках и торфяниках находятся в виргинильном возрастном состоянии, на суглинках наблюдается переход в молодое генеративное состояние. Переход вида в генеративный период на супеси и торфянике отмечен на 4-й, а на песках — на 6-й годы возделывания. Независимо от характеристик почв фитомасса особей обоих видов в первые три года жизни незначительная. В виргинильном возрастном состоянии максимальная величина фитомассы надземных органов *S. coronata* варьирует от 3 до 6 г, *R. carthamoides* — от 16 до 76 г. Различия в величине фитомассы у растений молодого генеративного возрастного состояния обусловлены почвенно-экологическими условиями. Оптимальная для жизнедеятельности видов влажность в корнеобитаемом слое почвы, равная 17—28 % для *S. coronata*, 9—16 % для *R. carthamoides*, позволяет формировать более высокие величины фитомассы.

Наиболее высокими показателями коэффициента прироста фитомассы характеризуются молодые генеративные растения: у надземных органов *R. carthamoides* они составляют на супеси и торфянике соответственно 3.5—3.7 и 1.9—2.7; у *S. coronata* — соответственно 6.7 и 3.9. Коэффициент прироста корневищ особей *R. carthamoides*, находящихся в этом возрастном состоянии, на этих почвах составляет соответственно 3.1—3.7 и 3.3—2.8; *S. coronata* — 1.6—2.0 и 2.1—3.0. На супесчаных почвах фитомасса надземной части *R. carthamoides* на 4-й год развития достигает 56.8 г, а на 5-й год — 210.7 г. На торфяниках этот показатель равен 385.0 (6-й год жизни), на суглинках — 31.8 г (3-й год), на песках — 44.3 г (6-й год). У молодых генеративных растений *S. coronata* надземная фитомасса на 4—5-й год жизни достигает 96—123 г на супесчаных и 120—178 г на торфянистых почвах. На песчаных почвах задержка в развитии отражается на прохождении возрастных состояний, растения остаются в молодом генеративном состоянии вплоть до 10—12-летнего возраста, при этом величина фитомассы надземных органов незначительна и к 9-му году жизни составляет 10.4 г.

Зрелые генеративные растения характеризуются наибольшей развитостью побеговой и корневой систем, уравновешенностью процессов новообразования и отмирания. Если соотношение фитомассы надземных частей к подземным молодых генеративных особей *R. carthamoides* на супеси составляет 1.4—1.5, у зрелых генеративных оно близко к 1.0 (1.3—0.8), то у старых генеративных и субсенильных растений это соотношение равно 0.6—0.7, что

ТАБЛИЦА 3

Динамика фитомассы особей *Rhaponicum carthamoides* и *Serratula coronata* с 3-го по 13-й год жизни на легких почвах

| Показатель | Супесь | | | | | | | Песок | | |
|--|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------|----------------|----------------|
| | Календарный возраст агропопуляции, год | | | | | | | | | |
| | 3-й | 4-й | 5-й | 6-й | 8-й | 9-й | 13-й | 3-й | 6-й | 9-й |
| <i>R. carthamoides</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | v | g ₁ | g ₁ | g ₂ | g ₂ | g ₃ | ss | v | g ₁ | g ₂ |
| Фитомасса, г: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 16.4 | 56.8 | 210.7 | 354.0 | 282.3 | 208.7 | 165.4 | 10.4 | 44.3 | 111.2 |
| подземной части | 11.9 | 38.2 | 141.3 | 270.6 | 354.4 | 329.6 | 242.5 | 6.9 | 35.4 | 44.1 |
| Коэффициент прироста фитомассы: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 2.6 | 3.5 | 3.7 | 1.7 | 0.8 | 0.7 | 0.8 | 2.1 | 4.3 | 2.5 |
| подземной части | 2.5 | 3.1 | 3.7 | 1.9 | 1.3 | 0.9 | 0.7 | 2.7 | 5.1 | 1.2 |
| Соотношение надземной и подземной частей | 1.4 | 1.5 | 1.5 | 1.3 | 0.8 | 0.6 | 0.7 | 1.5 | 1.3 | 2.5 |
| <i>S. coronata</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | g ₁ | g ₁ | g ₁ | g ₂ | g ₂ | g ₃ | g ₃ | im | g ₁ | g ₁ |
| Фитомасса, г: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 14.5 | 96.4 | 123.3 | 270.7 | 265.8 | 235.4 | 142.3 | 1.4 | 5.9 | 10.4 |
| подземной части | 8.9 | 13.9 | 27.6 | 63.9 | 103.2 | 158.2 | 162.5 | 1.3 | 7.1 | 18.0 |
| Коэффициент прироста фитомассы: | | | | | | | | | | |
| надземной части | | 6.7 | 1.3 | 2.2 | 1.0 | 0.9 | 0.6 | | 4.2 | 1.8 |
| подземной части | | 1.6 | 2.0 | 2.3 | 1.6 | 1.5 | 1.0 | | 5.5 | 2.5 |
| Соотношение надземной и подземной частей | 1.6 | 6.9 | 4.5 | 4.2 | 1.9 | 1.5 | 0.9 | 1.1 | 0.8 | 0.6 |

Примечание к табл. 3—6. Возрастные состояния: im — иматурное; v — виргиниальное; g₁, g₂, g₃ — молодое, взрослое и старое генеративное; ss — субсинильное. Возрастные состояния указаны для доминирующей группы особей в структуре возрастного спектра, характеризующей биологический возраст агропопуляции.

обусловлено различной направленностью динамики прироста фитомассы надземных и подземных частей в этом возрасте.

Изучение структуры подземных органов выявило, что, начиная со взрослого генеративного состояния, корневища у растений изучаемых видов в условиях повышенной влажности и застойного водного режима в осенне-весенний период (суглинки и торфяники) подвержены процессам разложения, что отражается на снижении их массы. На легких почвах (пески и супеси) с засушливыми условиями и промывным водным режимом одревеснелые и литнифицированные ветви корневищ слабо подвержены деструкции, поэтому их масса продолжает нарастать вплоть до субсенильного возрастного состояния.

На супеси прирост надземных и подземных органов обоих видов продолжается до взрослого генеративного состояния, на стыке со старым генеративным он принимает отрицательную направленность. На торфяниках прирост корневищ *R. carthamoides* прекращается, начиная с молодого

ТАБЛИЦА 4

Динамика фитомассы особей *Rhaphanistrum carthamoides* и *Serratula coronata* с 3-го по 13-й год жизни на влажных почвах

| Показатель | Торфяник | | | | | | Суглинок | | | |
|--|--|-------|-------|-------|-------|-------|----------|-------|------|------|
| | Календарный возраст агропопуляции, год | | | | | | | | | |
| | 3-й | 4-й | 6-й | 8-й | 9-й | 13-й | 3-й | 6-й | 8-й | 9-й |
| <i>R. carthamoides</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | v | 81 | 81 | 82 | 82 | | 81 | 82 | 83 | 83 |
| Фитомасса, г: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 75.7 | 205.5 | 385.0 | 524.7 | 443.7 | | 31.8 | 88.8 | 92.6 | 81.5 |
| подземной части | 23.2 | 77.2 | 215.4 | 157.4 | 129.0 | | 14.3 | 37.3 | 51.2 | 43.9 |
| Коэффициент прироста фитомассы: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 2.3 | 2.7 | 1.9 | 1.4 | 0.8 | | 2.8 | 2.8 | 1.0 | 0.9 |
| подземной части | 2.0 | 3.3 | 2.8 | 0.7 | 0.8 | | 1.4 | 2.6 | 1.4 | 0.9 |
| Соотношение надземной и подземной частей | 3.3 | 2.7 | 1.8 | 3.3 | 3.4 | | 2.2 | 2.4 | 1.8 | 1.9 |
| <i>S. coronata</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | 81 | 81 | 82 | 82 | 83 | ss | 81 | 82 | 83 | 83 |
| Фитомасса, г: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 31.0 | 120.2 | 251.9 | 197.5 | 171.5 | 116.3 | 10.0 | 118.8 | 68.4 | 95.1 |
| подземной части | 12.7 | 27.0 | 79.8 | 83.2 | 79.1 | 49.7 | 7.2 | 37.9 | 33.3 | 48.8 |
| Коэффициент прироста фитомассы: | | | | | | | | | | |
| надземной части | | 3.9 | 2.1 | 0.8 | 0.9 | 0.7 | | 11.9 | 0.6 | 1.4 |
| подземной части | | 2.1 | 3.0 | 1.0 | 1.0 | 0.6 | | 5.3 | 0.9 | 1.5 |
| Соотношение надземной и подземной частей | 2.4 | 4.5 | 3.2 | 2.4 | 2.2 | 2.3 | 1.4 | 3.1 | 2.1 | 2.0 |

ративного возрастного состояния (на 6-й год жизни), поэтому отношение надземной части к подземной в условиях повышенной влажности остается высоким (3.3—3.4) и на последующем возрастном этапе (на 8—9-й годы жизни). По этой же причине (малоразвитость корневища) у молодых генеративных растений *S. coronata* этот показатель достигает 4.5—6.9, у зрелых генеративных составляет 3.2—4.2 и снижается до 1.5—2.2 у старогенеративных.

Таким образом, в оптимальных условиях произрастания, которыми являются супесчаные и торфянистые почвы, максимум накопления фитомассы особей в онтогенезе у обоих видов приходится на зрелый генеративный возраст. *R. carthamoides* формирует 354—525 г надземной фитомассы, *S. coronata* — 252—271 г. На суглинистых почвах величина надземной фитомассы значительно ниже — соответственно 88.8 и 118.8 г. В условиях песчаных почв на 9-й год развития надземная фитомасса *R. carthamoides* составляет 111.2 г, *S. coronata* — 10.4 г (на 13-й год — 31.0 г). Фитомасса подземных органов *R. carthamoides* в оптимальных условиях роста и развития на супесчаных почвах достигает 354 г, а *S. coronata* на торфянистых и супесчаных почвах — 83—158 г.

Плотность и продуктивность агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata*.

Валовая продукция на единице площади популяции является интегральным показателем, характеризующим экологический оптимум, и отражает отношение организма ко всей совокупности факторов внешней и внутренней среды прямого или косвенного воздействия. Расчетная величина продуктивности надземных органов *R. carthamoides*, характеризующая потенциал вида, по данным НИЦ Гидрометеорологии СССР, достигает 7000—10 000 кг/га по сухому веществу (Ларин, 1982). В природных условиях урожайность надземной фитомассы дикорастущих зарослей *R. carthamoides* на Горно-Алтайской СХОС в период 1963—1965 гг. соответствовала 2200—4000 кг/га (Постников, 1995). Максимальная продуктивность отдельных фрагментов чистых зарослей может достигать 6500—7000 кг/га (Нскратова, 1992). Продуктивность подземных органов *R. carthamoides* в Алтае-Саянской горной области колеблется в диапазоне 80—1500 кг/га (Атлас..., 1986). Наибольшие площади субальпийских лугов заняты ценозами, где масса корневищ составляет около 330 кг/га (Положий, Некратова, 1986).

Также в литературе приводятся экстраполированные данные, полученные методом пересчета урожая с нескольких десятков квадратных метров на масштабы промышленных плантаций. Согласно таким методам подсчета, на опытных делянках урожайность надземной фитомассы у 3—4-летних растений *R. carthamoides* составляла на рекультивируемых торфяниках Кировской обл. 1300—2800 кг/га (Шуткин, 1993); на супесчаных почвах — 2000—2400 (Платунов, Килеева, 1988); на суглинках — 5400—6000 кг/га (Игитова, 1989). В Сибири, на полях ЭХ ЦСБС РАН, урожайность посевов в возрасте 4—5 лет достигала 3600 кг/га (Постников, 1995). В более старых посевах отмечено снижение урожайности. Так в Ленинградской обл. в посевах 7—8-летнего возраста она не превышала 700—800 кг/га (Ефименко и др., 1986). В Московской обл. на среднесуглинистой почве опытной станции ТСХА продуктивность посевов на 6-й год составляла 3740 кг/га и к 9-му году снижалась в 3.6 раза (Митрофанова, 1980).

По данным Б. А. Постникова (2003), продуктивность надземных органов *S. coronata* в типичных местообитаниях в природе варьирует от 240 до 1370 кг/га. В условиях интродукции в Республике Коми ее урожайность составляет 0.77—1.24 (Мишуев и др., 1999), в Сибири — 0.7—1.1 кг/м² (Постников, 2003). В опытах Н. А. Савиновской (2003) было показано, что с возрастом посевов их урожайность повышается с 1.53—1.40 (на 3—4-й годы) до 1.93—1.92 кг/м² (на 6—11-й годы).

Следует отметить, что учет урожайности посевов методом их сплошного скашивания без раздельного учета компонентов сообщества фитоценоза, а также на основе пересчета малочисленной популяции с 1 м² на 1 га не отражает реальной картины формирования валовой продукции интродуцентом, так как: а) структура урожая с единицы площади посевов *R. carthamoides* на 40—55 % и даже на 90—97 % может быть представлена сорными видами (Тимофеев, 1997); б) в опытных делянках узковыянутой формы площадь габитуса высокорослых генеративных побегов *S. coronata* (1.6—1.9 м) вследствие формирования ими раскидистой структуры куста в 2—3 раза может превысить площадь их питания, принимаемую за исходную в статистических вычислениях; в) фактор изреживания посевов может внести существенную коррективу в итоговый результат.

Очевидно, что реальную продуктивность агропопуляций можно установить только на основе изучения фактической плотности каждого вида. Базируясь на полученных данных, определяется устойчивость продуцирования

ими фитомассы в онтогенезе. Плотность изучаемых агропопуляций *R. carthamoides* в год их создания, находящихся в ювенильном возрастном состоянии, составляла 52—121 и агропопуляций *S. coronata* — 92—108 тыс. экз./га. С возрастом происходит изреживание агропопуляций обоих видов (табл. 5, 6). Во взрослом генеративном возрастном состоянии максимальная численность особей *R. carthamoides* зафиксирована на супесчаных и песчаных почвах (плотность 23.9—24.1 и 14.9 тыс. экз./га), на торфяниках происходит сильное изреживание (плотность 6.3—4.1 тыс. экз./га), а на суглинках наблюдается минимальная численность, равная 1.3 тыс. экз./га. Наибольшей плотностью характеризуются агропопуляции *S. coronata* на торфянистых и супесчаных почвах, меньшей — на суглинистых, минимальной — на песчаных почвах (соответственно 26.3—30.5, 24.3, 8.8 и 2.8 тыс. экз./га).

В первые три года возделывания вследствие малоразвитости особей максимальная величина валовой продукции *R. carthamoides* невелика и составляет 90, 340, 450 и 1760 кг/га на 3-й год жизни для суглинистых, песчаных, супесчаных и торфянистых почв соответственно. Эти агропопуляции не могут представлять производственного интереса с целью отчуждения надземной фитомассы (табл. 5, 6). Наибольший годичный прирост продукции *R. carthamoides* на сусеи происходит в начале генеративного периода: около 3500 кг/га надземной и 3100 кг/га подземной фитомассы. Во взрослом генеративном состоянии величина прироста остается неизменной, а в старом генеративном она принимает отрицательную величину, равную 1600—1800 кг/га. Максимальные величины продуктивности надземной фитомассы приходится на 6—7-й годы жизни и составляют около 8500 кг/га при плотности 23.9—24.1 тыс. экз./га. Наибольший уровень продуктивности подземных органов отмечен на 7—8-й год (около 8500 кг/га).

Статистически достоверная корреляция зависимости величины продуктивности агропопуляции от ее плотности прослеживается в генеративном перио-

ТАБЛИЦА 5

Плотность и продуктивность агропопуляций *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* на легких почвах

| Показатель | Супесь | | | | | | | Песок | | |
|-------------------------|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------|----------------|----------------|
| | Календарный возраст агропопуляции, год | | | | | | | | | |
| | 3-я | 4-я | 5-я | 6-я | 7-я | 9-я | 13-я | 3-я | 6-я | 9-я |
| <i>R. carthamoides</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | v | g ₁ | g ₁ | g ₂ | g ₂ | g ₃ | ss | v | g ₁ | g ₂ |
| Плотность, тыс. экз./га | 27.5 | 27.3 | 24.0 | 23.9 | 24.1 | 23.9 | 16.4 | 32.5 | 22.9 | 14.9 |
| Продуктивность, кг/га: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 451 | 1551 | 5057 | 8461 | 6803 | 4988 | 2713 | 338 | 1014 | 1657 |
| подземной части | 327 | 1043 | 3391 | 6467 | 8541 | 7877 | 3977 | 224 | 811 | 657 |
| <i>S. coronata</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | g ₁ | g ₁ | g ₁ | g ₂ | g ₂ | g ₂ | g ₃ | im | g ₁ | g ₂ |
| Плотность, тыс. экз./га | 30.2 | 27.7 | 26.6 | 24.3 | 23.5 | 22.8 | 20.7 | 16.8 | 3.6 | 2.8 |
| Продуктивность, кг/га: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 438 | 2670 | 3280 | 6578 | 6246 | 5367 | 2946 | 24 | 21 | 29 |
| подземной части | 269 | 385 | 734 | 1553 | 2425 | 3607 | 3364 | 22 | 26 | 50 |

ТАБЛИЦА 6

Плотность и продуктивность агропопуляций *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* на влажных почвах

| Показатель | Торфяник | | | | | Суглинок | | | | |
|-------------------------|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | Календарный возраст агропопуляции, год | | | | | | | | | |
| | 3-я | 4-я | 6-я | 8-я | 9-я | 13-я | 3-я | 6-я | 8-я | 9-я |
| <i>R. carthamoides</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | у | г ₁ | г ₂ | г ₃ | г ₄ | | г ₁ | г ₂ | г ₃ | г ₄ |
| Плотность, тыс. экз./га | 23.2 | 19.1 | 11.5 | 6.3 | 4.1 | | 2.8 | 1.3 | 1.0 | 0.9 |
| Продуктивность, кг/га: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 1756 | 3925 | 4427 | 3306 | 1819 | | 89 | 115 | 93 | 73 |
| подземной части | 538 | 1474 | 2477 | 991 | 529 | | 40 | 48 | 51 | 39 |
| <i>S. coronata</i> | | | | | | | | | | |
| Возрастное состояние | г ₁ | г ₁ | г ₂ | г ₂ | г ₃ | с ₁ | г ₁ | г ₂ | г ₃ | г ₃ |
| Плотность, тыс. экз./га | 48.1 | 41.4 | 30.5 | 26.3 | 25.0 | 21.2 | 27.3 | 8.8 | 7.7 | 7.1 |
| Продуктивность, кг/га: | | | | | | | | | | |
| надземной части | 1491 | 4976 | 7683 | 5194 | 4287 | 2465 | 273 | 1045 | 527 | 675 |
| подземной части | 611 | 1118 | 2434 | 2188 | 1978 | 1054 | 196 | 334 | 256 | 346 |

де — с 5-го по 12-й год жизни для надземных органов, с 6-го по 13-й год для подземных органов. В начальный период снижения продуктивности от ее максимальной величины в онтогенезе существует сильная связь на высоком уровне достоверности: для надземной части на 8—11-й год ($r = 0.79-0.85$; $p = 0.999$), подземной части на 9—12-й год возделывания ($r = 0.74-0.81$).

На торфянистых почвах достижение максимального уровня продуктивности агропопуляции не совпадает с таковым фитомассы особей. Наибольшая величина надземной фитомассы в этой агропопуляции формируется в молодом генеративном возрастном состоянии (4427 кг/га на 6-й год жизни). Несмотря на то что фитомасса особей, находящихся во взрослом генеративном состоянии (на 8—9-й год), значительно выше, чем у молодых генеративных особей, и составляет 524.7—443.7 г, наращивания продуктивности агропопуляции в целом не происходит из-за опережающих темпов снижения плотности (1.8—2.8 раза) перед темпами прироста фитомассы (1.4—1.2 раза). В итоге валовая продукция агропопуляции *R. carthamoides*, заложенной на торфяниках, почти в 2 раза ниже продуктивности на супесчаных почвах (4400 кг/га против 8500 кг/га). Еще более низкая продуктивность отмечается в агропопуляциях на песчаных почвах (1000—1650 кг/га). На суглинках вследствие сильного изреживания валовая продукция с 3-го года жизни практически не возрастает (с 89 до 115 кг/га). Продуктивность корневищ на торфяниках равна около 2400 кг/га, на песках — 800, на суглинках — 50 кг/га.

Таким образом, максимальная продуктивность агропопуляций *R. carthamoides* на европейском Севере (8500 кг/га) близка к расчетно установленной величине (7000—10 000 кг/га), соответствует природному потенциалу плотных зарослей (6500—7000 кг/га) и формируется на супесчаных почвах при плотности особей, равной 23.9—24.1 тыс. экз./га. Последние величины плотности находятся в интервале оптимальной численности *R. carthamoides* в искусственных посевах (23—27 тыс. особей на 1 га), которая была установлена

нами ранее в исследованиях по выживаемости особей в агроценозе (Тимофеев, 2005а).

Для надземной части *S. coronata* наилучшими показателями продуктивности характеризуются агропопуляции, находящиеся во взрослом генеративном возрастном состоянии (табл. 5, 6): 7600—7400 кг/га — на торфянистых почвах (6—7-й годы жизни) и 6500 кг/га — на супесчаных почвах (6-й год жизни). Максимальная величина продуктивности корневищ *S. coronata* в условиях торфянистых почв приходится на 6—7-й годы существования агропопуляции (2400—2500 кг/га).

На торфянистых почвах выявлена статистически достоверная корреляционная связь между продуктивностью агропопуляции и ее плотностью в генеративном периоде: с 6-го по 13-й год жизни — для надземных органов, с 6-го по 14-й год — для подземных органов. В начальный период снижения продуктивности от ее максимальной величины в онтогенезе существует сильная связь на высоком уровне достоверности: для надземной части — на 8—9-й годы ($r = 0.80-0.82$; $p = 0.999$), подземной части — на 8—14-й годы возделывания ($r = 0.72-0.84$). Величина плотности в этот период составляет 25.0—30.5 тыс. экз./га, что соответствует оптимальной численности *S. coronata* в агроценозе (22—30 тыс. экз./га), установленной нами в исследованиях по выживаемости особей в онтогенезе (Тимофеев, 2005а).

Величина надземной фитомассы *S. coronata* на суглинках незначительная и составляет около 1000 кг/га, а на песках практически не формируется — 29 кг/га. Отличительной особенностью накопления продукции подземных органов на легких почвах в сравнении с более увлажненными почвами является ее устойчивый ежегодный прирост, который продолжается вплоть до старого генеративного и начала субсенильного возрастного состояния. На торфянике и суглинках после достижения взрослого генеративного возрастного состояния продуктивность корневищ перестает увеличиваться и в дальнейшем, после вступления в старое генеративное возрастное состояние, постепенно снижается. Например, в засушливых условиях песчаных почв продуктивность подземных органов *S. coronata* в период с 6-го по 9-й год увеличивалась с 26 до 50 кг/га; на супесчаных почвах — с 1553 до 3607, а на 13-й год составила 3364 кг/га. На торфяниках, наоборот, продуктивность подземных органов в эти календарные сроки снизилась с 2434 до 1054 кг/га. На суглинках по причине изреживания особей продуктивность подземных органов была в 8—10 раз меньше (256—346 кг/га на 8—9-й год).

Динамика фитоэкдистероидов в надземной части в онтогенезе видов. Содержание экдистероидов в надземной фитомассе *R. carthamoides* (в листьях вегетативных побегов) варьирует от 0.03—0.08 % (Володин и др., 1993; Куренкова, Табаленкова, 2000) до 0.26—0.43 (Тимофеев и др., 1998) и выше — 0.70—0.90 (Вересковский и др., 1983; Попов, Иванов, 1997) вплоть до 1.20 % (Борейша и др., 1985).

Согласно нашим исследованиям, накопление фитоэкдистероидов в лекарственном сырье находится в прямой или относительной зависимости от ростовых процессов, обусловленных многолетним развитием растений в онтогенезе. Онтогенез *R. carthamoides* в агропопуляции на супесчаных почвах продолжается в течение 15 лет и более (Тимофеев, 2005а). Содержание экдистероидов в листьях вегетативных побегов минимально в 1-й год развития растений, с прохождением особи возрастных этапов их концентрация возрастает и после достижения генеративного периода относительно стабилизируется.

В ювенильном возрастном состоянии содержание экдистероидов в листьях составляет 0.06—0.11 %, иматурном — 0.17—0.19 (1—2-й годы жизни),

виргинильном — 0.22 (3-й год), в молодом генеративном — 0.27—0.28 % (4—5-й годы). У взрослых генеративных растений этот показатель достигает 0.33—0.35 % (7—8-й годы жизни). У старых генеративных растений (9—12-й годы жизни) наблюдалось варьирование концентрации от 0.32 до 0.44 %. У субсенильных растений 14—15-го годов жизни содержание фитостероидов составило 0.39—0.35 %, а на 16-й год было сниженным, близким к уровню виргинильных растений — 0.19 %.

Динамика содержания фитостероидов в плодах во время онтогенеза изменяется аналогично динамике концентрации их в розеточных листьях. В виргинильном возрастном состоянии в популяции встречались единичные плодоносящие растения, плоды которых содержали незначительное количество фитостероидов (0.19 %). В период от молодого генеративного до зрелого генеративного возрастного состояния концентрация фитостероидов возрастает в 2 раза (с 0.27—0.28 до 0.57 %), у старых генеративных особей она остается относительно стабильной (0.55 %), и снижается к субсенильному возрастному состоянию (0.33—0.23 %). Максимум содержания фитостероидов в плодах (0.57 %) совпадает с пиком максимальной продуктивности надземной и подземной фитомассы особей (6-й год жизни).

У зрелых генеративных растений в период ежегодного массового плодоношения снижение параметров репродукции сочетается со снижением уровня концентрации фитостероидов в плодах с 0.57 до 0.41 %. После ослабления процессов плодоношения на 9—10-й годы, свидетельствующего о перерыве в плодоношении у доминирующего числа особей в популяции, концентрация фитостероидов поднималась до прежнего уровня (0.55 %), что свидетельствует о нарастании напряженности в донорно-акцепторных связях между вегетативными и генеративными побегами у старовозрастных растений. Дальнейшее ослабление (7-кратное) репродукционных процессов особей на 11-й год жизни приводило к возрастанию концентрации фитостероидов в вегетативных побегах с 0.32—0.33 до 0.44 %.

Анализ корреляционных связей свидетельствует, что имеется сильная положительная зависимость содержания фитостероидов в плодах *R. carthamoides* от уровня репродукции в период с 5-го по 9-й год жизни у молодых и взрослых генеративных растений ($r = 0.96—0.99$; $p = 0.999$). Существует также сильная корреляционная зависимость их содержания в плодах от величины валовой продукции агропопуляции на 7—9-й годы возделывания (взрослое генеративное состояние). Несколько сниженная ($r = 0.78—0.81$; $p = 0.99$), но достоверная связь с продуктивностью существует и в более старом возрасте (10—16-й годы жизни). Концентрация фитостероидов в вегетативных побегах коррелирует с продуктивностью надземной фитомассы во взрослом и старом генеративном, а также субсенильном возрастных состояниях ($r = 0.78—0.81$; $p = 0.99$). Зависимости содержания фитостероидов в листьях от уровня репродукции не выявлено, что связано с незначительным долевым участием генеративных побегов в структуре фитомассы.

Онтогенез *S. coronata* в условиях исследованных агропопуляций продолжается более 14 лет. Содержание фитостероидов в вегетативных побегах в отличие от *R. carthamoides* возрастало только до молодого генеративного возрастного состояния и составляло во время фазы бугонизации в ювенильном возрастном состоянии 0.03—0.05 %, иматурном — 0.12—0.25 (1—2-й годы жизни), виргинильном — 0.34 (2-й год), молодом генеративном — 0.89—1.20 % (3—4-й годы жизни). В дальнейшем, с доминированием в структуре фитомассы агропопуляции генеративных побегов, концентрации

фитоэкистероидов во взрослых листьях вегетативных побегов снижалась до 0.30 % (на 6-й год).

В апикальных частях генеративных побегов *S. coronata* концентрация фитоэкистероидов в онтогенезе изменяется аналогично динамике их содержания в генеративных побегах *R. carthamoides*. В молодом генеративном возрастном состоянии она последовательно возрастала по годам жизни — с 0.81 (на 3-й год) до 1.75—2.10 % (на 4—5-й годы). Максимальные показатели были характерны для взрослого генеративного возрастного состояния — 2.53 %, которые к началу старого генеративного состояния снижались до 2.27—2.32 %, а к началу субсенильного возрастного состояния — до 2.03 %. Максимальная величина концентрации фитоэкистероидов совпадает с пиком максимальной продуктивности агропопуляции на 6-й год возделывания.

Анализ корреляционных связей *S. coronata* свидетельствует, что концентрация фитоэкистероидов в апикальных частях репродуктивных побегов является зависимой от продуктивности популяции (с 5-го по 9-й год жизни) на высоком уровне значимости ($r = 0.62-0.99$; $p = 0.999$). В более старом возрасте (с 10-го по 12-й год жизни) эта зависимость ослабевает ($r = 0.76-0.68$; $p = 0.95$). Достоверная связь между содержанием фитоэкистероидов в вегетативных побегах и продуктивностью надземных органов существует только в молодом генеративном возрастном состоянии до начала доминирования репродуктивных побегов в структуре фитомассы агропопуляции.

ВЫВОДЫ

1. В результате многолетних исследований *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pijl и *Serratula coronata* L. в условиях агропопуляций европейского севера России установлено, что формирование показателей фитомассы происходит при влажности в корнеобитаемом слое почвы, равной 9—16 (для *R. carthamoides*) и 17—28 % (для *S. coronata*). Высокая насыщенность почвы влагой (22—28 %) в ранне- и позднесенний периоды приводит к отмиранию мелких придаточных корней и изреживанию популяции. На легких почвах в условиях дефицита влаги (3—5 %) происходит задержка прохождения возрастных этапов в онтогенезе и накопления фитомассы. Оптимальными для произрастания *R. carthamoides* и *S. coronata* являются супесчаные и торфянистые почвы, где формируется максимальная надземная фитомасса: у особей *R. carthamoides* на 6—8-й годы жизни она составляет 282—354 и 444—525 г соответственно; *S. coronata* — соответственно 235—271 и 197—252. Фитомасса подземных органов особей, находящихся в этом же возрасте, составляет соответственно 354—215 (*R. carthamoides*) и 103—83 г (*S. coronata*).

2. Дифференциальными характеристиками валовой продукции выступают плотность, средняя величина фитомассы особей и длительность их жизни в онтогенезе. Максимальная величина валовой продукции надземной фитомассы агропопуляций *R. carthamoides* составляет 8500 кг/га и формируется на супесчаных почвах на 6—7-й годы жизни при плотности особей, равной 24 тыс. экз./га. На торфянистых почвах вследствие более низкой плотности продуктивность надземной фитомассы в 2 раза ниже (4400 кг/га). Наибольший уровень валовой продукции подземных органов накапливается на супеси к 7—8-му году жизни и составляет около 8500 кг/га. Продуктивность подземных органов на торфяниках примерно равна 2400 кг/га, на песках — 800 и на суглинках — 50 кг/га.

Максимальная величина фитомассы надземных органов *S. coronata* формируется на торфянистых (7600—7400 кг/га на 6—7-й годы жизни) и супесчаных почвах (6500 кг/га на 6-й год) при плотности, равной 24—30 тыс. экз./га. Продуктивность надземной фитомассы на суглинках незначительна (1000 кг/га) и практически отсутствует на песках (29 кг/га). Продуктивность подземных органов составляет 2400—2500 кг/га на торфяниках, 3600 на супеси, 340 на суглинках и около 30—50 кг/га на песках.

3. Содержание фитостероидов в вегетативных побегах *R. carthamoides* минимально в ювенильных и иматурных растениях (0.11—0.19 %), в молодых генеративных растениях оно возрастает до 0.27—0.28, у взрослых — до 0.33—0.35 % (7—8-й годы жизни). Содержание фитостероидов в старых генеративных растениях варьирует от 0.32 до 0.44 %. У особой субсенильного возраста их содержание снижается до 0.19 %.

Содержание фитостероидов в листьях вегетативных побегов *S. coronata* возрастает только до молодого генеративного возрастного состояния — с 0.12—0.25 (1-й год жизни) до 0.89—1.20 % (на 3—4-й годы жизни). В дальнейшем, с началом доминирования в структуре агропопуляций фитомассы генеративных побегов, их концентрация снижается до 0.30 % (на 6-й год жизни).

Концентрация экистероидов в плодах *R. carthamoides* возрастает в 2 раза при переходе из молодого во взрослое генеративное состояние (с 0.25—0.38 до 0.57 %), остается относительно стабильной до конца старого генеративного состояния (0.55 %) и снижается в субсенильном возрасте (0.33—0.23 %).

В апикальных частях генеративных побегов *S. coronata* концентрация фитостероидов в онтогенезе изменяется аналогично динамике их содержания в генеративных побегах *R. carthamoides*: максимальные показатели характерны для взрослых генеративных растений — 2.53 %, которые снижаются у растений субсенильного возраста до 2.03 %.

Благодарности

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас арсалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1986.
- Борейша М. С., Семенов Б. Я., Чекалинская Н. И. Маралий корень (рапонтикум сафлоровидный). Минск, 1985.
- Введение в культуру и сохранение на Севере коллекций полезных растений. Екатеринбург, 2001.
- Вересковский В. В., Чекалинская И. И., Пашина Г. В. Динамика содержания экистерона у видов рода *Rhaponticum* Ludw. // Раст. ресурсы. 1983. Т. 19, вып. 1. С. 60—65.
- Володин В. В., Мишуров В. П., Колегова Н. А., Тюкавин Ю. А., Портнягина Н. В., Постников Б. А. Экистероиды растений семейства *Asteraceae* (Сер. Науч. доклады. Вып. 319). Сыктывкар, 1993.
- Головкин Т. К., Гармаш Е. В., Куренкова С. В., Табаленкова Г. Н., Фролов Ю. М. Рапонтикум сафлоровидный в культуре на европейском Северо-Востоке (эколого-физиологические исследования). Сыктывкар, 1996.
- Дармограй В. Н., Петров В. К., Ухов Ю. И. Теоретическое и клиническое обоснование концептуальной модели механизма действия фитостероидов // Биохимия на рубеже XXI века: Межрег. сб. науч. тр. Рязань, 2000. С. 489—492.

- Добровольский Г. В., Шерemet Б. В., Афанасьева Т. В., Палачек Л. А. Почвы: Энциклопедия природы России. М., 1998.
- Ефименко Н. А., Давыдова Е., Казачек Н. Влияние сроков укоса на урожайность марального корня // Интенсификация кормопроизводства на северо-западе РСФСР. Л., 1986. С. 46—49.
- Зайдельман Ф. Р. Естественное и антропогенное переувлажнение почв. СПб., 1992.
- Зайнуллин В. Г., Мишуров В. П., Пунсгов В. В., Старобор Н. А., Башлыкова Л. А., Бабкина Н. Ю. Биологическая эффективность двух кормовых добавок, содержащих экдистеронды *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.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989.
- Ивановский А. А. Влияние Бионифузина на некоторые показатели иммунитета // Ветеринария. 2000. № 9. С. 43—46.
- 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.
- Иевлев Н. И. Маралий корень // Кормовые растения на торфяных почвах европейского Севера. Л., 1983. С. 79—87.
- Курсникова С. В., Табаленкова Г. Н. Продуктивность и химический состав *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjip, выращиваемого в Республике Коми // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 2. С. 14—23.
- Ларин Л. Г. Агрометеорологическое обоснование возделывания рапонтика сафлоровидного в нечерноземной зоне РСФСР: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1982.
- Машковский М. Д. Лекарственные средства. Ч. 1. М., 1993.
- Митрофанова С. М. Формирование урожая старовозрастных посевов рапонтика. Особенности питания и отдельные приемы возделывания рапонтика в условиях Московской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1980.
- 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.
- Некратова Н. А. Изучение ценокомплексов дикорастущих сырьевых растений как одна из задач ботанического ресурсосведения [на примере *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjip] // Раст. ресурсы. 1992. Т. 28, вып. 2. С. 1—13.
- Платунов А. А., Килеева Т. Ф. Продуктивность интенсивных кормовых культур на легких почвах в зависимости от способов их обработки и заделки органических удобрений // Совершенствование агротехники зерновых и кормовых культур. Пермь, 1988. С. 10—14.
- Положий А. В., Некратова Н. А. Рапонтикум сафлоровидный — *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjip // Биологические особенности растений, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 198—226.
- Полов В. В., Иванов В. И. Питательные и стимулирующие свойства рапонтика сафлоровидного // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования. Пушино, 1997. Т. 5. С. 897—898.
- Постников Б. А. Видовой состав и ресурсные запасы стерннсодержащего 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. 137—143.
- Постников Б. А. Маралий корень и основы введения его в культуру. Новосибирск, 1995.

- Природно-климатический очерк Котласского района Архангельской области. М., 1994.
- Пунегов В. В., Савинновская Н. С. Метод внутривидового стандарта для определения экидистероидов в растительном сырье и лекарственных формах с помощью ВЭЖХ // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 1. С. 97—102.
- Пчеленко Л. Д., Метелкина Л. Г., Володина С. О. Адаптационный эффект экидистероидсодержащей фракции *Serratula coronata* L. // Химия раст. сырья. 2002. № 1. С. 69—80.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Т. 7. Сем. *Asteraceae*. СПб., 1993.
- Регистр лекарственных средств России. М., 1993.
- Савинновская Н. С. Биологические особенности развития и продуктивность серпухи венечной и серпухи неколючей при интродукции // Нестрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: Об. науч. тр. Вып. 7. М., 2003. С. 154—161.
- Сейфулла Р. Д. Спортивная фармакология. М., 1999.
- Синицина В. Г. Продуктивность рапонтикума сафлоровидного в некоторых фитоценозах хр. Азатау // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988.
- Справочник по заготовкам лекарственных растений. Киев, 1989.
- Тимофеев Н. П. Устойчивость *Rhaponticum carthamoides* в агроценозах // Интродукция растений на европейском Северо-Востоке: Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 150. Сыктывкар, 1997.
- Тимофеев Н. П., Володин В. В., Фролов Ю. М. Распределение 20-гидроксиэкидизона в структуре биомассы надземной части *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Ijij // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 3. С. 63—69.
- Тимофеев Н. П. Исследования по экидистероидам: Использование в медицине, Интернет-ресурсы, источники и биологическая активность // Биомед. химия. 2004. Т. 50, прил. 1. С. 133—152.
- Тимофеев Н. П. Возраст и динамика плодности агропопуляций *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* (Asteraceae) на европейском Севере // Раст. ресурсы. 2005а. Т. 41, вып. 3. С. 1—12.
- Тихвинский С. Ф., Тючкалов Л. В. Перспективные кормовые культуры. Киров, 1989.
- Холопцева Н. П., Михкиев А. И. Введение в культуру маральего корня в Карелии. Петрозаводск, 1993.
- Чадин И. Ф., Колотова Н. А., Володин В. В. Распределение 20-гидроксиэкидизона в итеративных растениях *Serratula coronata* L. // Сиб. экол. журн. 2003. № 1. С. 49—53.
- Шуткин А. Т. Перспективные кормовые культуры на рекультивированных торфяниках // Науч. тр. Кировской лугоболотной опытной станции. Киров, 1993. С. 86—92.
- Kholodova Yu. D. Phytoecdysteroids: biological effects, application in agriculture and complementary medicine // Ukr. Biokhim. Zhurnal. 2001. N 73. P. 21—29.
- Lafont R., Dinan L. Practical uses for ecdysteroids in mammals including humans: an update // J. of Ins. Sci. 2003. Vol. 3, N 7. P. 1—30.
- Skiba A., Weglard Z. Accumulation of the biomass and some polyphenolic compounds in *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Ijij // Hortic. Land. Architecture. 1999. N 20. P. 19—25.

КХ «БИО»

Поступило 29 III 2005

г. Коржма Архангельской обл.

PRODUCTIVITY AND DYNAMICS
OF PHYTOECDYSTEROIDS CONTENT
IN *RHAPONTICUM CARTHAMOIDES* AND *SERRATULA CORONATA*
(*ASTERACEAE*) AGROPOPULATIONS IN THE EUROPEAN NORTH

N. P. Timofeev

SUMMARY

To optimize *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. cultivation in the European north of Russia as the sources of ecdysteroid-containing plant raw material, the investigation has been conducted. The 16-year study (1989—2005) involved 8 agropopulations, grown on 4 cultivated soil types of the natural zone (loamy sand, sand, peat and loam), occupying an area of 1—3 ha each. As the result of the investigation the following was determined: species-specific and biological peculiarities of the above- and underground plants organs phytomass accumulation; phytomass formation potential in dependence on the individuals age in ontogenesis, agrocenosis density and soil water and air conditions; productive longevity value and the studied species agropopulations productivity. Ecdysteroids content in vegetative and reproductive shoots for ontogenesis age stages was also defined.

Раст. ресурсы, вып. 2, 2006

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ,
ПРОДУКТИВНОСТЬ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ
CHELIDONIUM MAJUS (*PAPAVERACEAE*)
В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© А. С. Кашин, М. В. Машурчак, Н. Х. Еналеева,
М. В. Свиринова, Н. В. Машурчак

Общеизвестно, что экологические условия существенно влияют как на рост и развитие растений, так и на процессы синтеза и накопления биологически активных соединений. Изучение характера воздействия внешних факторов особенно актуально для официальных лекарственных растений, так как эксплуатируются их естественные ресурсы. К таким видам принадлежит чистотел большой *Chelidonium majus* L., надземные части которого используются в научной медицине в качестве анальгезирующего, антихолинэстеразного, дерматопротективного, иммунодепрессивного, противовоспалительного, противотуберкулезного, седативного и спазмолитического средства (Дикорастущие..., 2001). Активным компонентом чистотела большого является набор алкалоидов, количественный и качественный состав которых существенно зависит от условий произрастания (Собиорова, 1991) и времени вегетации растений (Булатов и др., 1990).

C. majus широко распространен в Саратовской обл. (Забалуев, 2000). По территории области проходит юго-восточная граница его ареала в европейской части России (Атлас..., 1983).