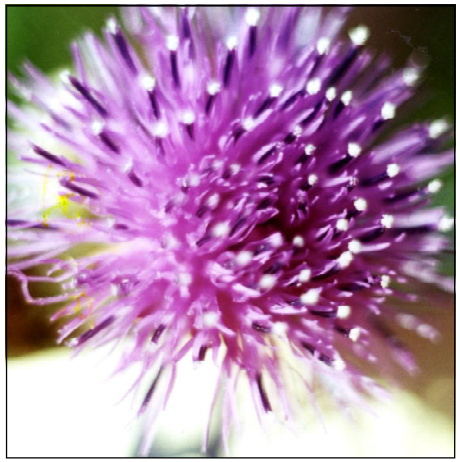
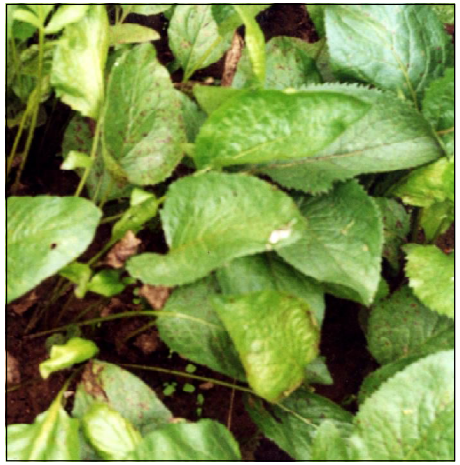




Серпуха венценосная – травянистое растение природной флоры, относится к роду *Serratula* L. сем. *Asteraceae.* Род насчитывает около 70 видов, распространенных в Евразии (из них около 30 видов – на территории бывшего СССР) и Северной Африки. Серпуха венценосная встречается в Средней Европе, на юго-западе европейской части России, Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии, Монголии и Японии. Имеет обширный ареал и широкую эколого-фитоценотическую амплитуду произрастания, приурочена к лесной и степной зонам, произрастает в широколиственных и мелколиственных лесах, на лесных полянах и опушках, среди степных кустарников, в островных лесах, по горным склонам, на заливных, пойменных, солончаковых лугах и осоковых болотах и других местообитаниях. В результате ресурсоведческих поисков ученых в последние десятилетия привлечена в культуру. Интродукция и многолетнее изучение в культуре проводились в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН с привлечением природных популяций Томской области, Горного Алтая, Алтайского края.

Эксперименты по выращиванию, изучению биологических, биохимических, хозяйственно ценных признаков позволяют характеризовать серпуху венценосную в значительной степени как полезное кормовое и лекарственное растение. Урожайность зеленой массы растения – 40-50 т/га. Особую значимость серпухе венценосной придает высокое содержание фитоэкдистероидов (до 1.14 %), обладающих адаптогенным, антигипоксическим, гастропротективным и кардиопротективным воздействием на организм человека. Созданные на основе сырья надземной массы серпухи венценосной опытные кормовые добавки «Метаверон» и «Экдизон» проявляют свойства стимуляторов биосинтеза белка в организме цыплят-бройлеров, улучшают их иммунный статус, отмечен и некоторый эстрогенный эффект.

В условиях Республики Коми серпуха венценосная перспективна для возделывания как многолетнее высокоурожайное растение – на корм и сырье для лекарственных препаратов и БАДов. Разработаны технология выращивания и использования растения.

ИНТРОДУКЦИЯ *SERRATULA CORONATA* L. НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр

ИНТРОДУКЦИЯ *SERRATULA CORONATA* L. НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр
Институт биологии

ИНТРОДУКЦИЯ *SERRATULA CORONATA* L. НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Сыктывкар 2008

УДК 582.998:631.529(470.1) 055(02)7

ИНТРОДУКЦИЯ *SERRATULA CORONATA* L. НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ / В.П. Мишуров, В.Г. Зайнуллин, Г.А. Рубан, Н.С. Савиновская, В.В. Пунегов, Л.А. Башлыкова. – Сыктывкар, 2008. – 192 с. – (Коми научный центр УрО РАН).

Библ. 320 назв., табл. 52, рис. 28, ил. 12.

Монография посвящена изучению интродуцированного лекарственного растения серпухи венценосной на европейском Северо-Востоке. Она является итогом многолетних интродукционных исследований биологических особенностей, устойчивости и продуктивности вида. Рассматриваются адаптивные возможности данного вида при переносе его из мест естественного произрастания в культуру, освещаются особенности онтогенеза, приводятся результаты изучения роста и развития, цветения и способов опыления, семенной продуктивности и качества семян. Представлены данные по урожайности, биохимическому составу лекарственного сырья серпухи венценосной и исследования биологической эффективности и токсичности экдизонсодержащих препаратов, выделенных из растения. Описаны приемы выращивания.

Работа представляет интерес для биологов, занимающихся интродукцией растений, а также специалистов сельского хозяйства и медицины.

Ответственные редакторы
д.м.н. Л.И. Глушкова, к.б.н. К.С. Зайнуллина

Рецензенты
д.б.н., профессор К.С. Бобкова
к.б.н., доцент Т.В. Новаковская
к.б.н., с.н.с. В.С. Матюков

ISBN 978-5-89606-369-8

© В.П. Мишуров, В.Г. Зайнуллин, Г.А. Рубан и др., 2008
© Р.А. Микушев, графический дизайн, 2008
© Коми научный центр УрО РАН, 2008

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 5

Часть I. Биологические особенности роста и развития серпухи венценосной (*Serratula coronata* L.) при интродукции в культуре 7

Глава 1. Биоразнообразие и интродукция растений 7

Глава 2. Биохимическая характеристика и использование серпухи венценосной (*Serratula coronata L.*) в России 11

Глава 3. Место, условия и методы исследований 16

3.1. Климатические условия 16

3.2. Исходный материал, место и методика исследований 20

Глава 4. Ботанико-ценотическая характеристика *Serratula coronata* L. 22

4.1. Ценотическая оценка серпухи венценосной в местах естественного произрастания 22

4.2. Морфологическая характеристика растений 25

Глава 5. Некоторые аспекты внутривидовой изменчивости *Serratula coronata* L. при интродукции на европейском Северо-Востоке 29

5.1. Эндогенная изменчивость 31

5.2. Индивидуальная изменчивость 32

Глава 6. Онтогенез *Serratula coronata* L. в условиях культуры 35

Глава 7. Рост и развитие *Serratula coronata* L. при интродукции на Севере 46

7.1. Рост и развитие растений 46

7.2. Урожайность надземной массы 53

7.3. Биология цветения 60

7.4. Семенная продуктивность 65

7.5. Биологические особенности семян 71

Глава 8. Приемы выращивания *Serratula coronata* L. 78

8.1. Выбор участка 78

8.2. Подготовка семян к посеву 79

8.3. Создание оптимальных агроценозов 80

8.4. Уход за растениями 83

Глава 9. Содержание фитоэкдистероидов
в надземной массе *Serratula coronata* L.
при интродукции на Севере 84
Глава 10. Научные основы технологии
комплексной переработки надземной массы
Serratula coronata L. для получения кормовых добавок
и субстанций фармацевтических препаратов,
содержащих экдистероиды 93

Часть II. Биологическая эффективность препаратов,
выделенных из серпухи венценосной
(*Serratula coronata* L.) 102
Глава 11. Действие стероидных гормонов
на клетку и организм 103
11.1. Роль стероидных гормонов
в регуляции активности генома клетки 104
11.2. Действие экдистероидов на млекопитающих ... 113
11.3. Применение кормовых добавок
в промышленности 120
Глава 12. Методы генотоксического исследования
биологически активных веществ 124
Глава 13. Оценка биологической эффективности
кормовых экдизонсодержащих препаратов 129
13.1. Биологическая эффективность «Метаверона»
и «Экдистерона-80» при введении в рацион
сельскохозяйственных животных 129
13.2. Воздействие пищевых добавок
на динамику состояния клеток крови у цыплят..... 133
Глава 14. Биологическая эффективность «Метаверона»
и «Экдистерона-80» в экспериментах
с лабораторными животными 140
14.1. Биологическая активность препаратов
при пролонгированном воздействии 141
14.2. Эффекты метаверона и экдизона
в эквивалентных концентрациях 147
14.3. Биологическая активность препаратов
при внутрибрюшинном введении 155

Заключение 168

Литература 171

ВВЕДЕНИЕ

Обогащение ассортимента культурных растений является одной из актуальных задач биологической и агрономической науки. Еще в 1931 г. академик Н.И. Вавилов отмечал, что показателями степени культуры земледелия являются не только высокая продуктивность отдельных культур, но и богатство разнообразия возделываемых растений, способных наиболее полно удовлетворить потребности населения и запросы различных организаций, промышленности, медицины, сельского хозяйства и других отраслей хозяйственной деятельности.

Человечество располагает огромными растительными ресурсами, но использует их очень ограниченно. Из более чем 300 тыс. видов покрытосеменных растений в растениеводческую деятельность вовлечено всего лишь 2500-2600 видов. Из этого числа только около 1500 видов используются в культуре. Набор полезных растений не может оставаться постоянным, и он сильно зависит от уровня развития экономики, науки и техники.

В сохранении генофонда природных видов и обогащении ассортимента культурной флоры ведущая роль принадлежит одному из разделов ботаники – интродукции растений. В Республике Коми целенаправленная работа по интродукции полезных растений начата в конце 30-х гг. прошлого столетия. В результате проведенных интродукционных работ были созданы коллекционные участки растений различного хозяйственного назначения. В настоящее время коллекционный фонд живых растений составляет 2250 видов, разновидностей, сортов и форм. Ботанические сады Российской академии наук, в их числе и ботанический сад Института биологии Коми НЦ УрО РАН, осуществляют изучение количественного состава видового потенциала, локализацию в ареале, привлекают виды в культуру с учетом зональных особенностей, выявляют закономерности изменчивости морфологических, физиологических, биохимических и других свойств в процессе интродукции, разрабатывают научные основы введения растений естественной флоры в культуру.

Распад СССР привел к значительному сокращению площадей под возделываемыми лекарственными и эфиромасличными растениями. По имеющейся информации (Быков и др., 2006а) переста-

ли функционировать заготовительные организации, приостановлено не только бюджетное, но и хоздоговорное финансирование данного направления деятельности. Все это сказалось на снижении объемов заготовок лекарственного сырья. Заготовки из естественной природы в 1990 г. составили 39500, а в 2000 г. всего лишь 12000 т. Недостаток сырья компенсируется в основном за счет импортных поставок (Быков и др., 2006б).

В последние годы заслуживает большого внимания интродукция на Север серпухи венценосной (*Serratula coronata* L.). Она ценится как лекарственное и медоносное растение. В биомассе серпухи венценосной обнаружены активные соединения – экдистероиды, которые могут использоваться в медицине и зоотехнии. Фитоэкдистероиды, которые были обнаружены еще в 60-х гг. прошлого столетия (Экдистероиды..., 1993; Володин и др., 2007), обладают свойствами биологически активных веществ, существенно изменяя функциональную активность животных организмов (Ахрем, Ковганко, 1989; Фитоэкдистероиды, 1998). Эти свойства серпухи венценосной и послужили основанием начать интродукционные исследования по введению этого растения в культуру.

В монографии впервые приводятся результаты исследований роста и развития серпухи венценосной в онтогенезе растения, влияния метеоусловий сезонов на особенности и долголетие генеративного периода, а также изменчивости морфологических показателей серпухи венценосной в культуре на Севере в сравнении с аналогичными показателями в местах ее естественного произрастания. Оцениваются продуктивность надземной массы и степень репродукции вида. Приводятся сведения биохимических исследований, основой которых является определение динамики содержания фитоэкдистероидов в надземной массе при интродукции. Отдельно рассматриваются вопросы, связанные с оценкой биологической эффективности препаратов, получаемых из растительного сырья серпухи венценосной. В работе содержится большой экспериментальный материал, который позволяет составить цельное представление о новом вводимом в культуру виде.

Авторы искренне признательны коллективу отдела Ботанический сад Института биологии Коми НЦ УрО РАН за участие в создании и поддержании коллекций живых растений, закладке полевых опытов, сборе и камеральной обработке полученных данных, а также за помощь в оформлении работы.

Часть I.
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ СЕРПУХИ ВЕНЦЕНОСНОЙ (*SERRATULA CORONATA* L.) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В КУЛЬТУРЕ

Глава 1. БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ

Присоединение многих стран мира, в том числе и России, к Конвенции о биологическом разнообразии (КБР) свидетельствует о том, что необходимость решения этой проблемы осознана мировым сообществом. К началу 2000 г. число стран, подписавших конвенцию, достигло 176 (Глобальная стратегия..., 2003). Повсеместное сокращение растительных ресурсов и ухудшающееся состояние природных экосистем при возрастающей антропогенной нагрузке требуют новых правил экологического контроля эксплуатации и охраны популяций растений.

Несмотря на то, что многими странами мира ведется определенная работа по улучшению экологической обстановки на планете, трудно избежать эрозии генофонда растений естественной флоры. Поэтому нужны разные пути сохранения всего богатства растительного мира. Здесь, несомненно, большую роль играют резерваты (заповедники, заказники, парки и т.д.), созданные в различных климатических зонах планеты, а также ботанические сады и другие научно-исследовательские учреждения, занимающиеся изучением биологии видов местной флоры и завезенных извне и разработкой методов их сохранения и использования.

Согласно КБР, принятой в июле 1992 г. на специальной конференции Генеральной Ассамблеи ООН в Рио-де-Жанейро, «биоразнообразие» означает «вариабельность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, подземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя

разнообразие вида, между видами и разнообразие экосистем» (Лобин и др., 2001). Следовательно, познание биологического разнообразия осуществляется на уровне видовых и внутривидовых корреляционных отношений, и на основе этого разрабатываются комплексные системы по охране его в естественных местах обитания.

Уместно отметить, что некоторые ботанические сады, в связи с принятием различных стратегий по биологическому разнообразию, стали избегать в своих исследованиях интродукционной направленности.

В последние годы в научной литературе активно обсуждаются смысловые понятия и термины, используемые в интродукции растений (Скворцов, 1996, 2005; Мишуров, 1984, 1993; Коровин, Кузьмин, 1997, 2000, 2004). Здесь мы остановимся только на двух смысловых понятиях – «интродукция» и «акклиматизация». В отечественную растениеводческую науку термин «интродукция» вошел в 1930-х гг., заменив собой выражение «введение в культуру». В эти годы под руководством академика Н.И. Вавилова Всесоюзный институт растениеводства развернул большую работу по освоению растительных богатств, сбору их в природе, и термин «интродукция» в этом направлении исследований получил широкое распространение. Однако, несмотря на колоссальную работу, проведенную Н.И. Вавиловым в области сбора растительного материала, мы не встречали в его трудах исчерпывающего смыслового понятия этого термина. В некоторых случаях ученый рассматривал интродукцию как «начальный момент», только как сбор исходных растений, за которым должно идти «углубленное исследование собранного материала всеми доступными методами» (Вавилов, 1965). Основой учения об интродукции он считал, прежде всего, конкретное знание исходного материала и его географической локализации. Но нетрудно заметить, что в термин «интродукция растений» Н.И. Вавилов вкладывал и самый широкий смысл – от разработки общей теории интродукции растений до приемов, способствующих быстрейшему использованию этих растений в различных отраслях хозяйства. Так, в труде «Проблема новых культур» под «введением растений в культуру» он понимал обширную «сеть мероприятий», связанных с переделкой их природы для поднятия продуктивности и всемерного практического использования в практике сельского хозяйства.

Литература по критическому осмысливанию понятия «интродукция растений» довольно обширна. С.Е. Коровин и З.Е. Кузьмин (1997) проанализировали значительный объем научной литературы по современному состоянию понятий и терминов среди ботаников и на основании этого предложили под интродукцией растений понимать «выращивание в целях введения в культуру растений природной и культурной флор в районах, лежащих за пределами их географического, экологического или культигенного ареалов, т.е. в районах, где в настоящее время они произрастают». По их мнению, такая формулировка полнее отражает экологию и географию проблемы.

На наш взгляд, смысловое понятие термина «интродукция растений» должно строиться на трех главных составляющих, без которых интродукция не может быть фундаментальной наукой:

1. Проблема привлечения исходного материала в интродукцию. Сюда должны входить такие основополагающие вопросы, как разработка теоретических основ поиска и методов привлечения исходного материала; познание видового потенциала, его локализация в местах естественного произрастания и взаимоотношения в пределах ареала; создание интродукционного фонда полезных растений;

2. Познание закономерностей адаптации растительных организмов при их переносе в другие условия среды. История становления термина «акклиматизация» довольно подробно освещена исследователями, занимающимися интродукцией растений и вкладывающими в этот термин самые различные смысловые понятия. М.В. Бессчетнова (1971) и А.А. Жученко (1980) рассматривают адаптацию растений с позиций генетики как процесс возникновения новых признаков, выгодных для растений в конкретных условиях среды; акклиматизация же – частный случай адаптации, а именно – приспособление растений к климату. По мнению А.А. Жученко (1980), «адаптацию» не следует смешивать с термином «адаптивность». Так, критерии «адаптивности» для естественных популяций и культурных растений могут быть разными: для первых – способность к выживанию в борьбе за существование, а для вторых – давать высокие, стабильные и высококачественные урожаи.

Разработка основ адаптации живых организмов остается одной из не разрешенных проблем в биологии. Хотя теоретические аспекты адаптации рассматривались многими исследо-

вателями, однако единого понимания этого явления до сих пор нет, как пока нет не только рациональной классификации адаптации, но и перечня или единой номенклатуры многочисленных обозначений (Завадский, Жердев, 1971). Наиболее сложным вопросом в теории адаптации является объяснение механизма приспособления растения к новым условиям произрастания. Б.А. Рубин (1957) видел в основе общей приспособленности к условиям существования адаптацию процессов обмена веществ.

На изменение внешних условий растения отвечают прежде всего коррекцией своих функций или физиолого-биохимических процессов, в то время как морфолого-анатомическая структура растений является менее пластичной (Коновалов, 1969).

И.И. Шмальгаузен (1946) и И.П. Павлов (1951) тоже придавали большое значение малым физиологическим мутациям в жизненной стойкости организма. По И.П. Павлову (1951): «Жизнь организма – это вечное приспособление к условиям среды. Реакция организма на изменившиеся условия среды прежде всего проявляется в изменении физиолого-биохимических процессов». Он считал, что вся жизнь (от простейших до сложных организмов) является длинным рядом «всеусложняющихся до высочайшей степени уравновешиваний внешней среды».

Если обратиться к интродукции растений, то надо постоянно иметь в виду, что при переносе в другие условия в результате целенаправленной работы человека адаптивные возможности растения реализуются быстрее, охватывая различные уровни регулируемых систем – клеточный, органный и организменный.

Познание механизма адаптации на всех уровнях и есть одна из важнейших задач в интродукции. В нашем понимании, оценка поведения интродуцентов по лимитирующим факторам, в целом или по отдельным жизненным циклам самого растения, есть не что иное, как оценка степени адаптации растения (акклиматизации) к новым для него условиям существования.

В задачу исследований должно входить изучение изменчивости растений в новых местах произрастания, экологической толерантности и адаптивных возможностей растений. В изучение вовлекается как можно большее число видов, форм растений с тем, чтобы дать полную оценку видовому потенциалу для использования его в интродукции;

3. В нашем понимании, интродукция растений занимается изучением методов переноса полезных растений из одних условий произрастания в другие, познанием закономерностей адаптации растительных организмов. В понятие «интродукция растений» должна войти и конечная цель – разработка методов освоения и использования полезных растений в различных отраслях производства.

Эти постулаты служат основой фундаментальных и практических исследований в интродукции растений.

Мы предлагали ранее (Мишуров, 1986, 1993, 1994) подразделить интродукцию растений на общую и прикладную (частную). В задачу общей интродукции должны войти вопросы теоретического характера, а в прикладной – освоение полезных растений в различных отраслях хозяйства. Здесь интродукционная работа проводится с определенными формами и образцами вида.

До настоящего времени не выработано единого мнения относительно выбора основных критериев оценки успешности введения в культуру и сохранения биоразнообразия видов растений. Стоит согласиться с С.Е. Коровиным и З.Е. Кузьминым (1997), что в период становления и развития интродукции как науки необходимо «совершенствование интродукционной терминологии как необходимого условия обоснованной ориентации исследователя в сложных явлениях, лежащих в основе адаптационных процессов и всей интродукции в целом».

Вместе с этим, не углубляясь в обзор существующих методов оценки успешности акклиматизации растений, отметим, что большинство из них, в той или иной мере, отражает отношение интродуцентов к изменившимся условиям произрастания, а поэтому может широко использоваться в работе по интродукции растений и будет способствовать развитию интродукционной науки.

Глава 2. БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СЕРПУХИ ВЕНЦЕНОСНОЙ (*SERRATULA CORONATA* L.) В РОССИИ

Виды семейства астровых (Asteraceae), в частности род Серпуха (Serratula L.), являются перспективными для использования в медицине в связи с обнаружением в них биологически

активных веществ – фитоэкдистероидов (ФЭС). В настоящее время показано применение этих веществ в составе лекарственных препаратов адаптогенного, кардиотропного, противоязвенного, ранозаживляющего действия (Абубакиров, 1981; Краснов и др., 1987; Slama, Lafont, 1995). Имеются данные об ингибирующем действии экдизона на клетки саркомы и другие виды раковых опухолей (Ахрем и др., 1973; Амосова, Харина, 1989; Амосова и др., 1991). Их рассматривают как источник для получения принципиально новых инсектицидов гормонального действия, безопасных для окружающей среды, не токсичных по отношению к теплокровным животным и человеку (Ахрем и др., 1973; Холодова, 1979). Экдистероиды могут успешно использоваться в животноводстве, как средства, увеличивающие массу животных крупного рогатого скота (Холодова, 1979; Абубакиров, 1981), стимулирующие их воспроизводительные функции (Василенко, Рубцова, 1996; Василенко и др., 1999).

В природной флоре Республики Коми виды рода Серпуха отсутствуют. Сведения о введении в культуру серпухи венценосной в условиях среднетаежной подзоны России носят фрагментарный характер. В этой связи интродукция видов серпухи в Республике Коми и изучение их биологических особенностей являются актуальными.

Интерес к растениям рода Серпуха, как к источнику биологически активных веществ, возник давно. Известно, что настойку из надземной массы серпухи венценосной применяли в народной медицине для полоскания горла при ангине и воспалительных процессах различной этиологии, а также при нервных, сердечных и желудочных заболеваниях и желтухе (Верещагин и др., 1959; Крылов, 1972; Махлаюк, 1991). Отвар использовали при грыже, для лечения опухолей (Телятьев, 1985). Растения данного рода в ранней фазе развития являются витаминосодержащими, медоносными и кормовыми (Новосельская, 1976; Ганиев, 1980, 1987; Абубакиров, 1981; Ревина и др., 1986; Саад, 1993).

Обнаружение фитоэкдистероидов (ФЭС), основного действующего начала лекарственных растений рода Серпуха, благодаря фитохимическим исследованиям, проведенным в нашей стране и зарубежом, относится к 1970-1990 гг. (Новосельская и др., 1981; Холодова, 1987; Харина, 1990; Экдистероиды растений..., 1993). Известно, что ФЭС обладают активностью гормонов линьки членистоногих, причем многие минорные фракции

проявляют более высокую гормональную активность, чем истинные гормоны линьки – экдизон и 20-гидроксиэкдизон (Васильева, Пасешниченко, 1999; Bergamasco, Horn, 1983; Ахрем, Ковганко, 1990). Содержание ФЭС в перерасчете на сухую массу соцветий, корней, листьев, коры и семян растений может достигать 1×10^{-4} – 1 и даже 3 %, что на несколько порядков превышает их содержание у зоопродуцентов – до 10^{-7}-10^{-5} % (Холодова, 1987; Лафонт, 1996).

Из надземной части серпухи венценосной был выделен ряд ФЭС: 20-гидроксиэкдизон, экдизон, витикостерон Е (Новосельская и др., 1981), полиподин В, интегристерон А, птеростерон, 20, 22 – моноацетонид 20Е, 2, 3, 20, 22 – диацетонид 20Е (Kholodova et al., 1985), 25S – инокостерон, макистерон А (Шишкина и др., 1996; Володин и др., 1998), аюгостерон С, макистерон С, дакрихайнанстерон (Алексеева, 1999; Володин, 1999). В надземной части растений также содержатся апиин (Шретер, 1975), фенольные соединения – флавоноиды (рутин, кверцетин, лютеолин), дубильные вещества, антоцианы, кумарины, эфирное масло, сесквитерпеновые лактоны, каратиноиды (Дощинская и др., 1984), терпеноиды (Bohlmann et al., 1967), аскорбиновая кислота (Панкова, 1949; Дощинская и др., 1988; Степанюк, Харина, 1989), каучук (Ильин, 1953), метиловые эфиры линолевой, линоленовой, пальмитиновой кислот (Bohlmann, Czerson, 1976). В стеблях – следы алкалоидов (Баньковский и др., 1947). В подземных органах серпухи венценосной обнаружены полиацетиленовые соединения, флавоноиды, в том числе 3-метиловый эфир кемпферола (Bohlmann et al., 1967).

Согласно одной из наиболее распространенных точек зрения, ФЭС являются аллелохимическими токсинами и антифидантами для неадаптированных видов беспозвоночных (Дайнан, 1998; Чадин, 2001; Bergamasco, Horn, 1980). Такой взгляд на роль ФЭС соответствует общей концепции о роли продуктов вторичного метаболизма как защитных факторов, которые рассматриваются как часть многокомпонентной химической защитной стратегии, выработанной в процессе коэволюции растений и растительноядных беспозвоночных (Харборн, 1985). Однако нельзя исключать и их участия в процессах роста и развития растений, так как у многих видов установлена флуктуация содержания ФЭС по органам в зависимости от фазы развития и возраста (Ануфриева и др., 1998; Лафонт, 1998).

У ФЭС выявлена разнообразная физиологическая активность в опытах in vitro и in vivo (Koolman, 1990). Обозначилось направление исследований использования их как источник получения принципиально новых инсектицидов гормонального действия, безопасных для окружающей среды, не токсичных по отношению к теплокровным животным. Так, по данным Р.А. Ашрафова и В.Н. Сырова (1979), при введении экдистерона в желудок белым мышам в дозах до 5000 мг/кг экспериментальные животные не погибают. В то же время в случае использования высоких концентраций экзогенных ФЭС отмечаются развитие аномальных форм и гибель насекомых вследствие несбалансированного ускорения процессов образования кутикулы (Ахрем и др., 1973; Холодова, 1979). Напротив, малые концентрации способствуют увеличению плодовитости насекомых, выращенных на искусственных питательных средах, и в некоторых случаях повышают их жизнеспособность (Холодова, 1979; Боровикова, 2000). Выращивание личинок насекомых на экдистеронсодержащей диете позволяет проследить за эффектом действия ФЭС и в дальнейшем оценить их влияние на выживаемость, изменения в процессах линьки, окуколивания и плодовитость (Slama, Lafont, 1995; Mondy et al., 1997; Дайнан, 1998). Влияние ФЭС на циклы развития паразитических организмов открывает возможность их применения в химиотерапии против паразитов человека и животных, особенно тех из них, которые имеют сложный цикл развития в макроорганизме (например, возбудитель малярии) (Ахрем и др., 1973).

Следует отметить, что из-за высокого содержания веществ фенольной структуры в надземной массе серпухи венценосной становится проблематичным ее использование в виде травяной муки для производства премиксов. Более совершенной является созданная в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН кормовая добавка «Метаверон». В ней массовая доля ФЭС достигает 6.2 %, в ее состав входят также аминокислоты, сахара, флавоноиды, соли органических кислот (Патент № 2138509; Пунегов и др., 2001). По результатам биологических и производственных испытаний «Метаверон» проявляет свойства стимулятора биосинтеза белка в организме цыплят и кроликов, улучшает иммунный статус при суточных дозировках от 0.1 до 10.0 мг/кг живой массы птицы.

Но дополнительные исследования показали, что использование «Метаверона» и «Экдизона» в качестве пищевой добавки

требует тщательной экспериментальной проверки. Биологическая эффективность этих двух кормовых добавок была изучена на самцах мышей одного возраста. Отмечено изменение репродуктивных показателей у мышей в зависимости от дозы и продолжительности кормления. Наблюдалось снижение фертильности самцов мышей после их кормления в течение 45 дней «экдизоном», что может свидетельствовать об эстрогенной активности указанной кормовой добавки (Зайнуллин и др., 2003).

Премиксы, полученные из растительного сырья, содержащего ФЭС, оказывают стимулирующее действие на репродуктивную функцию крупного рогатого скота (Патент 2028806, Патент 2099963), позволяют существенно увеличить суточные привесы животных (Патент 2054267; Василенко, Рубцова, 1996; Василенко и др., 1999). Некоторые ФЭС проявляют заметное эстрогенное действие на неполовозрелых крыс (Сыров, Курмуков, 1975) и не оказывают андрогенного (Сыров, Курмуков, 1976).

У млекопитающих и человека ФЭС вызывают увеличение биосинтеза белка и гликогена в печени, сердце и мышцах (Сыров и др., 1975; Сыров, 1979; Абубакиров, 1981; Маматханов и др., 1993), оказывают гепатопротекторное (Ташмухамедова и др., 1986; Ахрем, Ковганко, 1990; Чабанный и др., 1994), гипогликемическое (Краснов и др., 1987; Плотников и др., 1998), иммуномодулирующее (Фомовская и др., 1992; Азизов и др., 1997), ранозаживляющее (Horchberg et al., 1991; Detmar et al., 1994) и антирадикальное действие (Степанюк, Харина, 1989; Осинская и др., 1992; Шишкина и др., 1996), обладают антимикробной и антибиотической активностью (Степанов, 1973; Ширшова и др., 1999; Володин и др., 1999).

Известно, что корневища рапонтикума *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, содержащие ФЭС, издавна применяют в традиционной восточной медицине. В современной медицине также используются галеновые препараты из корневищ рапонтикума, на основе индивидуальных экдистероидов разработан и находит применение в медицинской практике тонизирующий препарат «Экдистен» (Куракина, Булаев, 1990; Генкина, 1993). На европейском Северо-Востоке России рапонтикум сафлоровидный (маралий корень) интродуцирован (Новые перспективные..., 1963; Тимофеев, 2001) и культивируется как кормовое и лекарственное растение. Однако относительно низкое содержание экдистерона, трудоемкость культивирования и перера-

ботки корневищ рапонтикума требуют как совершенствования технологии выращивания и переработки этого сырья, так и поиска новых перспективных источников ФЭС. Сырье серпухи венценосной на порядок выше по содержанию ФЭС и с технологической точки зрения для промышленной переработки является более предпочтительным, в связи с тем, что накопление ФЭС в растениях происходит в надземной массе.

Обобщая литературную информацию об интродукции серпухи венценосной в России, следует отметить, что она изучалась в Сибири в местах естественного произрастания и культуре (Харина, 1988, 1990; Харина, Швыдкая, 1993). Изучены вопросы онтогенеза, семенной продуктивности, содержания биологически активных веществ в биомассе растений.

Освещены некоторые вопросы биологии роста и развития серпухи венценосной в условиях среднетаежной зоны Республики Коми, причем основное внимание было уделено агротехнике, урожайности надземной массы в зависимости от сроков и кратности отчуждения (Мишуров, Портнягина, 1999). Исследованы компонентный состав ФЭС серпухи венценосной (Новосельская и др., 1981; Ревина и др., 1986; Володин и др., 1998; Алексеева, 1999), сезонная динамика ФЭС в зависимости от фазы развития и органа растения (Ревина и др., 1986; Володин, 1999). Разработаны методы выделения и концентрирования ФЭС (Выделение и анализ..., 1987; Пунегов и др., 1997; Алексеева, 1999; Володин, 1999).

Однако для условий среднетаежной подзоны отсутствует информация о внутривидовой изменчивости серпухи венценосной, не рассмотрены вопросы биологии цветения, семенной продуктивности растений, биологии семян в условиях интродукции. Не изучены онтогенез вида в условиях культуры и содержание ФЭС в надземной массе растений в зависимости от возраста. Поэтому обобщение результатов интродукции *S. coronata* в среднетаежной зоне РК является необходимым, что важно для создания высокопродуктивных сортов.

Глава 3. МЕСТО, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Климатические условия

Республика Коми расположена на Северо-Востоке европейской части России и граничит на северо-западе и севере с Ар-

хангельской областью, на юге – с Кировской и Пермской, на востоке – с Тюменской областями. Общая территория составляет 440 тыс. км^2, ее протяженность с юга на север – больше одной тысячи километров.

Климат Республики Коми довольно суровый. Средняя годовая температура колеблется в пределах от 1° на юге и до – 6 °С на крайнем северо-востоке, а продолжительность теплого периода с среднесуточной температурой выше 10° составляет от двух до трех месяцев. Значительная протяженность территории с севера на юг приводит к разнообразию в ней климатических условий. В северную часть республики входит зона тундры, где безморозный период длится 80-85 дней, а период со среднесуточной температурой в 10° колеблется от 75 до 60 дней, однако в течение этого времени бывают температуры от 5 до 10° и даже нередки заморозки. Остальная территория входит в зону тайги, несколько умеренную по температурным показателям.

Уровень температуры воздуха в целом по республике в течение лета остается невысоким и уже в августе наблюдается ее снижение. В середине месяца среднесуточные температуры на северо-востоке снижаются до 10°, на юге до 14°. На протяжении лета временами отмечаются понижения температуры. Многолетние средние минимальные температуры воздуха в июле на юге республики близки к 5°. В конце августа–начале сентября появляются первые заморозки – начинается осень. Она характеризуется прохладной и пасмурной погодой. Переход температуры воздуха через 0° на юго-западе наступает 15 октября. Примерно к этому периоду относится и образование первого снежного покрова. Полное прекращение вегетации фиксируется в последних числах сентября–начале октября.

Помимо теплового режима и продолжительности вегетационного периода, в весенне-летнее и осеннее время не менее важна и влагообеспеченность растений в течение их роста. К началу вегетационного периода влажность почвы довольно высокая. При сходе снежного покрова (апрель-май) температура воздуха бывает низкая, и поэтому почва не может так быстро просохнуть. Относительная влажность воздуха во все месяцы года на территории Республики Коми высокая, что способствует меньшему испарению влаги почвы. В южной части за год выпадает 500-610 мм осадков, в центральной – 480-500 и на севере всего лишь 370-450 мм. Около 75 % годовой суммы осадков приходится на апрель-октябрь. Летом наибольшее количе-

ство осадков падает на июль-август (Агроклиматические..., 1973; Атлас по климату..., 1997).

Характерным для Севера является длинный световой день в вегетационный период. В северной зоне продолжительность светового дня в среднем в мае-июне составляет 23, в центральной – 20 и южной – 19 ч. Особенно большая разница в световом дне между севером и югом республики наблюдается в июне-начале июля (Агроклиматические..., 1973). Продолжительность светового дня, несомненно, влияет на рост и развитие растений и интродуцентов – в особенности.

Район проведения исследований – окрестности г. Сыктывкар (62° с.ш., 50° в.д.) – находится в подзоне средней тайги. Климат континентальный, зима сравнительно суровая, лето короткое и прохладное. Продолжительность вегетационного периода составляет в среднем 150 дней. По многолетним данным сумма температур выше +10 °С за летний период достигает 1350-1500°, сумма осадков за год – около 600 мм, из них 400 мм приходится на теплое время года (Климат Сыктывкара, 1986).

К 1998 г. были созданы разновозрастные плантации серпухи венценосной. Пройден определенный этап адаптации и оценки перспективности интродуцента. Это дало возможность за 1998-2000 гг. провести более детальное изучение биологических и хозяйственно-ценных показателей растения.

Сложившиеся погодные условия за вегетационные периоды 1998-2000 гг. представлены в табл. 1. Метеоданные свидетельствуют о том, что по температурным характеристикам самым теплым месяцем этого периода был июль, а наибольшее количество осадков выпадало в августе. Самым благоприятным для роста и развития растений оказался вегетационный период 1998 г. В этот год в летние месяцы преобладала теплая, с кратковременными дождями погода, сумма эффективных температур составила 1368 °С, количество осадков достигло 363 мм. Следующий (1999) год отличался прохладным летом (сумма эффективных температур – 1148°) со значительным недобором осадков (312 мм). Вегетационный период 2000 г. оказался самым теплым (сумма эффективных температур – 1461 °С) и засушливым (количество осадков – 284 мм) за годы изучения.

Таблица 1

Характеристика метеорологических условий по декадам каждого месяца вегетационного периода (1998-2000 гг.)

Год	Параметры	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь		
		Декады			Декады			Декады			Декады			Декады			Декады		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1998	Средняя температура	–0.6	3.5	8.0	12.4	12.9	21.7	19.0	15.1	18.2	13.8	15.0	9.9	11.8	7.6	5.3	11.8	2.7	1.1
1999	воздуха по декадам	5.3	6.5	13.7	12.6	23.0	13.4	17.2	20.8	19.6	17.6	11.0	13.3	6.4	10.9	2.3	–0.3	3.5	2.6
2000		2.2	6.1	16.3	13.8	13.3	21.9	17.3	23.4	20.4	12.9	12.5	11.9	11.9	7.2	4.3	5.0	2.3	2.0
1998	Средняя температура																		
1999	за месяц																		
2000			8.5			16.3			20.4			12.4			7.8			3.1	
1998	Max t °C		29			33			30			31			21			10	
1999			15.6			28			32			26			22			19	
2000			28			31			32			22			24			13	
1998	Min t °C		–11			–1			7			2			–6			–8	
1999			–5.6			3.3			5			0			–3			–7	
2000			–6			2			6			3			–4			–14	
1998	Отклонение от нормы		0.9			2.2			2.6			0			–1.3			1.7	
1999			–4			2.5			0.9			–1.1			1.2			4.7	
2000			0.9			2.2			3.8			–1.6			0.0			3	
1998	Сумма осадков по	14	5	20	43	12	22	22	9	28	50	16	33	5	5	16	6	3.5	17
1999	декадам, мм	14	7	10	37	5	0	3	10	–	21	38	27	47	31	17	23	11	11
2000		19	8	7	61	23	53	14	0.6	35	24	23	9	7	7	12	3	5	25
1998	Сумма осадков за		39			77			59			99			26			63	
1999	месяц, мм		31			42			49.6			56			26			33	
2000			34			137			50			56			26			33	
1998	Процент к норме		75			135			78			134			38			109	
1999			41			26			28			119			138			78	
2000			68			149			66			81			38			57	

3.2. Исходный материал, место и методика исследований

Серпуха венценосная произрастает в ботаническом саду Института биологии Коми НЦ УрО РАН с 1989 г. Семена завезены В.П. Мишуровым из ботанического сада Томского университета в 1988 г. и высеяны под зиму в открытый грунт на гряды размножения. Весной 1989 г. они дали дружные всходы и в начале июля были перенесены рассадой в коллекцию с площадью питания 40×40 $см^2$, где и произрастают до сего времени. Семенной материал, собранный с данного образца, использован для закладки последующих полевых опытов. На созданных позднее разновозрастных посадках серпухи венценосной изучали зимостойкость, сезонный ритм развития, динамику линейного роста и урожайность растений в соответствии с рекомендациями при интродукции лекарственных растений (Методика..., 1979, 1980, 1984).

Исследуемые посадки серпухи венценосной расположены на опытном поле Выльгортской научно-экспериментальной биологической станции Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. Почва опытного участка дерново-глеевая, среднеокультуренная, суглинистая. Агрохимические показатели почвы: $N_{общий}$ – 0.122 %, P_2O_5 – 19.63 мг/100 г; K_2O – 22.7 мг/100 г, $pH_{сол.}$ – 4.51, $pH_{водн.}$ – 5.93.

Для изучения ранних стадий онтогенеза в 1998-2000 гг. коллекционная посадка заложена рассадой, предварительно выращенной в теплице. Посадку рассады проводили с площадью питания 70×40 см в фазе трех-четырех листьев. Полевые опыты закладывались согласно методическим руководствам (Методика..., 1984) рендомизированно в трех- четырехкратной повторности. Уход за посадками заключался в регулярной прополке и рыхлении. Наблюдали за ходом онтогенетического развития особей серпухи венценосной, начиная с 1998 г. В условиях теплицы семена высевали в конце апреля–начале мая, затем рассаду переносили на делянки. В сравнительном плане исследования проводили также при посеве семян в открытый грунт в разные сроки. Осенний посев осуществляли в первой-второй декаде октября, весенний – в конце мая–начале июня, летний – в середине июня. Через определенные промежутки времени брались пробы в количестве 5-15 экз. и проводился их детальный морфологический анализ. На разновозрастных посадках отбор проб осуществляли в течение вегетации. Перио-

дизация возрастных состояний дана согласно классификации Т.А. Работнова (1950, 1960), дополненной методиками А.А. Уранова (1960, 1967, 1975) и Л.А. Жуковой (1983, 1995). При определении жизненной формы были применены классификации И.Г. Серебрякова (1962). При описании морфологических структур использовали терминологию, предложенную Ал.А. Федоровым с сотрудниками (Федоров и др., 1956, 1962; Федоров, Артюшенко, 1975, 1979).

Особенности цветения серпухи венценосной изучали в 2000 и 2001 гг. согласно общепринятым методикам (Пономарев, 1960; Методические указания..., 1980). Характер и продолжительность цветения генеративного побега рассматривали на 20 модельных растениях. Исследование суточной динамики распускания цветков проводили по 15 соцветиям на 15 особях. Ранее раскрытые цветки удаляли. В течение дня подсчитывали и удаляли цветки, распустившиеся за истекший час. Одновременно в эти же сроки на уровне соцветий измерялись температура и относительная влажность воздуха. Для установления возможности самоопыления у с. венценосной изолировали по 15 верхушечных корзинок. Контролем служили маркированные растения без изоляции.

Исследования периодов плодоношения и показателей семенной продуктивности проведены в 1999-2000 гг. на растениях серпухи венценосной второго, третьего, четвертого, шестого, седьмого, одиннадцатого годов жизни по методике И.В. Вайнагий (1974). Проводили подсчет числа цветков и семян в верхушечных и боковых корзинках, затем рассчитывали общее число цветков и семян на побег. В зависимости от числа генеративных побегов на растении вычисляли потенциальную и реальную семенную продуктивность на особь. Для качественной оценки семян определяли лабораторную всхожесть, массу 1000 семян и их размеры (Некрасов, 1973; Овчаров, Кизылова, 1966; Овчаров, 1969).

Внутривидовая изменчивость серпухи венценосной изучалась на 20-30 генеративных побегах по десяти морфологическим признакам: высоте побега, диаметру стебля у основания, числу листьев на побеге, длине листа, ширине листа, длине метелки, числу боковых осей соцветия, числу корзинок на побег, числу корзинок I-го порядка, числу корзинок II-го порядка. Оценка степени варьирования признаков проводилась по шкале уровней изменчивости на основании полученных коэф-

фициентов вариации (Мамаев, 1975). Статистические данные были обработаны по общепринятой методике (Зайцев, 1973). Достоверность различий устанавливали по критерию Стьюдента (t) на 5 %-ном уровне значимости (Доспехов, 1965).

Содержание фитоэкдистероидов в растительном сырье серпухи венценосной определяли методом обращенно-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии (оф-ВЭЖХ) в сочетании с внутренним стандартом (Пунегов, Савиновская, 2001). Математическая обработка результатов ВЭЖХ-анализа выполнена с помощью компьютерной программы «Polychrom».

Глава 4. БОТАНИКО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *SERRATULA CORONATA* L.

4.1. Ценотическая оценка серпухи венценосной в местах естественного произрастания

Серпуха венценосная (*Serratula coronata* L.) относится к роду *Serratula* L. сем. *Asteraceae*. Род насчитывает около 70 видов, распространенных в Евразии (из них около 30 видов – на территории бывшего СССР) и Северной Африке (Жизнь растений, 1981). По данным А.Г. Борисовой (1963), серпуха венценосная встречается в Средней Европе, на юго-западе европейской части России, Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии, Монголии и Японии. Имеет обширный ареал и широкую эколого-фитоценотическую амплитуду произрастания, приурочена к лесной и степной зонам, произрастает в широколиственных и мелколиственных лесах, на лесных полянах и опушках, среди степных кустарников, в островных лесах, по горным склонам, на заливных, пойменных, солончаковых лугах и осоковых болотах, изредка – по дну степных логов. Образует ассоциации с кипреем (торфяники) и лисохвостом (суглинки) (Флора..., 1965, 1980; Крылов, 1949; Голубев, 1962).

В 1984-1986 гг. Т.Г. Хариной (1988) были исследованы ценопопуляции в растительных сообществах на юге Томской области в Кожевниковском, Зырянском и Томском районах. Серпуха венценосная в ценопопуляциях состоит из всех возрастных групп, но их соотношение зависит от экологических и

фитоценотических условий произрастания. Так, на разнотравном злаковом лугу доля генеративных побегов в отношении к вегетативным серпухи венценосной составила 22.6, а в березово-осиновом разнотравном лесу – уже 23.33%. По мнению А.А. Уранова (1960), значительное участие в становлении ценопопуляции принимают средневозрастные генеративные растения.

Длительность ювенильного возрастного состояния в природных местообитаниях Сибири составляет 80-95 дней иногда до пяти лет. Но в культуре в тех же условиях – 55-85 дней. Н.П. Тимофеев (2001) установил, что в условиях культуры на начальных этапах развития возможна массовая гибель проростков и ювенильных растений из-за неоптимального водно-воздушного режима микросреды обитания – переувлажнения или пересыхания почвенного слоя.

В экспедиции по Горному Алтаю, Алтайскому краю и Томской области в 1992 г. мы встречали серпуху венценосную в различных растительных сообществах: на разнотравно-злаковых и осоково-разнотравных лугах, в разреженных разнотравных березняках, березово-лиственничном разнотравном вейниковом и березово-осиновом разнотравном лесу. Чаще всего серпуха венценосная в различных ценопопуляциях была представлена особями всех возрастных состояний, что говорит о ее высокой приспособляемости к различным экологическим условиям произрастания. В своих наблюдениях Т.Г. Харина (1988) установила, что эколого-ценотическим оптимумом серпухи венценосной на юге Томской области являются березово-осиновые разнотравные леса и разнотравно-злаковые луга с окультуренными почвами тяжелого механического состава. Растения в горных условиях, по сравнению с равнинными, являются более низкорослыми, мелколистными, с меньшим числом генеративных побегов. В горных популяциях большинство растений являются в основном раннеспелыми, тогда как в равнинных – средне- и позднеспелыми (Харина, 1990).

Как правило, в травянистом ярусе ценоза серпуха венценосная занимает первый, второй подъярусы, высота генеративных ортотропных побегов достигает 120-190, а вегетативных – 50-70 см. В местах произрастания представлена отдельными кустами, а чистые заросли встречаются на почвах с нарушенной дерниной, поэтому заготовка данного вида в промышленных целях затруднена и нерентабельна (табл. 2).

Таблица 2

Характеристика *Serratula coronata* L. в различных ценопопуляциях на Алтае (сентябрь, 1992 г.)

Номер п/п	Местонахождение	Растительные сообщества	Высота над уровнем моря, м	Фаза развития	Высота побегов, см	Число стеблевых листьев на побеге, шт.	Число генеративных побегов на особь, шт.	Число генеративных побегов II порядка	Число прикорневых листьев
1	Горный Алтай, Ябогенский перевал, 50 км от с.Тусета	Редкий лиственный лес, разнотравный злаковый	1280	Бутонизация	50-100	7-14	3-7	1-8	4-7
2	Томская обл., Кожевниковский р-н	Разреженный осоково-разнотравно-орляковский березняк	–	Начало бутонизации	70-100	7-9	2-4	1-3	
3	Горный Алтай, Ябогенский перевал	Субальпийский злаково-разнотравный луг	1350	Бутонизация	100-120	7-8	5-6	1-3	2-4
4	Горный Алтай, Шебалинский р-н, Кужуй. Водораздел хребтов Иолга, Куминского и Сумультинского	Высокотравно-разнотравный луг	1230	Бутонизация	150-170	18-20	5-7	8-12	5-7
5	Томская обл., Кожевниковский р-н, окр. с.Ново-троицы	Суходольный злаково-разнотравный луг		Массовая бутонизация	70-90	–			–
6	Алтайский край, в 14 км от с. Алтайское, склон северной экспозиции	Разнотравный луг	350	Бутонизация	160-190	20-25	5-7	8-15	1-2
7	Город Алтайск, гора Караумная, склон южной экспозиции	Осоково-разнотравный луг	370	Бутонизация	110-140	18-22	2-3	6-11	1-2

Имеются научные данные, что условия ценоза влияют на содержание 20-гидроксиэкдизона серпухи венценосной: 2.14 % – в природе, при выращивании в культуре – 1.86%. Равнинные ценопопуляции содержат большее количество экдистерона, чем горные (Степанюк, Харина, 1989).

Ювенильные и имматурные растения способны к биосинтезу экдистероидов, но уровень биосинтеза у последних существенно ниже, чем у молодых генеративных и средневозрастных генеративных растений (Экдистероиды..., 1993). По разным данным, содержание 20-гидроксиэкдизона в листьях серпухи венценосной, собранных в фазе отрастания, составляет 1.74 % (Осинская и др., 1992), максимальное содержание данного компонента наблюдается в самых молодых листьях – 3.7 % (Чадин, 2001), в корнях – до 0.2 % (Володин, 1999). Исследования, проведенные in vitro, показали, что дифференцированные клетки серпухи венценосной способны к продуцированию ряда экдистероидов, типичных для целого растения (Саад, 1993). Однако содержание биологически активных веществ в каллусных культурах на порядок ниже, чем в природных растениях. Продолжительное культивирование каллусных растений приводит к снижению общего содержания экдистероидов (Володин, 1999), поэтому перед получением клеточных культур необходимо проводить биохимический скрининг и выбраковывать растения с низким содержанием экдистероидов (Ануфриева и др., 1998).

4.2. Морфологическая характеристика растений

Серпуха венценосная – травянистое, многолетнее растение с толстым, узловатым, горизонтально расположенным корневищем, до 7 см в поперечнике, от которого отходит большое число придаточных корней, коричневато-бурой, а на концах – желто-бурой окраски, гемикриптофит.

В условиях Республики Коми ортотропные побеги в кусте достигают высоты от 80 до 160 см. Побег прямой, угловатый, ребристый, в верхней части ветвистый, обычно красновато-фиолетово окрашенный, голый или с отдельными волосками. Листья зеленые или красноватые, иногда снизу сизоватые. Прикорневые и нижние стеблевые листья на длинных черешках, остальные сидячие, голые, лишь по краям и жилкам с абакси-

альной стороны с короткими острыми шипиками; пластинки длиной до 35, шириной 15-20 см, перисторассеченные на яйцевидно-ланцентные или яйцевидные сегменты, длиной 3-12, шириной 1.5-5.0 см, по краям крупно-пильчатые-острозубчатые, на верхушке заостренные; долей нижних листьев – шесть-восемь пар, у самых верхних – три-пять; на генеративном побеге насчитывается до 26 листьев.

Данные о морфологии генеративных органов серпухи венценосной при введении ее в культуру немногочисленны, а для условий Севера имеется только одна работа, опубликованная в 1997 г. (Скупченко и др., 1997). Как показали многолетние наблюдения за серпухой венценосной, морфология и динамика формирования репродуктивных органов в значительной степени зависят от климатических факторов района исследований.

Центральная корзинка занимает терминальное положение, боковые корзинки разных ярусов – базальное. Перенос серпухи из естественных условий произрастания Томской области в условия культуры среднетаежной подзоны (Сыктывкар) привел к увеличению числа корзинок и цветков на один генеративный побег. В условиях Томской области отмечено на одном генеративном побеге 4.6-6.9 корзинок (Харина, 1988), а в Республике Коми – 6-23; число цветков в корзинке – 63.1-75.7 и 62-164 соответственно. Таким образом, проявилась адаптивность серпухи венценосной к условиям произрастания.

Корзинки крупные, яйцевидные, шириной 2-3 см, располагаются на верхушках стеблей и их боковых ветвях, на заметных цветоносах, редко одиночные, чаще скученные по нескольку, образуя щитковидное соцветие (Борисова, 1963; Заплатин, 1984). Корзинка окружена обверткой, яйцевидной по форме, многорядной, диаметром 20-30 мм. Окраска от темно-лиловой до темно-бурой. Листочки обвертки равной длины, кожистые, покрыты мелкими сосочками с небольшим паутинистым опушением, создающим белесоватое покрытие. Листочки обвертки свободные и крепятся своим основанием, образуя черепитчатое покрытие корзинки. Корзинка – видоизмененный зонтик, у которого цветоножки редуцированны, а укороченная ось соцветия разрастается (Флора..., 1965; Флора..., 1980; Федоров, Артюшенко, 1975).

Цветки располагаются на укороченной разросшейся оси соцветия, называемой общим цветоложем, которое после высыпания семян остается опушенным. Основная масса цветков в

корзинке одинаковая по строению и размерам, что позволяет назвать ее гомогенной. Корзинка серпухи венценосной – многоцветковая, грибовидной формы. Роль чашечки цветка серпухи выполняет паппус, состоящий из множества волосков. Крепится он под пестиком и называется подпестичным. Чашечка (паппус, или хохолок) остается после цветения на созревающем плоде, разрастается в венец волосков (хохолок).

Венчик пятилепестковый, спайнолепестковый или сростнолепестковый. Лепестки срастаются между собой до половины или менее длины венчика. Сросшийся венчик цветка серпухи расчленяется на трубку, зев, отгиб. Трубка венчика прямая, по размеру почти одной длины с отгибом, узкая, голая, гладкая, по форме цилиндрическая, с чуть заметным сужением к основанию. Отгиб венчика свободный, отклоненный. Зев венчика узкий, голый. Увядающий после цветения венчик остается на развивающемся плоде до его созревания. Цветок серпухи венценосной одноцветный – фиолетово-сиреневый.

Цветки серпухи венценосной относятся к пятитычинковым. Но, наряду с этим, в корзинке обнаружены (до 30 %) цветки с четырьмя тычинками. Пятитычинковые цветки в основном обоеполые, а четырехтычинковые – как обоеполые, так и фунционально женские. Тычинка прикрепляется нижним концом тычиночной нити к внутренней стенке трубки венчика. По положению относительно гинецея тычинки серпухи надпестичные, расположены рядом друг с другом в одном круге, окружая пестик. Основная масса цветков имеет тычинки с нитями, свободными на всем протяжении. В отдельных цветках обнаружены по две тычиночные нити, сросшиеся до пыльников. Процент таких цветков очень незначительный. Тычинки серпухи по размеру относительно друг от друга одинаковые и по положению в пространстве являются прямыми. По отношению длины тычинок и частей цветка – длина тычинки равна венчику. У обоеполых цветков тычинки фертильные, в них формируется развитая пыльца. Тычиночная нить белого цвета, прямая по положению в пространстве относительно своей вертикальной оси, тонкая, цилиндрическая, покрыта железками, по длине равна пыльнику. Связник серпухи венценосной продолговатый, продолжающий тычиночную нить. Пыльники цветка серпухи по типу прикрепления к тычиночной нити – неподвижные, по форме – однообразные, линейные. Все пыльники в цветке плотно соединенные, сцепленные друг с другом боковыми сторонами,

в результате чего образуется пыльниковая труба. Для семейства сложноцветных характерны слипание или спаивание пыльников между собой и образование спайкопыльниковых тычинок. После распускания цветка начинает расти пестик, он проходит через пыльниковую трубу, выталкивая пыльцу наверх пыльцевой трубки. Цветки серпухи венценосной приспособлены к ксеногамному типу опыления и опыляются в основном пчелами, изредка – шмелями. Зрелые пыльцевые зерна трехклеточные, трехбороздно-поровые. Андроцей серпухи венценосной сросшийся, как правило, пентамерный, но в корзинке встречаются цветки с тетрамерным андроцеем.

Исходя из положения, что число лопастей рыльца отражает число карпелл, пестик сложный, состоит из двух плодолистиков. В полностью раскрытом цветке пестик длиной 3-3.5 см. В нем выражены завязь, стилодий и рыльце. Завязь нижняя, одногнездовая, цилиндрическая, имеет одинаковый диаметр на всем протяжении, составляющий 1.3-3.3 мм длины у полностью расцветшего цветка. Поверхность завязи гладкая. В генице закладывается одна семяпочка (характерный признак семейства), прямостоячая, анатропная, с одним итегументом, тенуинуцелятная (Поддубная-Арнольди, 1982, 1976; Скупченко и др., 1997). Стилодий – стерильная часть пестика, представляющая столбик, на котором расположено рыльце. По положению в пространстве относительно своей вертикальной оси стилодий, или столбик, прямой. У серпухи венценосной на завязи расположен один стилодий цилиндрической формы, сросшийся полностью, по характеру поверхности – голый. После оплодотворения он остается на завязи (до полного созревания семян), но увядает и теряет свою первоначальную форму.

Рыльце верхушечное, маленькое по отношению к размеру завязи, лопастное, расчленяется на две цельные лопасти. В момент полного распускания цветка лопасти рыльца сильно отгибаются и концы лопастей завертываются. После оплодотворения лопасти развертываются и располагаются почти горизонтально. Расчленяется рыльце до середины той части пестика, которая расположена над тычиночной трубкой. Для серпухи характерно ксеногамное опыление, но возможно также самоопыление в форме контактной гейтеногамии. Коэффициент продуктивности при свободном опылении составляет 74.7, а при самоопылении – 2.04 % (Заплатин, 1984; Скупченко и др., 1997).

Семя серпухи без эндосперма. Зародыш располагается в центре семени и заполняет его объем. Семядоли массивные. Плод – семянка. Созревание и разлетание семян происходят в сентябре.

Таким образом, было отмечено, что при интродукции серпухи венценосной не происходит заметных морфологических структурных изменений, но, вместе с этим, нами прослежена тенденция увеличения числа корзинок и цветков в них на генеративном побеге.

Глава 5. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *SERRATULA CORONATA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Под внутривидовой изменчивостью принято понимать проявление разнокачественности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов одного вида, фиксируемое в один и тот же отрезок времени (Мамаев, 1972). Познание внутривидовой изменчивости исходного материала имеет как научно-теоретическую, так и практическую значимость. Н.И. Вавилов (1965а) рассматривал проблему изменчивости организмов как неотделимую от проблемы происхождения видов. Изучение вида как системы может приблизить к действительному овладению видами, развертыванию дальнейшего углубленного генетического и ботанического изучения и широкой постановке практической селекции. Он придавал большое значение внутривидовой изменчивости растений. В свете современных представлений о видах, как системах форм генотипов, необходимо знание направленности изменчивости и амплитуды наследственных различий отдельных признаков.

А.Л. Тахтаджян (1965), рассматривая аспекты систематики растений, отмечал большую значимость познания полиморфизма в деле разработки внутривидовой систематики важнейших видов растений естественной флоры.

С практической точки зрения, познание закономерностей внутривидовой изменчивости позволяет рационально использовать генофонд, результативно вести селекционную и семеноводческую работу. Известно, что эффективность селекции в растениеводстве может быть значительно повышена за счет познания закономерностей формирования внутривидовых груп-

пировок. На этой основе следует использовать формовое разнообразие и ценные особенности популяций растений (Тахтаджян, 1965; Хржановский, 1965; Ротов, 1974).

По А.М. Гродзинскому (1977, 1979), обогащение культивируемой и местной природной флоры может происходить только на основе использования ее генетического богатства. Работы с единичными растениями, которые преобладают в ботанических садах, по его мнению, недостаточны, и он предлагает, как необходимый этап, создание нескольких фондов: 1) интродукционного, в котором должно быть представлено максимальное разнообразие интродуцируемого вида (даже если отдельные представители не выдерживают местного климата) с целью отбора родоначальников для селекции; 2) гибридного, на котором проводится основной отбор, 3) фонда пополнения, или размножения, для дальнейшего внедрения вида (сорта) в практику. В настоящее время не вызывает сомнения необходимость изучения видового (сортового) разнообразия растений в условиях стационара. Так, Н.И. Вавилов писал: «Виды однородные с первого взгляда распадаются на множество форм при детальном ботанико-географическом изучении» (Вавилов, 1965, с. 230). Работая со случайным и одиночным материалом, интродуктор не гарантирован от ошибочных выводов, так как только сравнительное изучение внутривидового материала дает возможность выявить адаптивные возможности вида к условиям, резко отличающимся от первоначальных.

Для определения закономерностей внутривидовой изменчивости исследования необходимо проводить на морфологическом, экологическом и эволюционном уровнях. Первые такие классификации основывались обычно на учете варьирующих признаков растений (Болотов, 1952), но в последующем в основу классификаций были положены экологические, географические и другие факторы, оказывающие воздействие на изменчивость растений (Мамаев, 1969, 1972).

Изучение амплитуды изменчивости признаков растений имеет большое значение в познании процессов эволюции и систематики вида, а также в селекционной работе. Известно, что успех в научно обоснованном выборе исходного материала при выведении сорта во многом зависит от глубины изучения закономерностей изменчивости и наследуемости хозяйственно-ценных признаков и свойств растений.

Научные материалы об амплитуде изменчивости отдельных признаков растений очень разнородны. Совершенно правильно отмечает С.А. Мамаев (1969, 1972), что у растениеводов нет единства в понимании амплитуды варьирования признаков, поэтому в исследованиях нередко используются трудносравнимые методики. Для характеристики степени вариабельности признаков у селекционеров (Аристархова, 1973; Волузнева, 1976; Ляховкин, Ельцов, 1976; Филипченко, 1978) широко используется коэффициент вариации, исчисляемый в процентах: $V = E/x \times 100$.

Некоторые ученые (Яблоков, 1951; Haldane, 1955; Мамаев, 1969) также указывают на большую ценность этого показателя, поскольку учет только крайних значений, которыми пользуются некоторые авторы, не отражает всех особенностей изменчивости признака. Кроме того, лимиты, а вместе с тем, и среднеквадратичные отклонения выражаются в тех же единицах, что и среднее значение признака, что делает невозможным сопоставление изменчивости разных признаков. Следовательно, преимущество коэффициента вариации заключается прежде всего в том, что он дает возможность анализировать все многообразие экспериментального материала и проводить его сравнительную оценку.

Для сравнения степени изменчивости признаков мы использовали эмпирическую шкалу уровней изменчивости по С.А. Мамаеву (1969, 1972): очень низкий (≤7 %), низкий (v = 8-13 %), средний (v = 13-21 %), повышенный (v = 21-31 %), высокий (v = 31-41 %). Данная шкала разработана для древесных растений, но в некоторых дальнейших исследованиях было показано, что ее можно использовать и для травянистых растений (Мишуров, 1984; Мишуров, Зайнуллина, 1998).

5.1. Эндогенная изменчивость

Эндогенная изменчивость понимается как варьирование количественных показателей органов и их свойств в пределах индивидуума (Мамаев, 1972).

В условиях среднетаежной подзоны Республики Коми в течение трех лет (1998-2000 гг.) изучали фенотипическую изменчивость на особях серпухи венценосной местной репродукции второго-четвертого года жизни.

Таблица 3

Эндогенная изменчивость (C_v%) морфологических признаков *Serratula coronata* L. в зависимости от года жизни, %

Морфологический признак	Коэффициент вариации, C_v%		
	II год жизни	III год жизни	IV год жизни
Высота годичного побега, см	15	3	4
Диаметр стебля у основания, см	16	19	22
Число листьев, шт.	8	17	12
Длина листа, см	13	8	13
Ширина листа, см	16	14	20
Длина метелки, см	29	–	–
Число боковых осей соцветия, шт.	46	20	35
Число корзинок на побег, шт.	89	76	33
Число корзинок I порядка, шт.	39	17	–
Число корзинок II порядка, шт.	75	122	–

Анализируя в целом эндогенную изменчивость с. венценосной по вышеописанным структурным признакам, необходимо отметить, что из десяти морфологических признаков один имел низкий уровень изменчивости (высота годичного побега), три – средний (диаметр стебля у основания, число листьев, ширина листа). Повышенный уровень – один признак (длина метелки), высокий – два (число боковых осей соцветия и число корзинок I-го порядка), очень высокий – два признака (число корзинок на побег и число корзинок II-го порядка) (табл. 3).

Для размерных признаков серпухи венценосной характерен в основном средний уровень изменчивости, тогда как для счетных – высокий и очень высокий.

Наряду с этим, структурные признаки генеративной сферы варьируют в большей степени, чем вегетативной. Среди них отсутствуют группы низкого и среднего уровней изменчивости.

5.2. Индивидуальная изменчивость

Индивидуальная изменчивость – это проявление генотипической дифференциации особей в пределах популяций. При соотнесении полученных нами данных со шкалой уровней изменчивости растений серпухи венценосной мы получили следующее распределение признаков (табл. 4).

Таблица 4

Коэффициент вариации (C_v%) морфологических признаков *Serratula coronata* L. (индивидуальная изменчивость)

Морфологический признак	1998 г.		1999 г.			2000 г.	
	IV год жизни	V год жизни	II год жизни	III год жизни	IV год жизни	II год жизни	III год жизни
Высота годичного побега, см	12	6	15	5	4	13	10
Диаметр стебля у основания, см	32	20	19	22	34	15	12
Число листьев, шт.	23	19	20	18	16	24	14
Длина листа, см	14	9	13	10	15	14	11
Ширина листа, см	11	13	14	19	20	13	12
Длина метелки, см	27	23	28	20	19	23	18
Число боковых осей соцветия, шт.	32	36	30	40	29	24	22
Число корзинок на побег, шт.	32	20	54	35	38	41	23
Число корзинок I порядка, шт.	27	31	36	31	25	39	22
Число корзинок II порядка, шт.	78	151	113	90	84	142	85

Высота годичного побега в годы наблюдения варьировала незначительно. Очень низкий уровень изменчивости этого структурного признака отмечен для растений пятого года жизни в 1998 г. и растений третьего и четвертого годов жизни в 1999 г. Для высоты побега характерен в основном низкий уровень изменчивости.

Уровень изменчивости диаметра стебля у основания изменялся по годам исследований от низкого до высокого. Наименьшим показатель был у особей третьего года жизни (2002 г.). Этот признак можно отнести к среднему уровню изменчивости.

Минимальный уровень изменчивости был у числа листьев на растении третьего и наибольший – второго года жизни в 2000 г. По годам исследования длина и ширина листа стабильно варьировали, как правило, на среднем уровне независимо от года жизни особей.

Коэффициент вариации длины метелки изменяется по годам от 18 до 28 %. Наименьшим он был у растений третьего

года жизни в 1999 г. и 2000 г. – 20 и 18 % соответственно. Следует отметить, что для длины метелки характерен повышенный уровень изменчивости.

Коэффициент вариации числа боковых осей соцветия также изменялся по годам исследования. В 1998 г. для растений четвертого и пятого годов он составлял соответственно 32 и 36 % – высокий уровень. В 1999 г. уровень изменчивости находился на повышенном и высоком уровнях. В 2000 г. коэффициент вариации у растений второго года жизни был равен 24, третьего – 22 %. Таким образом, анализ данных позволяет сделать вывод, что для числа боковых осей соцветия характерен, в целом, повышенный уровень изменчивости.

Число корзинок на побег в годы исследований изменялось в пределах 20-54 %. Наиболее высокий коэффициент вариации отмечен в 1999 и 2000 гг. у растений второго года – 54 и 41 %, что соответствует очень высокому уровню изменчивости. Считаем, что признак число корзинок на побег в целом варьирует на очень высоком уровне.

Число корзинок I-го и II-го порядков за все годы изучения варьировало на очень высоком уровне. Особенно это характерно для растений второго года, когда коэффициент вариации по данному признаку достигал 113 и 142 %, а также для растений пятого года жизни в 1998 г. – 151 %.

Таким образом, индивидуальная изменчивость (подобно эндогенной) структурных признаков генеративной сферы выше, чем вегетативной. Данная закономерность отмечена рядом авторов для других видов растений (Филипченко, 1934; Мамаев, 1970, 1974; Васфилова, 1975; Махнев, 1975; Мишуров, 1984; Шалаева, 1998; Шелаева, 2000).

Результаты внутривидовой изменчивости серпухи венценосной показали ее высокую адаптивную приспособленность к условиям Севера. В состав популяций входят особи, значительно варьирующие по изученным признакам, что дает реальную возможность для целенаправленного отбора форм по хозяйственно-ценным признакам и формирования устойчивых популяций в условиях культуры.

Глава 6. ОНТОГЕНЕЗ *SERRATULA CORONATA* L. В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Известно, что на фоне общих закономерностей роста и развития цветковых видов растений в отдельных систематических таксонах имеются свои особенности, сложившиеся в процессе филогенеза. Познание закономерностей формирования растений в каждом конкретном случае дает ключ к управлению этими процессами. При прохождении растениями жизненного цикла в них происходят определенные возрастные перемены, которые могут быть использованы, по образному выражению А.А. Уранова, «как индикаторы возрастного состояния или возрастного уровня особи» (Уранов, 1967).

Поликарпические виды растений проходят не полный (малый) и полный (большой) жизненный цикл своего развития. В малый цикл развития входит период от посева семян до отмирания годичных побегов в связи с наступлением зимних холодов. По мнению Л.А. Жуковой (1983), под полным онтогенезом следует понимать генетически обусловленную последовательность всех этапов развития одной или нескольких поколений особей от зиготы или любой диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах вследствие старения. Исследование онтогенеза серпухи венценосной, описание ее этапов развития, выделение возрастных изменений – необходимое звено в изучении структуры и динамики ценопопуляций вида. На этих данных должны строиться рекомендации по введению вида в культуру для различных географических пунктов в пределах ареала и вне его.

Значительная работа по изучению онтогенеза в различных точках ареала Сибири, а также и в условиях культуры проведена Т.Г. Хариной (1998), что позволило автору достаточно подробно описать большой жизненный цикл серпухи венценосной. Сведения об этапах онтогенеза серпухи венценосной в условиях европейского Северо-Востока носят фрагментарный характер. Согласно принятой схеме возрастной периодизации онтогенеза в большом жизненном цикле с.венценосной мы выделяем три периода: латентный, прегенеративный и генеративный.

Латентный период (первичного покоя семян) серпухи венценосной представлен семенным материалом (*se*). Плод серпу-

хи – семянка, в которой отсутствует эндосперм. Зародыш семени состоит из двух семядолей, апикальной почечки и зародышевого корешка. Длина семянок серпухи составляет 5.70±1.2, ширина – 1.50±0.4 мм. Масса 1000 семян – 3.0-5.2 г.

Продолжительность формирования семян серпухи венценосной на материнском растении определяется погодными условиями (табл. 5, 6). При высоких среднесуточных температурах и недостатке осадков продолжительность периода сокращается и составляет около 29 дней. Семена после утраты связи с материнским растением приобретают способность прорастать весной следующего года. Всхожесть семян серпухи в этот период равна 51.0-72.2 %. Семена характеризуются неглубоким физиологическим покоем, который длится около семи месяцев. В лабораторных условиях высокие энергия прорастания (58 %) и всхожесть (69 %) были после стратификации семян при температуре 0-1 °С. При длительной стратификации семян (до 70-75 дней) их лабораторная всхожесть достигала 85-95 %.

Прегенеративный (виргинильный) период. Проростки (р). Прорастание семян серпухи надземное. При подзимнем посеве первые проростки появляются по мере прогревания верхнего слоя почвы в конце мая–начале июня. При посеве стратифицированных семян в открытый грунт весной всходы появляются на седьмой-десятый, а массовые – на 15-25 день. При прорастании семени сначала трогается в рост и выходит из оболочки семени зародышевый корешок, затем гипокотиль, который, дугообразно изгибаясь, выносит на поверхность семядоли (рис. 1). Реже появляется одна зеленая семядоля из оболочки семени, затем корешок и позднее – вторая семядоля. Оболочка

Таблица 5

Сроки наступления фенологических фаз у *Serratula coronata* L.

Год наблюдения	Год жизни	Отрастание		Бутонизация		Цветение		Плодоношение	
		Начало	Массовое	Начало	Массовая	Начало	Массовое	Начало	Массовое
1989	1		20.05						
1990	2	6.05	17.05	20.06	9.07	18.07	30.07	3.08	27.08
1991	3	29.04	3.05	1.06	10.07	19.06	8.07	26.07	14.08
1992	4	8.05	23.05	24.06	6.07	5.08	16.08	30.08	21.09
1993	5	6.05	13.05	21.06	5.07	22.07	3.08	5.08	28.08

Таблица 6

Продолжительность вегетации *Serratula coronata* L. в зависимости от метеоусловий года

Год наблюдений	Число дней в период	Среднесуточная температура воздуха, °С	Сумма за период	
			температур, °С	осадков, мм
Отрастание–бутонизация				
1990	53	12.6	666	126
1991	38	14.1	535	45
1992	44	10.8	475	63
1993	63	11.0	690	147
Отрастание–цветение				
1990	74	12.8	1037	161
1991	66	12.9	1036	108
1992	75	14.2	1112	155
1993	82	14.5	1186	273
Отрастание–плодоношение				
1990	102	14.0	1458	218
1991	103	15.7	1559	221
1992	121	14.8	1525	211
1993	107	14.5	1499	328

семени, как правило, остается в почве, но иногда выносится вместе с семядолями на поверхность.

Семядоли с. венценосной длиной 1.8±0.2 и шириной 1.0± 0.1 см, округлые, темно-зеленого цвета, цельнокрайние, голые, довольно плотные. Жилкование у них не выражено, главная жилка расположена в середине пластинки и чуть расщеплена в верхней ее части.

Эпикотиль и гипокотиль белого цвета, округлые, диаметром до 2.0 мм, главный корень неветвящийся, с хорошо развитыми корневыми волосками. Каждый появляющийся лист по размерам крупнее и сложнее предыдущего (рис. 2, 3). На восьмой-десятый день жизни высота проростков увеличивается в 1.5 раза, появляется первый лист округлой формы, семядоли при этом сохраняются.

Фаза всходов – это появление первого листа. Максимальных размеров первый настоящий лист достигает на 15-20-й день после начала его отрастания. Интервал между развертыванием

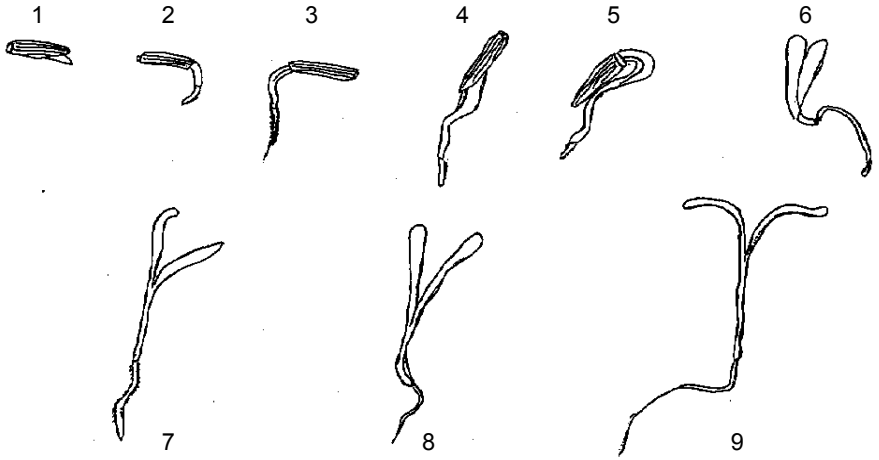


Рис. 1. Динамика прорастания семян *Serratula coronata* L.: 1-3 – рост корешка семени; 4-6 – период роста гипокотиля и вынос семядолей на поверхности почвы; 7-9 – начало формирования проростка.

первого и второго листьев составляет семь-десять, второго и третьего – семь-девять, третьего и четвертого – девять-пятнадцать дней.

К моменту появления второго листа длина главного корня составляет 7-10 см, на нем образуется четыре-шесть боковых корней первого порядка. На 31-38-й день с момента прорастания растения имеют два-три настоящих черешковых, эллиптических листья; главный корень проникает на глубину 12-14 см и ветвится до второго-третьего порядка (рис. 2, 3).

Ювенильное возрастное состояние (j) характеризуется отмиранием семядолей и появлением придаточных корней. Это происходит после развертывания четвертого листа на 40-59-й день с момента прорастания. В процессе роста и развития происходит постепенная смена листьев на побеге. Их форма меняется от нерассеченной к трехлопастной. Длина корневой системы у

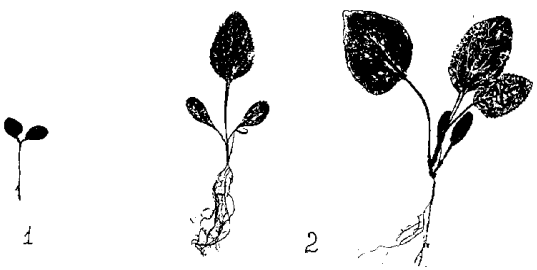


Рис. 2. Прегенеративный период. Проросток (1) и всходы (2) *Serratula coronata* L.

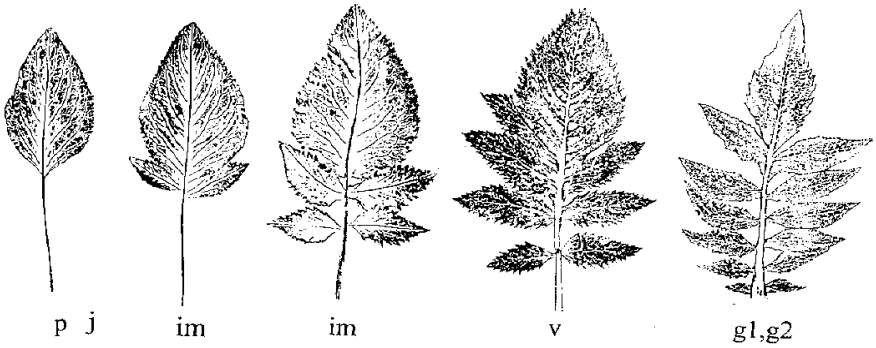


Рис. 3. Листовая серия *Serratula coronata* L.

особей достигает 13.8-15.4 см, число придаточных корней возрастает до пяти. Продолжительность данного возрастного состояния колеблется в зависимости от времени появления всходов и составляет 35-45 дней.

Имматурное возрастное состояние (im) – появление в розеточном побеге рассеченных листьев, конечная доля которых крупная. Каждый появляющийся лист по размерам крупнее и сложнее предыдущего (рис. 3).

В розеточных побегах имматурных особей могут встречаться и листья ювенильного типа. Наблюдаются постепенный некроз главного корня и усиленный рост корней второго-третьего порядка. Образование новых корней приводит к погружению

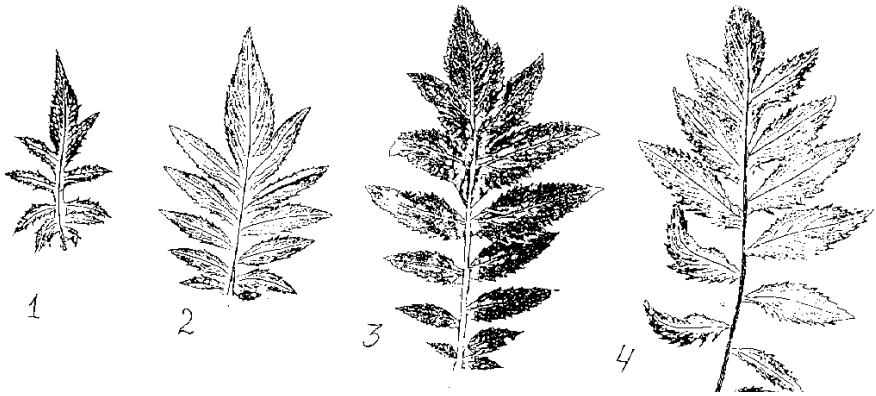


Рис. 4. Порядок расположения листьев на генеративном побеге *Serratula coronata* L.: 1, 2 – сидячие в верхней части побега; 3 – короткочерешковый в средней части побега; 4 – черешковый в нижней части.

гипокотиля в почву. Продолжительность данного возрастного состояния составляет 70-80 дней.

Виргинильное возрастное состояние (v). На 120-130-й день вегетации растения серпухи переходят в виргинильное состояние. Особи имеют характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему, генеративные органы еще на сформированы, процессы отмирания не выражены.

К этому сроку растения серпухи представлены одним-двумя укороченными вегетативными побегами, высотой 45-50 см, листья – пяти-семилопастные (рис. 3). Корневая система состоит из придаточных корней диаметром 1.2-2 мм, неразветвленных на порядки, и тонких корней, располагающихся по периферии корневища (диаметром 0.5-1 мм). Длина корневой системы – 18-25 и ширина распространения – 30-35 см.

На 150-й день вегетации особи серпухи состоят из розетки листьев, которые имеют форму пяти-девятилопастную. Придаточных корней насчитывается 10-12 шт. Длина корневой системы составляет 20-30, диаметр – 3.5±1.7 см. В пазухах листьев базальной части вегетативного побега закладываются дветри зимующих почки возобновления. За 150 дней вегетации особи завершают свое развитие в виргинильном возрастном состоянии.

Как показали наши наблюдения, серпуха очень сильно реагирует на дефицит осадков. Так, из-за засушливых погодных условий в конце июня-июля 1999 г. растения не успели перейти в виргинильное возрастное состояние. Аналогичная реакция у растений проявилась засушливым летом 2000 г. – в агроценозе растений первого года жизни наблюдались как проростки, так и ювенильные и имматурные растения одновременно.

По данным Т.Г. Хариной (1990), особи серпухи заканчивают свое развитие в первый год жизни в имматурном возрастном состоянии, которое длится 273 дня, а в природе – шесть-семь лет. При этом в большом жизненном цикле из прегенеративного периода выпадает виргинильное возрастное состояние. В наших опытах за три года наблюдений (1998-2000 гг.) только в 1998 г. за 150 дней растения серпухи достигли виргинильного возрастного состояния.

Генеративный период. *Молодые генеративные растения* (g1). Молодое генеративное возрастное состояние характеризуется появлением генеративных органов. Процессы новообразования преобладают над отмиранием. Особи серпухи венценос-

ной на второй год жизни переходят в генеративный период. Отрастание растений наблюдается в конце апреля–середине мая и зависит от суммы положительных температур (Мишуров и др., 1995). Зимующие почки развиваются в годичные ортотропные побеги. Первое цветение серпухи венценосной отмечено на втором году жизни. После схода снега и частого возврата низких температур всходы приобретают антоциановую окраску, которая через семь-десять дней меняется на зеленую.

При интродукции идет ускорение онтогенеза уже на ранних этапах развития; так, ювенильное возрастное состояние в условиях культуры с момента отрастания длится 40-59 дней, тогда как в природе (Харина, 1990) – до пяти лет. Первое цветение серпухи в условиях Севера происходит на второй год жизни. Следует отметить, что репродуктивными становятся не все ортотропные побеги, часть из них продолжает расти и развиваться.

К особям в средневозрастном (зрелом) генеративном возрастном состоянии (g2) относятся растения серпухи третьего-четвертого и старших годов жизни. С третьего года весеннее возобновление растений осуществляется за счет зимующих почек, расположенных в пазухах нижних листьев побегов второго порядка. При рассмотрении особей серпухи в фазе начала отрастания можно отметить наличие до семи отмерших генеративных побегов возобновления. Диаметр стеблекорня до 10, а длина корневой системы – 25-27 см. Основную массу составляют толстые придаточные корни, располагающиеся по всему корневищу. На базальной части стеблекорня в укороченных пазухах междоузлий побега наблюдается закладка почек возобновления (рис. 5). Межфазные периоды серпухи довольно растянуты во времени и составляют: отрастание–бутонизация – 38-63, отрастание–цветение – 66-82, отрастание–плодоношение – 102-121 дней (табл. 6).

Произрастая в суровых условиях Севера, серпуха довольно резко реагирует на изменение климатических условий в течение года. Сдвиг сроков наступления фенофаз на более поздние сроки ведет к затягиванию цветения и формированию щуплых, недоразвитых семян в прохладных, часто дождливых условиях конца августа-сентября, что и было отмечено в вегетационный период 1992 г. Благоприятным годом для роста и развития серпухи венценосной, а следовательно, и формирования полноценных семян был 1991 г. Массовое отрастание наступило уже

3 мая, на 10-20 дней раньше, чем в другие годы. В начале июня – массовая бутонизация, а в июле – массовое цветение растений, 16 августа растения находились в фазе массового созревания семян. Сроки наступления и продолжительность фенофаз в зависимости от возраста растений и сезона представлены в табл. 5, 6.

Серпуха венценосная формирует один-пять генеративных побегов или в среднем на особь (куст) приходится 2.6±0.3 шт. Вегетативных – от 0 до 6, в среднем – 2.2 шт. Генеративные побеги с. венценосной в фазе массового цветения несут 13-16 непарноперисторассеченных листьев, располагающихся поочередно по одному в узлах стеблей. Верхние листья – сидячие, срединные – короткочерешковые, нижние – черешковые (рис. 4). Средняя длина стеблевого листа (на четвертом междоузлии от основания побега) составляет 30.0±1.4, ширина – 17.3±0.5 см. Диаметр побега у основания особей серпухи равен 0.7-1.0 см. В верхней части побеги ветвистые и заканчиваются щитковидным соцветием. Формирование соцветия у серпухи наблюдается с пятого-восьмого листа. Число боковых осей соцветия в зависимости от года и возраста растений составляет от 5.4±0.5 до 9.7±0.7 шт. В среднем на генеративный побег приходится 10.7 шт. корзинок.

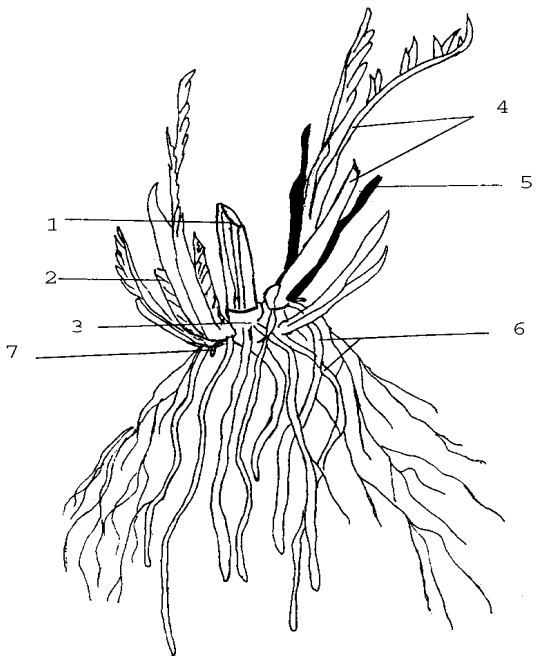


Рис. 5. *Serratula coronata* L. третьего года жизни (начало отрастания). 1 – отмерший генеративный побег, 2 – засыхающие листья, 3 – корневище, 4 – побеги возобновления, 5 – прошлогодние остатки черешков листьев, 6 – придаточные корни, 7 – образование новых придаточных корней.

Основную часть корней серпухи составляют толстые придаточные корни, бази-

рующиеся на сильно разросшемся стеблекорне. Диаметр корневища – 2.5-3 см. Отмирание генеративных побегов после окончания созревания семян идет медленно и заканчивается с наступлением заморозков. Под зиму у растений уходят 10-13 пазушных почек возобновления длиной 1.5-2 см, расположенных на базальной части укороченных междоузлий побегов второго порядка.

По классификации жизненных форм Раункиера серпуху венценосную можно отнести к гемикриптофитам. Согласно классификации И.Г. Серебрякова (1962), она принадлежат к типу V – травянистые поликарпики, классу I – травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа и к подклассу II – кистекорневые растения.

По И.П. Игнатьевой (1965) процесс некроза корневища имеет центробежное направление: сначала отмирает сердцевина, затем древесина и в последнюю очередь – кора. У особей серпухи венценосной при некрозе типичным является сохранение в базальной части растения живых тканей, соединяющих побеги возобновления с жизнедеятельными корнями. Такой характер отмирания тканей способствует продлению жизни корней и корневища.

На шестом году жизни серпухи венценосной закладываются в базальной части 20-25 побегов возобновления. Несмотря на некроз, часть тканей остается живой и придаточные корни продолжают функционировать. Закладка новых придаточных корней происходит по периферии базальной части корневища в местах локализации побегов возобновления. Разрушения в базальной части корневища составляют 2.7-3.5 см (рис. 6). Отметим, что для растений с. венценосной шестого года жизни характерна максимальная семенная продуктивность за счет возрастания общего числа генеративных побегов на единицу площади.

Особи серпухи восьмого года жизни имеют базальную часть стеблекорня диаметром 13-15 см и придаточные корни – 1-2.5 мм. В начале отрастания растения имеют до 40 побегов возобновления. Как и у особей предыдущих лет, наблюдается образование очагов отмирания корневища растений, но, наряду с этим, сохраняются элементы живых тканей и функционируют придаточные корни в их основании. Диаметр разрушенной части – «плешевина»– в центре стеблекорня составляет 8 см. Побеги возобновления располагаются по периферийной части стеблекорня.

На одиннадцатый год в фазе отрастания серпуха венценосная формирует около 25 побегов возобновления. Процесс некроза базальной части остается прежним и характер отмирания тканей корневища сходен с предыдущими годами.

Средневозрастные генеративные растения отличаются уравновешенными процессами новообразования и отмирания. По Т.Г. Хариной (1990) средневозрастные особи серпухи венценосной имеют до 20 генеративных побегов, которые располагаются по всему корневищу. «Плешевина» составляет 4-5 см в его центре.

Старогенеративные растения характеризуются резким ослаблением генеративной функции, определяющим признаком которого является уменьшение числа генеративных побегов и как результат – выхода семян на особь. Корне- и побегообразование замедлены, преобладают процессы отмирания (Жукова, 1995). Т.Г. Харина (1990) к старогенеративным растениям относит особи, имеющие два-пять побегов, которые располагаются по периферии корневища.

Исходя из вышеизложенного, мы пришли к выводу, что у особей серпухи венценосной одиннадцатого года процессы отмирания и новообразования уравновешены, не наблюдается

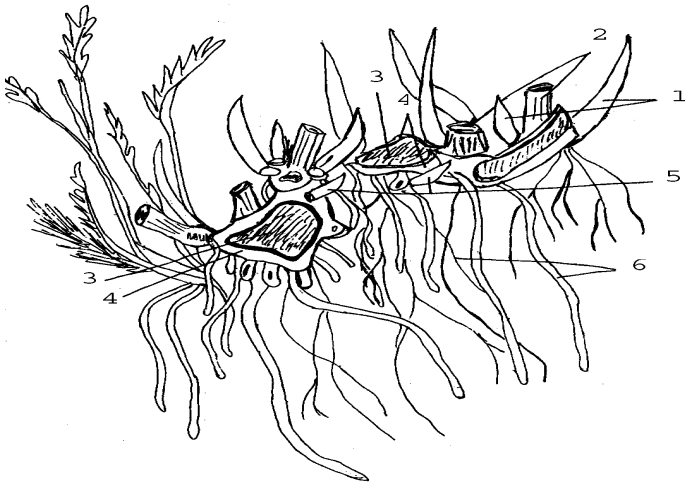


Рис. 6 . Фрагмент куста *Serratula coronata* L. шестого года жизни (начало отрастания). 1 – побеги возобновления, 2 – базальная часть отмерших генеративных побегов, 3 – некроз корневища, 4 – живая часть корневища, 5 – почка, 6 – придаточные корни.

ослабления генеративной функции. Преимущественно все образовавшиеся побеги реализуются в генеративные и формируют семена. Высота побегов составляет до 176 см, что не ниже в сравнении с растениями ранних лет. Но, вместе с этим, наблюдается некоторое снижение числа корзинок на побег – 8.3±0.5 против 10.6-20.0 шт. у особей второго-третьего года жизни. В природных условиях Сибири, по данным Т.Г. Хариной (1990), средневозрастного состояния достигают растения третьего года жизни, а пятилетние относятся к старогенеративным, так как процессы отмирания превалируют над процессами роста и развития.

В условиях среднетаежной подзоны Республики Коми особи с. венценосной одиннадцатого года, несмотря на некоторые признаки старения, являются средневозрастными, что прежде всего связано с условиями их выращивания в культуре: отсутствием конкуренции с другими видами, регулярной прополкой и рыхлением, оптимальной площадью питания. Все это создает благоприятные условия для роста и развития серпухи венценосной в плане долголетия.

Обобщая материал раздела, можно заключить, что серпуха венценосная является кистекорневым, короткокорневищным, многолетним, поликарпическим травянистым растением. В первый год жизни особи серпухи проходят состояния прегенеративного периода: проростков, ювенильного и имматурного. Прохождение этих этапов онтогенеза зависит от сроков и способов посева и метеорологических условий в период вегетации растений. Отмечено, что из прегенеративного периода может выпадать виргинильное состояние. На второй и последующие годы жизни серпуха формирует ортотропные генеративные побеги, которые отмирают после плодоношения, а их базальная часть, с укороченными метамерами, в большинстве случаев становится базальной частью (корневищем) особи, на которой закладываются почки возобновления. При выращивании в культуре растения отличаются долголетием. Старогенеративных, субсенильных и сенильных особей серпухи венценосной не обнаружено.

Глава 7. РОСТ И РАЗВИТИЕ *SERRATULA CORONATA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА СЕВЕРЕ

Основная цель исследований в интродукции растений – выявить приспособление растений к новым климатическим и экологическим условиям произрастания и на основе этого разработать методы и способы по их внедрению в производство. Наиболее общим выражением адаптивности растений на Севере служат два первостепенных фактора: сезонный ритм развития и зимостойкость. Многолетними наблюдениями установлено, что зимостойкость серпухи венценосной была неизменно высокой и не подлежала специальному исследованию. Сезонный ритм развития или последовательная смена фенологических фаз находится в прямой зависимости от изменения погодных условий в течение вегетационного периода. Сроки и продолжительность прохождения фенофаз в направлении приспособления растений к новым условиям – наиболее важные показатели адаптации растений.

7.1. Рост и развитие растений

Серпуха венценосная – исключительно зимостойкое растение. В течение многих лет не выявлено выпадение растений из-за перезимовки, хотя были годы (1991, 1992, 2005, 2006) с достаточно суровыми метеоусловиями. Возвраты холодов ранней весной, что наблюдается ежегодно, практически не отражались на состоянии всходов. Только двукратное отчуждение надземной массы в течение сезона, особенно если второй укос проводили поздно осенью, приводило к выпадению растений от 20 до 30 %.

Рост и развитие вида – есть природный признак, который приобретен в результате эволюционного развития живого организма. Если виды-интродуценты способны изменяться соответственно своей внутренней природе, то возможна более быстрая их адаптация к новым условиям произрастания. М.В. Культиасов (1969) отмечал, что изменения, возникшие в растениях при интродукции, могут усиливаться в потомстве.

На формирование оптимального агроценоза на посевах растений первого года жизни большое влияние оказывает качест-

во посевного материала. Семена серпухи характеризуются неглубоким физиологическим покоем, который длится свыше семи месяцев. При длительной (70-75 дней) стратификации лабораторная всхожесть семян достигала 85-95 %, в то время как энергия прорастания и лабораторная всхожесть нестратифицированных семян составляла 18-21 % (Мишуров и др., 1995, 1997).

При весеннем посеве стратифицированными семенами всходы появляются на 7-14, массовые всходы – на 15-25 день. В первый год жизни развитие идет сравнительно медленно. Сначала появляются семядольные листочки, спустя 30-40 дней после всходов – настоящие листья. В течение вегетационного периода формируется розетка из одного-двух укороченных вегетативных побегов, имеющих до 5-20 листьев, которые в конце лета могут достигать высоты 70-90 см. В первый год жизни основная масса растений находится в вегетативной фазе, лишь единичные растения вступают в фазу бутонизации, иногда формируя один-два генеративных побега.

В условиях теплицы стратифицированные семена проросли на пятый-седьмой день после посева. В открытом грунте при весенних и летних сроках сева – на 19-23-й день. При посеве в открытый грунт нестратифицированных семян этот период увеличивается на 19-27 дней. Подзимний посев семян в открытый грунт позволяет получать всходы серпухи венценосной в конце мая-начале июня. Период до появления первого настоящего листа длится 14-17 дней. Вегетация растения первого года жизни продолжается до конца сезона (73-115 дней), в зависимости от сроков и способов посева.

В опыте по выращиванию рассадой рост и развитие растений первого года жизни в значительной степени зависят от сумм положительных температур в этот период. Наиболее благоприятным был 1998 г. Розетка особей достигла высоты 44.5±2.1 см, число листьев – 6.6±1.3 шт. В 1999 г. растения серпухи венценосной были высажены в открытый грунт 20-25 июня. Вторая половина июня и июль были жаркими, с недобором осадков, а август характеризовался неустойчивой погодой, осадки наблюдались преимущественно во второй и третьей декадах; в сентябре были частые заморозки. Метеорологические условия сезона наложили определенный отпечаток на формирование растений первого года жизни. Высота ортотропных побегов серпухи на 30 сентября составляла до 50.2±1.2 см, а розетка особи

состояла из 5.8±1.3 шт. листьев. В 2000 г. погодные условия июня были благоприятными для приживаемости рассады. Июль был жарким и преимущественно без осадков, в связи с этим пахотный слой почвы находился в слабоувлажненном состоянии, а верхний слой почвы (0-10 см) был сухим. В этот период растения практически приостановили свой рост. Август и сентябрь отличались прохладной и дождливой погодой. Хотя сумма эффективных температур с начала вегетационного периода составила 1079-1461°, что выше нормы на 259-300°, но неблагоприятный водный режим в течение вегетации сдерживал рост растений. К концу вегетационного сезона растения достигли высоты 24.2±1.1 см, а розетка состояла из четырех-пяти листьев. Следовательно, метеорологические условия сезона оказывают большое влияние на рост растений первого года жизни. Так как корневая система растений на ранних этапах развития располагается в верхних слоях почвы, то при сильной ее увлажненности в это время рост растений задерживается.

В последующие годы жизни весеннее отрастание растений зависит, прежде всего, от температурного фактора того периода. В годы с ранней весной фаза массового отрастания наступала на 10-20 дней раньше, чем при холодной затяжной весне. Массовое отрастание растений обычно происходит с 24 мая по 7 июня, в зависимости от года исследований (табл. 5-7). В 1999 г. начало отрастания растений серпухи венценосной зафиксировано 26-27 мая, что на 9-11 дней позже, чем в 1998 и 2000 гг. Конец мая–начало июня 1999 г. были самыми холодными за годы исследований. Среднемесячная температура воздуха была ниже нормы на 4-7°. К третьей декаде июня высота растений существенно увеличивается. Наблюдения, проведенные в динамике через 10 дней, позволили установить, что нарастание в высоту продолжается до фазы плодоношения и выражается одновершинной кривой. Рост растений до начала июня идет медленно, а в последующие 20-30 дней темпы роста резко повышаются. Среднесуточные приросты (3-4.5 см) отмечены в фазе бутонизации. Продолжительность периода от массового отрастания до массовой бутонизации составляла 48-52 дня. Высота ортотропных побегов с возрастом увеличивается (рис. 7-9), к третьему-четвертому году жизни достигает 163-167 см и затем стабилизируется, незначительно изменяясь лишь в силу погодных условий полевого сезона. Например, для особей шестого года жизни высота составляет 175±1.7, а 11-го – 172.7±2 см.

Таблица 7

Влияние температурного фактора на показатели темпов развития *Serratula coronata* L.

Год наблюдений	Год жизни растения	Период развития											
		Отрастание–бутонизация				Бутонизация–цветение				Цветение–плодоношение			
		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
1998	4	792.9	16.5	48	0.061	302.4	17.8	17	0.056	477.8	14.6	34	0.071
	5	827.4	16.6	50	0.060	322.0	18.9	17	0.053	438.6	13.7	32	0.073
	6	861.9	16.6	52	0.060	276.8	17.3	16	0.058	438.6	14.1	32	0.073
1999	2	812.4	17.3	47	0.059	156.8	19.6	8	0.051	516.6	13.6	38	0.074
	5	907.6	17.8	51	0.056	156.8	19.6	8	0.051	496.6	13.4	38	0.077
	6	851.6	17.4	49	0.056	156.8	19.6	8	0.051	509.6	13.4	38	0.075
2000	2	813.7	16.6	49	0.060	185.2	20.6	9	0.049	616.2	12.3	50	0.081
	3	779.2	16.6	47	0.060	186.0	20.7	9	0.048	635.8	12.5	51	0.080
	6	848.2	16.6	51	0.060	164.0	20.5	8	0.049	642.0	12.5	52	0.081

Условные обозначения: I – сумма температур, °C; II – среднесуточная температура, °C; III – число дней за период развития; IV – суточная скорость развития, доли периода.

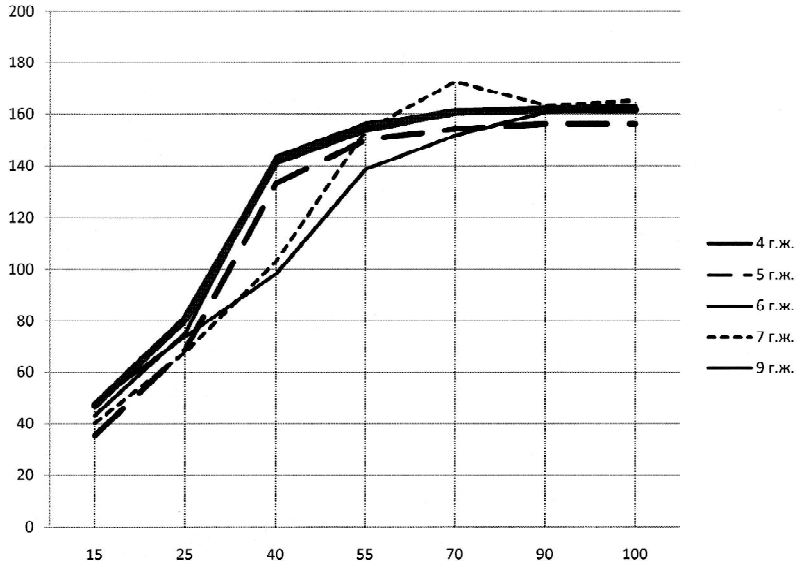


Рис. 7. Динамика роста *Serratula coronata* L. разных лет жизни в 1998 г.

Здесь и на рис. 8, 9: по горизонтали – время, дней; по вертикали – высота, см.

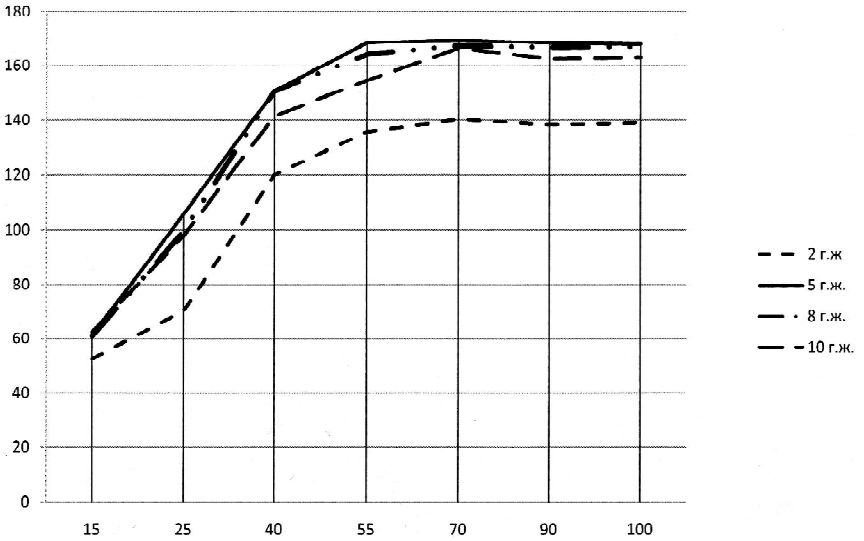


Рис. 8. Динамика роста *Serratula coronata* L. разных лет жизни в 1999 г.

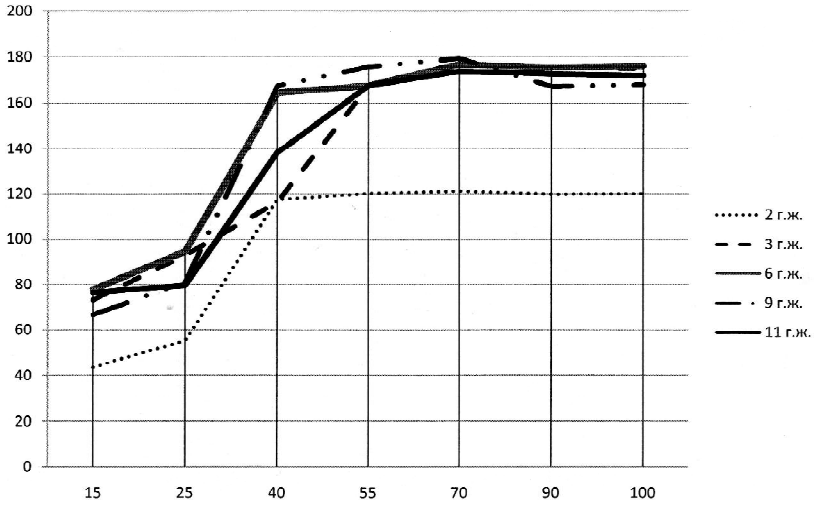


Рис. 9. Динамика роста *Serratula coronata L.* разных лет жизни в 2000 г.

Фаза начала цветения серпухи зафиксирована в наиболее ранние сроки в 2000 г. (15-18 июля). Разрыв между датами начала цветения у растений разных лет жизни составил два-три дня. Самое раннее цветение отмечено у особей третьего года. Период бутонизация-цветение в зависимости от года исследований составляет от восьми до семнадцати дней. Более коротким он был в 1999 и 2000 гг., чему способствовали высокая среднесуточная температура и малое количество осадков (табл. 7).

Начало плодоношения для растений серпухи венценосной фиксируется с третьей декады июля по начало августа. Более раннее плодоношение за исследованные годы отмечалось в 2000 г., а позднее – в 1999 г., разрыв в датах составил 10-12 дней. Период массовое отрастание - массовое плодоношение в зависимости от года равен 95-110 дням.

Известно, что одними из основных факторов, влияющих на скорость роста и развития растений, являются свет и тепло. Под их воздействием в растениях происходят необратимые биологические процессы, необходимые для прохождения и завершения жизненного цикла. Влага и питательные вещества, как экологические факторы, способствуют улучшению или, наоборот, ограничивают использование энергии тепла и света.

Исходя из многолетних данных по интродукции растений, установлено, что тепло на Севере, как правило, находится в

дефиците для многих возделываемых растений и любые изменения тепла в ходе роста приводят к определенным реакциям в развитии растений. Если источник света принять как фактор среды, то для растений, выращиваемых в одних и тех же регионах, величина его будет постоянной. Исходя из данных постулатов, мы провели сравнительную оценку влияния тепла на изменение скорости роста и развития растений серпухи венценосной разного возраста. Для этого мы воспользовались методическим подходом В.А. Смирнова и В.А. Корнейчук (1970) для изучения влияния тепла на молодые и средневозрастные генеративные растения серпухи венценосной.

Анализируя наши данные по периодам развития, приведенные в табл. 7, не трудно заметить, что адаптивные реакции серпухи венценосной в значительной степени зависели от температуры воздуха и в меньшей – от возраста растений. Реакция растений на температуру проявлялась как на ранних этапах сезонного роста и развития, так и в фазе цветения и плодоношения.

Весной температура воздуха подвержена значительным колебаниям, иногда во второй половине мая отмечаются заморозки. Температура мая и первой половины июня в целом оказывает существенное влияние на продолжительность периода отрастание–бутонизация, которая колебалась в годы наблюдений от 47 до 52 дней.

Август в условиях Севера также отличается неустойчивой погодой, с сильными перепадами суточной температуры, а иногда с заморозками на почве. В этом месяце наблюдается постепенный переход к низким температурам, что отражается на цветении и плодоношении. Характерны заметные различия температурного фактора по годам. Так, снижение среднесуточной температуры всего лишь на 2 °С в 2000 г. по сравнению с 1998 г. привело к увеличению периода цветение-плодоношение с 32 до 52 дней (табл. 7).

Более выровненные температурные условия в середине лета отмечены в период бутонизация–цветение серпухи венценосной. Но и тогда роль каждого градуса тепла может быть различной для роста и развития растений. По нашим данным, период бутонизация–цветение составил за 1998 г. 16-17 дней при среднесуточной температуре воздуха 17.8-18.9 °С; для сравнения, в 1999 г. у растений из-за повышения среднесуточной температуры на 2° межфазный период сократился в два раза, а в

последующем 2000 г. растения развивались, когда среднесуточная температура была еще на один градус тепла выше, чем в 1999 г., но при этом наблюдалось увеличение межфазного периода на один день.

Аналогичная закономерность отмечена В.А. Смирновым и В.А. Корнейчук (1970) для гречихи посевной (обыкновенной), где повышение температуры воздуха от 12 до 14° сокращает продолжительность межфазного периода почти на два дня, а повышение температуры от 18 до 20° сокращает продолжительность периода менее чем на один день.

Для быстрого и лучшего развития растений необходима определенная среднесуточная температура, при превышении которой межфазный период может увеличиться и, наоборот, при снижении – уменьшиться. Для оценки скорости развития межфазного периода используют «суточную скорость развития растений» в межфазные периоды, и она слагается из доли межфазного периода, проходимого растением за сутки, и является весьма чувствительным показателем. Достаточно иметь разницу в 1-2° между особями (сортами), чтобы определить степень их адаптивности к условиям выращивания. В наших наблюдениях между молодыми и средневозрастными генеративными растениями не выявлено большого различия в скорости развития внутри каждого периода, что говорит о высокой адаптивности серпухи, независимо от возраста растений.

Обобщая вышеизложенное, можно отметить, что серпуха венценосная характеризуется ранневесенним отрастанием, но при этом большую роль играют метеорологические условия года и в особенности – температурный фактор. Высокие среднесуточные температуры воздуха и недостаток осадков приводят к сокращению периода бутонизация–цветение. Выявленная суточная скорость развития в межфазные периоды серпухи венценосной свидетельствует о ее высокой адаптивности при выращивании в культуре на Севере.

7.2. Урожайность надземной массы

Определяющим фактором продуктивности серпухи венценосной является урожайность надземной массы. В 1998 г. в коллекции растений разных лет жизни проводили учет урожайности надземной массы, структуры урожая в динамике по

фазам развития: начала бутонизации, массовой бутонизации, массового цветения, плодоношения.

В 1999 г. урожайность надземной массы определяли у растений с. венценосной пятого, восьмого, десятого годов жизни в фазу массовой бутонизации. В 2000 г. на коллекциях разных лет учет урожайности осуществляли в фазах вегетации и массовой бутонизации.

Наблюдения, проводимые за динамикой урожайности в течение вегетационного периода, показали, что максимальная надземная масса не зависимо от года жизни растений формируется в фазу массовой бутонизации (табл. 8-11). Это связано с тем, что к данному периоду серпуха венценосная достигает наибольшей высоты, происходит развертывание листьев среднего и верхнего ярусов. Так, в 1998 г. (табл. 8) урожайность растений в эту фазу составила 5.40-6.51 кг/м^2 сырой и 1.33-1.83 – сухой массы. Облиственность – 43-53 %. В фазу массового цветения урожайность сырья тоже остается на высоком уровне, процент сухого вещества составляет 29.3-32.0. В фазу плодоношения урожайность надземной массы равна 2.64- 4.61 кг/м^2 сырой и 1.23-2.22 – сухой массы. Снижение урожайности объясняется тем, что в период созревания семян на растениях происходят отмирание нижних стеблевых листьев, постепенное подсыхание стеблей; процент сухого вещества возрастает до 39-57.

Изучение динамики структуры урожая надземной массы по фазам развития показало, что ее изменение в течение вегетационного сезона у растений с. венценосной независимо от

Таблица 8

Урожайность надземной массы (кг/м^2) *Serratula coronata* L. в 1998 г.

Год жизни	Начало бутонизации			Массовая бутонизация			Массовое цветение			Плодоношение		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
4	4.20	45	17.1	6.42	46	28.2	6.43	45	32.0	3.85	49	38.5
5	4.07	44	21.0	6.51	48	24.0	5.66	38	31.3	2.64	44	46.0
6	3.63	43	23.5	5.44	43	30.0	5.00	43	30.3	3.60	32	39.0
7	5.02	50	21.3	5.40	53	24.0	5.74	47	33.0	4.61	50	44.0
10	5.40	48	25.6	6.43	53	24.0	4.50	47	29.3	3.92	43	57.0

Условные обозначения: I – сырая масса; II – облиственность, %; III – сухое вещество, %.

Таблица 9

Урожайность надземной массы (кг/м²) *Serratula coronata* L. в 1999 г. (фаза массовой бутонизации)

Год жизни	Число побегов на особь, шт.	Высота, см	Сырье		Процент сухого вещества	Листья		Стебли		Корзинки	
			I	II		I	II	I	II	I	II
5	14.8	176.5	3.82	1.30	33.8	1.90	0.50	1.62	0.55	0.32	0.12
8	12.4	165.1	3.85	1.41	35.5	1.85	0.51	1.63	0.65	0.40	0.15
10	22.2	159.2	5.10	1.72	33.2	2.45	0.60	2.20	0.86	0.55	0.20

Условные обозначения: I – сырая масса; II – сухая масса.

Таблица 10

Динамика структуры урожая надземной массы *Serratula coronata* L. в возрастном аспекте, % (1998 г.)

Год жизни	Фаза развития	Листья	Стебли	Корзинки
	Начало бутонизации	45	53	2
4	Массовая бутонизация	46	48	6
	Массовое цветение	45	38	17
	Плодоношение	49	42	9
	Начало бутонизации	44	52	4
5	Массовая бутонизация	48	46	5
	Массовое цветение	38	39	23
	Плодоношение	44	45	11
	Начало бутонизации	42	55	3
6	Массовая бутонизация	43	52	5
	Массовое цветение	43	45	12
	Плодоношение	32	55	13
	Начало бутонизации	50	48	2
7	Массовая бутонизация	53	42	5
	Массовое цветение	47	38	15
	Плодоношение	50	40	10
	Начало бутонизации	48	51	1
10	Массовая бутонизация	53	40	7
	Массовое цветение	47	38	15
	Плодоношение	43	44	13

Таблица 11

Урожайность и структура надземной массы *Serratula coronata* L. в зависимости от возраста растений (2000 г.)

Год жизни	Вегетативная фаза					Массовая бутонизация					
	Число побегов на особь, шт.	Высота растений, см	Урожайность, кг/м^2		Облиственность, %	Число побегов на особь, шт.		Высота растений, см	Урожайность, кг/м^2		Облиственность, %
			сырой массы	сухой массы		генеративных	вегетативных		сырой массы	сухой массы	
2-й	4.0	39.4	0.18	0.05	63	2.3	2.2	119.6	1.00	0.28	31
3-й	10.2	48.6	1.07	0.30	59	12.6	1.7	170.6	5.57	1.54	49
4-й	13.4	47.4	1.18	0.40	55	13.8	1.0	168.3	6.40	1.40	46
5-й	15.5	49.2	1.14	0.39	56	18.0	–	172.7	7.60	1.60	48
6-й	21.1	53.5	1.36	0.38	51	14.6	–	165.4	6.42	1.93	43
7-й	14.7	48.7	1.22	0.40	58	18.0	–	167.2	5.60	1.92	53
8-й	23.0	39.4	0.97	0.27	60	20.5	–	179.5	4.30	1.52	57
9-й	20.6	47.5	1.07	0.35	59	22.6	–	159.2	3.80	1.15	53
11-й	17.5	49.0	1.14	0.32	45	17.5	–	176.9	5.36	1.92	45

возраста имеет сходный характер (табл. 9, 10). Так, в фазу начала бутонизации в структуре урожая доля листьев равна 43-45, стеблей – 50-53 %. Далее, к фазе массовой бутонизации, сохраняется почти такое же соотношение листьев и стеблей, на соцветия приходится 5-7 %. К фазе массового цветения доля соцветий в структуре урожая возрастает до 15-23 %.

В целом абсолютные показатели продуктивности надземной массы зависели, с одной стороны, от высоты растений, с другой – от возраста посадки и числа побегов на особи. Так, например, по данным 2000 г. для растений серпухи венценосной пятого-шестого года жизни ежегодное возрастание числа генеративных побегов на особь напрямую влияет на повышение урожайности надземной массы, а затем, с увеличением возраста – снижение. Включается фактор загущения и конкуренции на площади посадки (табл. 11), часть особей вытесняется и идут возрастные преобразования у господствующих.

В целях получения наибольшего урожая надземной массы, особенно листовой, и, соответственно, выхода фитоэкдистероидов нами изучены двуукосность и отавность растений. При контрольном однократном скашивании растений укос проводился в фазе массовой бутонизации (6.07-14.07). Урожайность составила 5.29 кг/м^2, облиственность сырья – 50-55 %. При двукратном – в фазе вегетации (24.06) по мере достижения травостоем высоты 90 см, второй укос (3.09) – когда растения вступали в фазу бутонизации и достигали 90-100 см. Растения начинают отрастать через три-пять дней после укоса и через 45-50 дней формируют полноценный второй укос, представленный розеткой многочисленных укороченных вегетативных побегов высотой 70-90 см (Мишуров и др., 1995; Мишуров и др., 2003). В сумме за два укоса серпуха венценосная четвертого года жизни формировала урожай 6,0 кг/м^2 зеленой и 0.9 – сухой массы. Причем доля листьев в получаемом сырье очень высока и составляла 72-76 %. Урожайность сухой массы второго укоса – 42 % от общей массы.

Установлено, что двукратное отчуждение надземной массы в течение сезона сказывается в последующие два года на росте растений, урожайности и зимостойкости. Высота травостоя снижается на 10-16 см, урожайность надземной массы – на 40 %.

Для успешности возделывания серпухи венценосной в культуре был изучен кроме семенного и вегетативный способ размножения. Известно, что при семенном способе влияют опреде-

ленные сдерживающие факторы – отсутствие достаточного количества семян, их разнокачественность по степени спелости, типам покоя, всхожести и выживаемости формирующихся из них растений (Андреева и др., 1987; Фролов, Полетаева, 1994). По мнению некоторых исследователей (Илиева, 1971; Семенихин, Муш, 1974; Ганиев, 1980; Фролов, Полетаева 1998), вегетативный способ размножения позволяет избежать ряда проблем, связанных с семенами.

Ш.Г. Ганиев (1980) отмечает, что некоторые виды семейства астровых, в частности *Serratula sogdiana* Bunge, можно размножать как семенным, так и вегетативным способом. При вегетативном размножении урожайность фитомассы двулетних особей равна таковой четырехлетних растений семенного происхождения.

Нами был поставлен опыт по вегетативному размножению с. венценосной. Путем деления (весной) особей пятого года жизни в средневозрастном генеративном состоянии был получен посадочный материал. Выживаемость растений составила 100 %. В середине лета четверть растений сформировала по одному слаборазвитому генеративному побегу высотой 40-60 см, остальные оставались в вегетативном состоянии. К концу августа растения были представлены розеточным побегом высотой 50±5 см с восьмью-десятью хорошо развитыми перисторассеченными листьями. В дальнейшем (со второго года жизни) провели сравнительную оценку урожайности надземной массы серпухи семенного и вегетативного происхождения. Необходимо отметить, что у растений, полученных путем вегетативного размножения, так же, как и у особей семенного происхождения, наиболее интенсивный рост побегов наблюдается в фазах бутонизации и начала цветения. К концу цветения рост побегов заканчивается.

Как показано в табл. 12, при вегетативном способе размножения на второй год жизни число генеративных побегов в кусте, по сравнению с особями семенного происхождения, больше в 2.2 раза, на третий год – в 1.7. Урожайность надземной массы растений вегетативного происхождения на второй год жизни составляет 2.35 сырой и 0.94 сухой против 1.00 сырой и 0.38 кг/м^2 сухой массы растений, полученных из семян, т.е. в среднем в 2.4 раза больше. На третий год – 4.63 и 2.50 кг/м^2 сырой массы соответственно. По структуре урожая и высоте побегов растения семенного и вегетативного происхождения

Таблица 12

Сравнительная оценка урожайности надземной массы *Serratula coronata* L. семенного и вегетативного происхождения (фаза массовой бутонизации)

Год жизни	Высота растений, см	Число генеративных побегов на особь, шт.	Облиственность, %	Урожайность сырой массы, кг/м^2			Урожайность сухой массы, кг/м^2		
				I	II	III	I	II	III
Растения семенного происхождения									
2	121.2	2.3	31.1	0.31	0.63	0.05	0.12	0.25	0.01
3	162.0	8.2	46.2	1.16	1.06	0.28	0.45	0.40	0.11
Растения вегетативного происхождения									
2	130.0	5.1	35.5	0.84	1.36	0.15	0.34	0.54	0.06
3	157.2	14.0	61.5	2.67	1.58	0.38	0.88	0.52	0.12

Условные обозначения: I – листья; II – стебли; III – соцветия.

имеют близкие значения. Но за счет большего числа генеративных побегов у особей, полученных вегетативным путем, урожайность выше.

Обобщая вышесказанное, следует отметить, что в течение вегетационного периода максимальная урожайность надземной массы фиксируется в фазу массовой бутонизации, и к фазе массового цветения она практически не меняется. В структуре урожая в ходе роста и развития растений наблюдается следующая тенденция: в вегетативную фазу масса листьев в общем урожае составляет порядка 60-70 %, затем облиственность уменьшается и от фазы начала бутонизации до начала плодоношения составляет 40-50%. На протяжении всего периода вегетации доле стеблей в биомассе растений принадлежит примерно половина.

С возрастом у серпухи венценосной (до четырех-пяти лет) урожайность повышается, что связано с ростом числа генеративных побегов на особь и увеличением высоты растений. Фактически после пяти лет происходит стабилизация высоты растений, и число генеративных побегов возрастает не так существенно, идет их выравнивание на площади посадки. Поэтому урожайность растений последующих лет жизни может быть близкой и даже колебания высоты побегов по годам не влияют на данный показатель. Серпуху венценосную можно размножать как семенным, так и вегетативным путем.

7.3. Биология цветения

Биология цветения – широкое понятие, охватывающее последовательность и продолжительность цветения в различных частях соцветия, особенности опыления в связи с ролью насекомых-опылителей и другими факторами, жизнеспособность пыльцы и оплодотворение, влияние факторов внешней среды на цветение и оплодотворение.

Соцветия с. венценосной – рыхлые, прямые метелки. Цветение серпухи начинается с верхушечной корзинки и распространяется базипетально (рис. 10). В пределах корзинки сначала распускаются краевые, затем срединные цветки (рис. 10, 11). В первые дни в корзинках раскрывается 3-5 % от общего числа цветков. Их массовое распускание наблюдается на пятый-седьмой день с момента начала цветения и продолжается в основном в течение 5-13 дней. При неблагоприятных метеорологических условиях или позднем начале цветения не все корзинки в метелке успевают зацвести и распускание цветков в них может затягиваться до конца сентября. Поэтому иногда растения могут уходить под снег в состоянии цветения боковых соцветий нижних ярусов. Продолжительность цветения метелки с. венценосной обычно составляет 26-31 день.

Установлено, что суточный ритм цветения у серпухи зависит от температуры, влажности воздуха и времени суток. Максимальное число распустившихся цветков серпухи венценосной

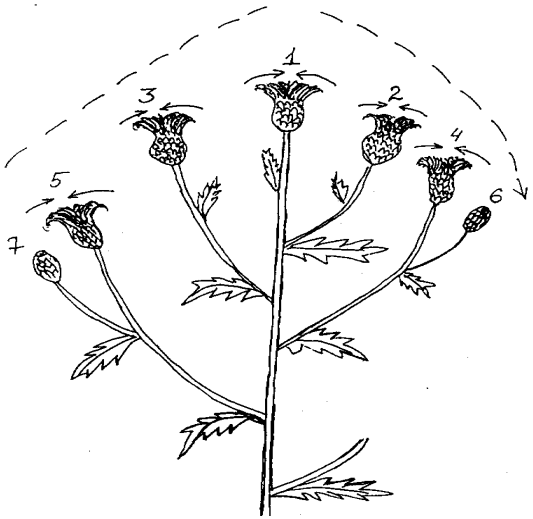


Рис. 10. Порядок зацветания соцветия *Serratula coronata* L. (схема).

1-7 – очередность распускания корзинок;

– – – центробежное направление распускания корзинок;

→ ← – центростремительное направление распускания цветков в корзинке.

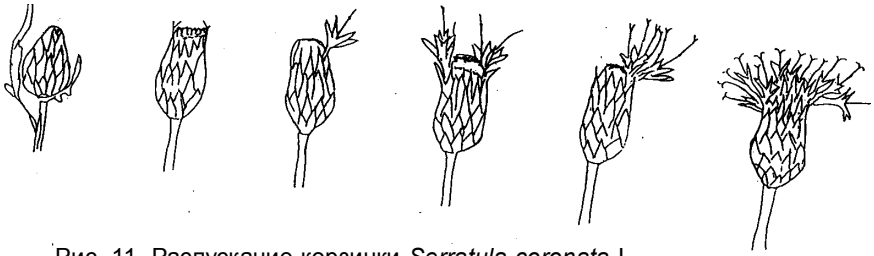


Рис. 11. Распускание корзинки *Serratula coronata* L.

приходится на период с 9 до 11 ч. (рис. 12, 13). Причем в жаркий день (20 июня 2000 г.) начало распускания цветков фиксируется уже с 7.30, а к 8 ч утра кривая их числа резко идет вверх. Напротив, в холодную погоду 25 июля 2001 г. при температуре воздуха 9-12° начало распускания цветков наблюдалось в 8.30. В этот день с 7 до 13 ч у с. венценосной раскрылось 24.7 шт. цветков (рис. 13). Данный показатель почти в четыре раза меньше зафиксированного для жаркого дня 2000 г. Проанализировав сведения по суточному ходу распускания цветков с. венценосной в прохладном 2001 г., можно отметить, что

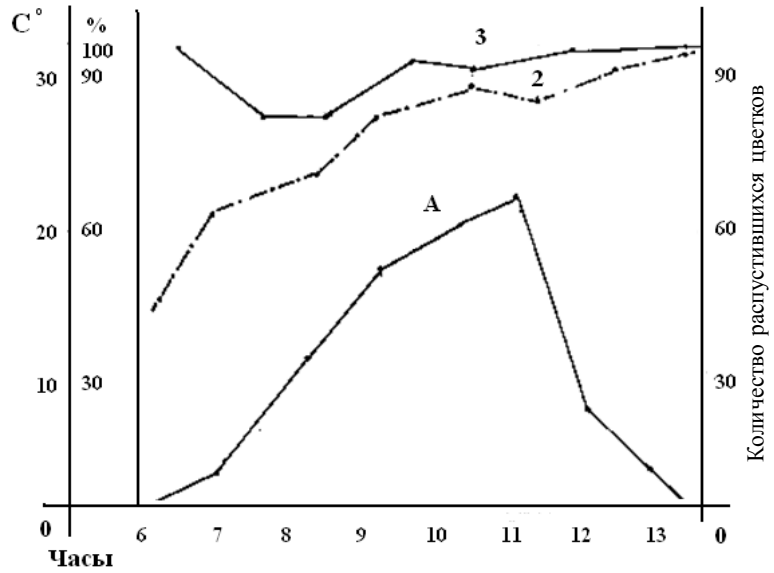


Рис. 12. Динамика суточного распускания цветков *Serratula coronata* L.: А – 20 июня 2000 г.; 2 – температура воздуха (°С), 3 – относительная влажность воздуха (%).

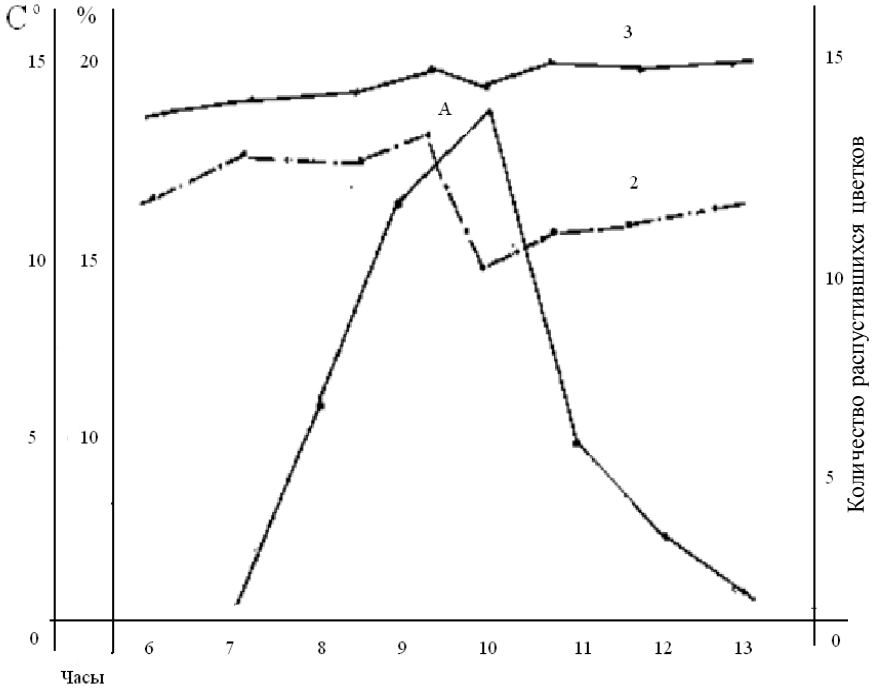


Рис. 13. Динамика суточного распускания цветков *Serratula coronata* L.: А – 25 июля 2001 г.; 2 – температура воздуха (°С), 3 – относительная влажность воздуха (%).

с 9 до 11 ч зацвело 83 % цветков. После 13 ч волна цветения затухает. В вечерние и ночные часы распускания цветков не наблюдается. Эта закономерность проявляется независимо от погодных условий в период цветения. Общая схема распускания цветков серпухи венценосной в жарком 2000 г. – аналогичная, с менее выраженной крутизной графического изображения.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что суточный пик раскрытия цветков у серпухи приходится на полуденные часы. Высокая температура утром способствует более раннему по времени началу раскрывания цветков и массовости зацветания.

Как уже отмечалось выше, погодные условия в период цветения серпухи венценосной в благоприятный 2000 г. ускоряли ход распускания цветков в соцветии, вследствие чего в верхушечной корзинке на вторые-третьи сутки с начала цветения

распустилась большая часть цветков. Раскрытие цветков в боковой корзинке завершилось за три дня, причем максимум распускания пришелся на второй день с начала цветения. В переводе на весь массив посадки можно резюмировать, что теплая погода с температурой воздуха 20-25 °С в период цветения способствует быстрому зацветанию цветков в корзинках. При таких условиях верхушечные корзинки серпухи венценосной распускаются за три, боковые – за три-четыре дня.

Морфологические особенности цветка. Цветок с. венценосной до зацветания слабо наклонен внутрь корзинки. Венчик с еще не разошедшимися лепестками имеет длину 19 мм. Цвет суженной части венчика – белый, расширенной – сиренево-фиолетовый. Пестик с еще не раскрывшимися лопастями длиной 19-20 мм лишь на 1 мм возвышается над сросшимися тычинками. Цвет его нижней части – белый, верхней – темно-фиолетовый. Длина тычинок – 8 мм, по всей длине они равномерно окрашены в темно-фиолетовый цвет. Летучка длиной 11 мм, в нижней части – белая, в верхней – рыжеватая.

У полностью раскрывшегося цветка летучка длиной до 12 мм, окраска остается прежней. Длина цветка увеличивается до 27 мм. Пестик с двумя разошедшимися лопастями длиной 27 мм почти на 7 мм возвышается над расширенной частью венчика. Длина лопастей рыльца составляет 2.5 мм. Тычинки увеличиваются до 12 мм, их окраска остается прежней. После оплодотворения все части цветка становятся вялыми, тургор падает, они постепенно засыхают. Продолжительность цветения одного цветка с. венценосной составляет двое-трое суток.

Одной из важнейших задач при изучении биологии цветения является выяснение способов опыления. Для с. венценосной характерно перекрестное опыление цветков, которое достигается неодновременностью созревания пыльников у тычинок и рыльца пестика – дихогамией. Созревание пыльников наступает раньше, чем рыльца (явление протерандрии). При этом рыльце располагается значительно выше пыльников, чем достигается пространственная изоляция. На рис. 14 схематично изображены разные стадии раскрытия цветка серпухи. Раскрытие цветков происходит медленно – в течение 0.4-4 ч. При низкой среднесуточной температуре (9-13 °С) этот процесс затягивается на 32-35 ч. Продолжительность цветения зависит от метеорологических условий: с повышением температуры сокращается, а с понижением температуры и выпадением осадков в

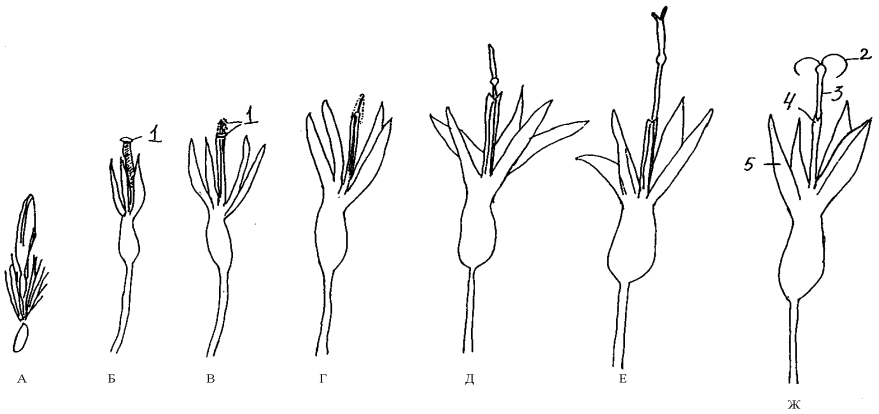


Рис. 14. Динамика распускания цветка серпухи венценосной.

А – закрытый цветок; Б-Е – рост пестика; Ж – цветок, готовый к опылению (лопасти рыльца полностью разошлись).

1 – пыльца, 2 – лопасти рыльца, 3 – столбик, 4 – пыльниковая трубка, 5 – венчик.

этот период – удлиняется. Время от появления пыльцы до начала роста рылец составляет 0.4-2.5 ч. От начала роста до полного расхождения рылец – 4-32 ч.

Опыление с. венценосной осуществляется шмелями, пчелами, изредка бабочками. Лет шмелей и пчел находится в тесной зависимости от метеорологических условий. Так, в июле в теплую солнечную погоду лет шмелей начинается с восходом солнца и заканчивается с его заходом. Отдельные особи часто остаются на плантации серпухи на ночь. Лет пчел начинается после 6 утра, когда температура воздуха повышается до 14-16 °С и заканчивается в 19-20 ч. В холодную, особенно дождливую погоду лет опылителей не наблюдается. Например, при изучении суточного ритма цветения 25 июля 2001 г. нами отмечено, что при средней температуре воздуха 10.6 °С (в период с 6 до 12 ч) и пасмурной погоде опылителей не было, и лишь с повышением температуры до 13-15 °С появились единичные опылители, преимущественно шмели.

Вопрос о наличии у с. венценосной возможности самоопыления изучали путем изоляции отдельных корзинок с помощью капроновых изоляторов. Как показали наши наблюдения, при изоляции возможно завязывание семян. Изгибание трубки венчика у цветков серпухи венценосной к периферии корзинки и расположение пыльников выше лопастей венчика способству-

ют осуществлению контактной гейтеногамии (Заплатин, 1984). При свободном опылении у серпухи венценосной количество завязавшихся семян составляет 87.3, а при самоопылении – всего 10.0 % (табл. 13).

Таблица 13

Завязываемость семян *Serratula coronata* L. при свободном опылении и изоляции

Вариант опыта	Число		Процент завязывания плодов
	опыленных цветков, шт.	завязавшихся плодов, шт.	
Свободное опыление	1816	1579	87.3
Изолированные корзинки	1636	164	10.0

Наши данные в целом согласуются с результатами П.И. Заплатина (1984), изучавшего семенную продуктивность серпухи венценосной и с. неколючей в природных местообитаниях. Им показано, что при свободном опылении у серпухи венценосной семенификация составляет 60.5, а при самоопылении – 7.4 %.

Обобщая вышеизложенное, следует выделить главный момент – в суточном ходе цветения у серпухи венценосной пик распускания цветков приходится на период с 8 до 12 ч.

Наиболее интенсивно цветение серпухи происходит при теплой солнечной погоде с температурой воздуха 25-27 °С и относительной влажностью 80-90 %. Погода с низкими среднесуточными температурами и затяжными дождями отрицательно действует на процесс цветения. Основной способ опыления с. венценосной – ксеногамный, но возможно образование плодов и при самоопылении (в целом не более 10 % от общего количества цветков).

7.4. Семенная продуктивность

Изучение семенной продуктивности и факторов, определяющих и влияющих на нее, как для дикорастущих, так и для интродуцируемых растений является важным вопросом.

Необходимо отметить, что сложному соцветию серпухи венценосной свойственна высокая степень полиморфизма (рис. 15). Метелка серпухи венценосной по числу боковых осей характеризуется повышенным и высоким уровнем изменчивости неза-

висимо от возраста растений (табл. 14). Число боковых корзинок первого порядка в зависимости от года жизни варьирует от 2 до 14 шт. на побег. В среднем на генеративный побег их число у растений разных лет близко и составляет 6.2-7.0 шт. Исключением являются особи третьего года, у которых данный показатель равен 10.3 шт. Большее число корзинок первого порядка в данном случае обусловлено большей ветвистостью метелки.

Очень высокий уровень изменчивости характерен для корзинок второго порядка. Их число варьирует в широких пределах и, например, для растений серпухи венценосной третьего года может составлять от 0 до 28 корзинок на побег. Следовательно, для структуры сложного соцветия серпухи венценосной характерны высокий и очень высокий уровни изменчивости независимо от года жизни особей. Особенно это отмечается для числа корзинок второго порядка.

С возрастом число генеративных побегов на особи увеличивается (табл. 15). Высокий коэффициент вариации по данному параметру зарегистрирован у особей серпухи венценосной второго года; в среднем на растение приходится 2.6±0.3 генеративных побегов.

Число корзинок на побег у серпухи венценосной по годам жизни варьирует от 8.3 до 20.0 шт. Наименьшее значение этого показателя зарегистрировано у особей десятого и одиннадцатого годов и составляет соответственно 8.3±0.5 и 8.6±0.6 шт.

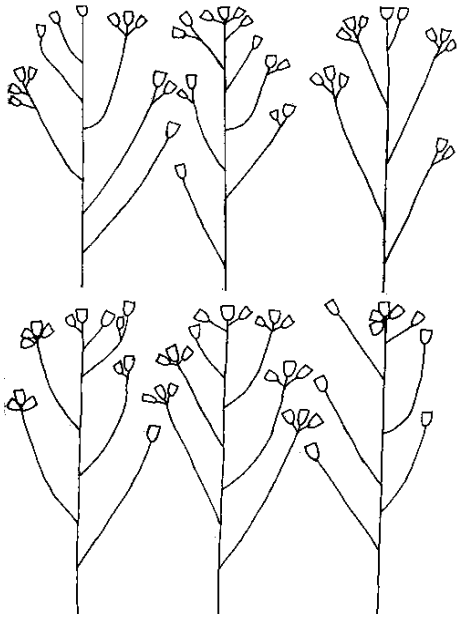


Рис. 15. Изменчивость соцветия *Serratula coronata* L.

Число цветков в апикальной корзинке с. венценосной изменяется от 106.3±2.4 до 112.4±4.6 шт. (табл. 16). Проведенная оценка разниц между средними с помощью критерия Стьюдента (t_d) показала, что

Таблица 14

Изменчивость структуры соцветия (метелки) *Serratula coronata* L.

Год жизни	Боковые оси соцветия, шт.			Корзинки, шт.						
	Lim	M±m	Cv, %	верху-шечные	боковые первого порядка			боковые второго порядка		
					Lim	M±m	Cv, %	Lim	M±m	Cv, %
2	2-9	5.4±0.5	45.6	1.0	2-9	6.2±0.5	39.2	0-18	3.7±1.0	141.8
3	3-16	9.7±0.7	39.6	1.0	7-14	10.3±0.4	21.5	0-28	8.0±1.2	84.6
6	4-15	6.7±0.4	32.5	1.0	3-12	7.1±0.6	25.3	0-18	3.1±1.2	151.1
8	3-11	6.5±0.2	20.5	1.0	3-10	6.2±0.3	30.6	0-15	3.3±0.6	96.3
11	3-9	6.0±0.3	26.4	1.0	3-9	6.4±0.4	35.6	0-14	1.0±0.3	161.8

число цветков у растений второго года жизни отличается от числа цветков у растений других лет (t_d = 6.46, 2.91, 5.70 и 6.90 соответственно). Между средними показателями по числу цветков для растений шестого и седьмого годов различия не достоверны (0.63<2.00). Таким образом, максимальное число цветков в апикальных корзинках зарегистрировано у серпухи венценосной второго года.

Коэффициент вариации по данному показателю изменяется от 8.0 до 22.3 %. Минимальное его значение отмечено у особей седьмого, а максимальное – второго года жизни. По чис-

Таблица 15

Среднее число генеративных побегов на особь и корзинок на побег растений *Serratula coronata* L. разных лет жизни

Год исследования	Год жизни	Число побегов на особь, шт.			Число корзинок на побег, шт.		
		M±m	Cv, %	Lim	M±m	Cv, %	Lim
2000	2-й	2.6±0.3	56.0	1-5	10.6±1.1	54.4	5-23
2000	3-й	12.8±0.7	31.0	6-22	20.0±1.5	42.2	9-45
1999	4-й	15.2±0.8	26.9	5-20	13.6±0.7	29.3	9-22
1999	5-й	15.7±0.8	28.9	4-16	10.7±0.7	39.6	4-18
2000	6-й	19.4±0.9	25.3	7-28	12.0±0.8	37.8	6-24
1999	7-й	20.3±0.9	25.6	15-27	11.6±0.6	31.5	6-18
2000	8-й	23.8±1.5	33.5	14-35	10.3±0.6	32.6	5-17
1999	10-й	21.0±1.2	30.0	17-26	8.6±0.6	37.2	3-16
2000	11-й	17.5±1.5	46.8	7-39	8.3±0.5	35.0	5-17

Таблица 16

Среднее число цветков и семян в апикальной и боковой корзинках *Serratula coronata* L.

Год жизни	Число цветков в верхушечной корзинке, шт.			Число семян в верхушечной корзинке, шт.			Семенификация, %	Число цветков в боковой корзинке, шт.			Число семян в боковой корзинке, шт.			Семенификация, %
	M±m	Cv, %	Lim	M±m	Cv, %	Lim		M±m	Cv, %	Lim	M±m	Cv, %	Lim	
2-й	112.4±4.6	22.3	96-152	91.6±3.1	18.7	90-140	81.5	95.4±3.4	19.3	93-120	75.1±2.4	17.2	82-115	78.7
3-й	106.3±2.4	12.4	88-142	95.3±3.5	20.7	67-137	89.6	81.5±2.5	16.5	45-113	78.1±2.7	19.0	43-105	95.8
4-й	109.4±3.3	21.3	94-133	91.1±3.2	24.7	40-128	83.2	89.3±1.4	10.9	52-114	80.8±1.7	15.0	45-113	90.4
6-й	106.7±3.1	20.5	63-159	98.9±2.7	10.6	65-120	92.7	93.2±2.5	14.7	60-115	84.4±1.3	11.5	58-102	87.3
7-й	106.3±1.6	8.0	77-123	88.0±3.8	23.7	80-130	82.7	81.0±2.1	14.4	61-101	67.8±1.5	12.3	59-100	83.7

Примечание: n = 30; P = 0.95; t = 2.045, где n – число выборки; P – достоверность различий по критерию Стьюдента; t – уровень значимости.

лу семян в апикальной корзинке коэффициент вариации составляет 10.6-23.7 %. Следовательно, можно сказать, что для числа цветков и семян в верхушечных корзинках характерен в основном средний уровень изменчивости. Завязываемость семян в корзинках равна 81.5-92.7 %.

Боковые корзинки содержат меньшее число цветков, чем верхушечные. В среднем в боковой корзинке насчитывается от 81.0±2.1 до 95.4±3.4 цветков. Семенификация боковых корзинок – 78.7-95.8 %. Между средними показателями по числу цветков в боковых корзинках у растений третьего и седьмого годов различия не достоверны (0.84<2.00).

Таким образом, для числа цветков и семян в апикальных и боковых корзинках серпухи венценосной характерен в основном средний уровень изменчивости. Семенификация соцветий высокая.

Установлено, что потенциальная и реальная семенная продуктивность растений (ПСП и РСП) зависит не столько от цветков и семян в соцветиях, сколько от числа корзинок на побегах и побегов на особях. Подтверждение тому можно найти обратившись к табл. 17. Рассматривая семенную продуктивность побега с. венценосной разных лет жизни, видно, что максимальна она у растений четвертого и шестого, а минимальная – второго года жизни. Это связано с большей или меньшей разветвленностью метелки. Число боковых побегов с соцветиями у растений указанных лет жизни равно соответственно 12.6, 11.0 и 5.4 шт.

Отмечено, что ПСП и РСП у растений серпухи венценосной седьмого года жизни близка к таковой шестого года. ПСП и РСП побега одиннадцатого года имеет близкие значения со вторым годом, но за счет большего числа генеративных побегов семенная продуктивность особи выше в шесть раз.

Максимальная ПСП и РСП зафиксирована у растений шестого года жизни. Особи этого возраста, с одной стороны, имеют, как было сказано выше, большее число боковых побегов с соцветиями, а с другой – по числу генеративных побегов практически не уступают растениям седьмого года. Это и обуславливает высокую семенную продуктивность.

Итак, семенная продуктивность серпухи венценосной зависит от числа генеративных побегов в кусте. С возрастом ПСП и РСП растений увеличиваются. Максимальная семенная продуктивность отмечена у растений шестого года жизни. Урожайность семян по годам колебалась от 0.1 до 0.8 т/га.

Таблица 17

Семенная продуктивность *Serratula coronata* L. разных лет жизни

Год жизни	Число генеративных побегов в кусте, шт.	Число боковых ответвлений с соцветиями, шт.	Потенциальная (ПСП)		Реальная (РСП)		Семенификация, %
			побега, шт.	особи, шт.	побега, шт.	особи, шт.	
2-й	2.6±0.3	5.4±0.5	630.3±33.3	1651.3±87.2	449.2±23.7	1496.8±79.1	71.3
3-й	12.8±0.7	9.7±0.7	899.3±39.8	11511.0±510.0	855.0±53.6	10942.6±685.6	95.1
4-й	15.2±0.8	12.6±0.7	1237.3±64.4	18843.5±966.0	1111.1±59.7	16921.4±930.3	89.8
6-й	19.4±0.9	11.0±0.8	1132.1±64.5	21963.1±1251.1	994.3±56.6	19289.4±1098.8	87.8
7-й	20.3±1.0	10.6±0.6	962.5±47.8	19558.0±979.7	804.5±40.0	16348.5±812.3	83.6
11-й	17.5±1.5	6.0±0.3	618.8±43.1	10829.0±753.9	515.3±28.1	9017.2±493.7	83.3

7.5. Биологические особенности семян

В интродукционной работе значительное внимание уделяется семенному размножению растений. И это не случайно, так как репродуктивная способность, качество семян являются хорошими критериями соответствия биологии растений новым условиям интродукции (Некрасов, 1973; Иванова, 1985).

Биологии семян серпухи венценосной посвящено очень небольшое число работ (Харина, 1990; Мишуров и др., 1995; Мишуров и др., 1997). Поэтому целью наших исследований было детальное изучение качества семян с. венценосной и влияния на него различных факторов.

Плод сложноцветных относится к ореховым плодам. Он формируется из нижней завязи; гинецей паракарпный. Плод одногнездный, односемянный. Семянке свойственно наличие придатков, представляющих собой видоизмененные покровы цветка (чашечки). Семянка продолговатой формы, тонкоборозд-чатая. Зародыш дифференцирован на две крупные семядоли, почечку и зародышевый корешок (Харина, 1990), прямой, крупный, который располагается в центре семени и заполняет его объем.

Линейные размеры семян варьируют по годам (табл. 18). Верхний предел длины семян серпухи венценосной в рассматриваемые годы составляет 6.70-7.00, нижний – 4.00-5.20 мм, ширина семян колеблется от 1.00 до 2.00 мм. Амплитуда изменчивости длины семян серпухи венценосной составляет 7.0-13.2, ширины – 12.6-19.0 %. При рассмотрении линейных размеров семян по каждому конкретному году и в целом за период

Таблица 18

Изменчивость линейных размеров семян *Serratula coronata* L. разных лет сбора

Год сбора	Длина, мм		Cv, %	Ширина, мм		Cv, %
	Lim	M±m		Lim	M±m	
1995	4.00-6.80	5.50±0.13	13.2	1.00-1.80	1.30±0.05	19.0
1996	4.50-7.00	6.00±0.13	12.0	1.00-2.00	1.50±0.04	14.6
1997	5.20-6.70	6.20±0.08	7.0	1.10-1.80	1.60±0.03	10.8
1998	4.50-6.80	5.70±0.12	11.5	1.00-2.00	1.50±0.04	14.6
1999	4.50-6.90	5.40±0.14	8.4	1.00-1.70	1.40±0.05	12.6

изучения можно отметить, что изменчивость данных параметров зафиксирована на низком и среднем уровнях.

Длительное хранение семян стало в настоящее время основным видом сохранения генетического фонда растительных ресурсов мира, позволяющим создать новую, более надежную базу для рационального использования биоразнообразия. Сведения о сохранении жизнеспособности и качестве семян серпухи разноречивы. Н.Г. Смирновой (1985) показано, что семена растений рода Серпуха характеризуются низкой жизнеспособностью. Так, из исследованных семи видов, 21 образца данного рода лишь девять имели жизнеспособность в пределах 81-100 %, а у основной массы этот показатель составлял от 0 до 40 %. В среднем для рода Серпуха была зафиксирована жизнеспособность на уровне 31 %, т.е. низкая. Т.М. Парфенова и З.А. Сарычева (1980) относят семена серпухи к группе растений со средней всхожестью (50-65 %). К.Г. Ткаченко с соавторами (1999), изучавшие латентный период некоторых видов Дальнего Востока, зафиксировали для серпухи венценосной всхожесть, равную 84, а для серпухи Комарова – 52 %. В.П. Мишуровым с соавторами (1994) установлено, что стратифицированные семена серпухи венценосной одного года хранения имеют всхожесть 54-73, а нестратифицированные – 20-40 %; лабораторная всхожесть семян второго-четвертого года хранения составляет 29-45 %. Таким образом, исходя из литературных данных, можно заключить, что семена растений рода серпуха имеют в основном среднюю всхожесть. Но, вместе с этим, приводимые данные по всхожести авторы не увязывают с условиями и режимом проращивания семян, сроками хранения, что снижает ценность полученных результатов и их сопоставимость.

Исследование влияния сроков хранения на посевные качества семян (табл. 19) свидетельствует о том, что семена серпухи венценосной, сформированные в благоприятных для плодоношения годы, в течение трех лет сохраняют хорошую всхожесть и энергию прорастания (46-51 и 25-33 % соответственно). Необходимо отметить, что семена сроков хранения от одного до трех лет после сбора при проращивании в лабораторных условиях начинают прорастать уже на второй день, длительность прорастания составляет 12-15 дней. При увеличении срока хранения семян их всхожесть снижается и период прорастания повышается; на пятый год отмечаются лишь единичные проростки. Снижение всхожести и темпов прорастания с ростом сро-

Таблица 19

Влияние сроков хранения на посевные качества семян *Serratula coronata* L.

Длительность хранения, лет	Начало прорастания		Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Продолжительность прорастания, дни
	День	Проросло семян, %			
5	9-й	1	1	5	23
4	7-й	5	8	17	23
3	5-й	30	33	46	15
2	2-й	26	38	48	15
1	2-й	32	25	51	15

ка сухого хранения может объясняться тем, что в процессе хранения семена расходуют часть запасных питательных веществ на дыхание, что приводит к уменьшению энергии прорастания, замедлению ростовых процессов (Еременко, 1975). Сходные данные по влиянию сроков хранения на всхожесть семян были получены Б.А. Постниковым (1985) для рапонтикума сафлоровидного, принадлежащего так же, как и серпуха, к семейству сложноцветных. Автором отмечается, что высокая энергия прорастания характерна для семян одного года хранения. На высоком уровне всхожесть удерживается в первые три года. После четырех-пяти лет хранения семена полностью теряют всхожесть.

В.П. Мишуровым с соавторами (Мишуров и др., 1995, 1997) отмечено, что семена серпухи венценосной без предпосевной обработки имеют низкую всхожесть. Приемом повышения считается стратификация при температуре 1-4 °С в течение 15 суток с последующим проращиванием на свету при температуре 19-20 °С. Наиболее высокая всхожесть (97 %) и дружное прорастание отмечаются после 60-дневной стратификации при температуре 0-1 °С (Харина, 1990). При более длительной стратификации (до 70-75 дней) лабораторная всхожесть семян достигает 85-95 % (Мишуров и др., 1997). У нестратифицированных семян энергия прорастания и лабораторная всхожесть низкие – 18-21 % (Мишуров и др., 1999).

Нами предпринят более детальный анализ динамики прорастания семян серпухи венценосной в год сбора в вариантах: со стратификацией и без (рис. 16). Выяснено, что свежесобран-

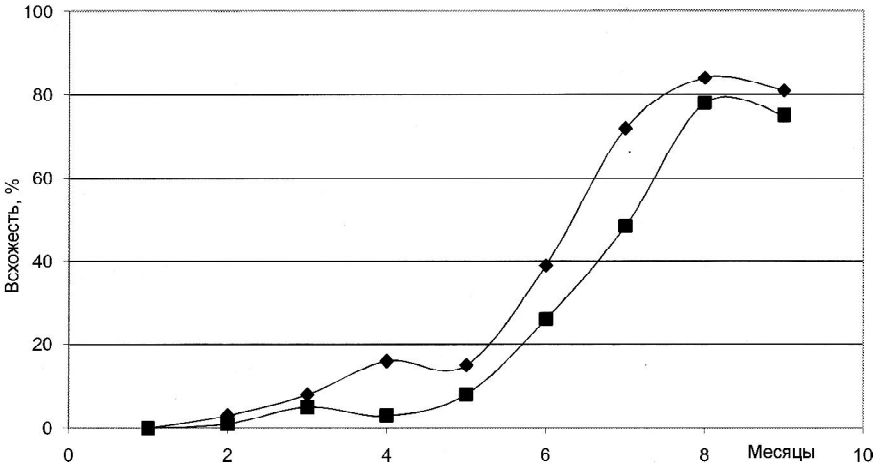


Рис. 16. Прорастание семян *Serratula coronata* L. в год сбора при разных режимах проращивания. 1 – со стратификацией, 2 – без стратификации.

ные семена отличаются практически полным отсутствием прорастания. Как уже упоминалось ранее, для серпухи характерен растянутый период цветения. Созревание семян в апикальных корзинках происходит обычно во второй декаде августа, в боковых – с конца августа до середины сентября. Семена в момент отделения от материнского растения находятся в состоянии физиологического покоя, вызванного недоразвитием зародыша (Сацыперова, 1984; Николаева и др., 1985; Харина, 1990; Мишуров, Портнягина, 1999). При воздействии низких температур в период созревания семена переходят в состояние физического покоя, вызываемого воздухо- и водонепроницаемостью семенных покровов (Николаева и др., 1985).

Сбор семян в 1999 г. проводили в конце августа, который характеризовался неустойчивой погодой с существенными перепадами в температурном режиме (минимальная температура – 0°, максимальная – 26 °С). Поэтому собранные семена находились в комбинированном покое, обусловленном недоразвитием зародыша и водонепроницаемостью семенных покровов. Чтобы вывести семена из состояния покоя, требуются тепловой прогрев и холодная стратификация (Николаева, 1967; Николаева и др., 1985). Установлено, что максимальная всхожесть и энергия прорастания наблюдаются после восьми месяцев сухо-

го хранения. В этот период всхожесть семян с использованием стратификации и без нее практически не отличается.

Следует заметить, что разнокачественность в созревании семян оказывает определенное влияние на их посевные качества и это следует учитывать при размножении серпухи венценосной.

Исследовано влияние длительности стратификации на лабораторную всхожесть семян с. венценосной. В опыте использовались семена 1999 г. Стратификацию семян осуществляли при температуре 0-1 °С в течение 7, 14, 30, 45 и 60 дней. Наибольшая всхожесть отмечена при 7-, 30- и 60-дневной стратификации – 72.2, 60.0 и 52.4 % соответственно. Период прорастания при этом был равен 28 и 22 дням. Отмечено, что при увеличении длительности стратификации до 30 дней продолжительность прорастания семян сокращается. При дальнейшем возрастании длительности стратификации (более 30 дней) существенного повышения энергии прорастания и всхожести не происходит. Таким образом, по результатам опыта оптимальной является 30-дневная стратификация, при которой наблюдаются высокая всхожесть и наименьший период прорастания семян.

При изучении биологических особенностей семян интродуцентов большое значение имеет их качество, зависящее от сроков цветения и созревания, от расположения цветков на растении и в соцветии (Овчаров, Кизилова, 1966; Дюрягина, 1974; Строна, 1966). Исследовали посевные качества семян с. венценосной в зависимости от их местоположения на растении. Были проанализированы семена, полученные из апикальных корзинок; семена боковых корзинок и общий сбор семян (семена верхушечных и боковых корзинок). Серпуха венценосная является растением длительной вегетации – период цветения-плодоношения у нее растянут, формирование семян на разных частях растения происходит в разные сроки. Так, плодоношение верхушечных корзинок серпухи венценосной в 1999 г. отмечалось во второй декаде августа, боковых – с третьей декады августа до начала сентября.

Семена верхушечных корзинок характеризуются максимальными морфометрическими показателями, массой 1000 семян (табл. 20). Семянки боковых корзинок имеют меньшую длину и ширину, массу 1000 семян по сравнению с семенами апикальных и по некоторым параметрам уступают семенам обще-

Таблица 20

Посевные качества семян *Serratula coronata* L. в зависимости от их расположения на растении

Вариант	Длина, мм		Ширина, мм		Масса 1000 семян, г	Лабораторная всхожесть, %	Энергия прорастания, %
	lim	M±m	lim	M±m			
Общий сбор (верхушечные и боковые корзинки)	4.50-6.50	5.40±0.14	1.00-1.70	1.40±0.05	4.8	82.0	30.0
Верхушечные корзинки	5.60-6.80	6.10±0.08	1.30-1.70	1.58±0.09	4.7	88.2	39.0
Боковые корзинки	4.50-6.10	5.30±0.10	1.00-1.60	1.30±0.04	3.2	71.1	20.0

го сбора. В отношении прорастания прослеживается также тенденция возрастания от боковых к апикальным корзинкам. Но главными определяющими факторами формирования качественных семян являются благоприятные погодные условия, сложившиеся в период плодоношения и созревания семян. Неблагоприятные погодные условия в значительной степени влияют на качество формирующихся семян.

Так, для серпухи венценосной показано, что пониженная среднесуточная температура воздуха и большое количество осадков в фазе цветения и плодоношения приводят к формированию щуплых семян, характеризующихся слабой энергией прорастания и низкой всхожестью (Мишуров и др., 1999). Для создания устойчивых и высокопродуктивных плантаций интродуцентов необходим качественный семенной материал. Нивелировать природную гетерогенность и улучшить качество семян, сформировавшихся в дождливую погоду, позволяет обработка регуляторами роста (Шохина, 1985).

Также необходимо отметить, что для семян серпухи характерен неглубокий физиологический покой. Он зависит от недостаточного поступления к зародышу кислорода, вызванного пониженной газопроницаемостью покровов (Николаева, 1967; Леопольд, 1968). Неглубокий физиологический покой может быть снят нарушением покровов, увеличением парциального давления кислорода, сухим хранением, замачиванием в воде, в растворах азотистых веществ, воздействием пониженной температуры, намачиванием в растворе гиббереллинов (Овеснов, 1961; Николаева, 1997; Леопольд, 1968).

Изучено действие гумата натрия, гиббереллиновой кислоты, аммиачной селитры и дистиллированной воды на прорастание семян серпухи венценосной. Семена отбирали примерно одинаковые по размеру и выполненности и замачивали в растворах стимуляторов разной концентрации. Время экспозиции – 24 ч. Выяснено, что предварительное замачивание семян в дистиллированной воде не влияет на всхожесть (табл. 21). Гумат натрия повышает лабораторную всхожесть семян по сравнению с контролем на 16 %. Использование раствора гиббереллиновой кислоты также повышает всхожесть, больший эффект достигается при обработке семян 0.1 %-ным раствором. При применении аммиачной селитры лучшая всхожесть зарегистрирована с концентрацией 0.25 %. Прорастание семян, обработанных 0.5- и 1.0 %-ными растворами аммиачной селитры, в основном идентично контролю.

Применение предварительного замачивания семян в растворах гумата натрия, гибберелловой кислоты и 0.25 %-ного раствора аммиачной селитры оказывает положительный эффект на прорастание и всхожесть семян серпухи венценосной. Лабораторная всхожесть обработанных семян повышается на 12-16 %. Использование гумата натрия и гибберсибба (препарата, по характеру действия аналогичного гиббереллиновой кислоте) повышает всхожесть семян на 6-14 %.

Таблица 21

Влияние регуляторов роста на всхожесть семян *Serratula coronata* L.

Вариант	Всхожесть, %					
	Число дней после начала опыта					
	5	7	10	12	15	20
Дистиллированная вода	46	64	67	69	70	–
Гумат натрия 0.1 %-ный	52	63	70	72	78	86
Гиббереллиновая кислота						
0.1 %-ная	60	67	71	76	82	86
0.05 %-ная	52	66	68	70	80	82
0.025 %-ная	46	58	64	66	70	74
Аммиачная селитра						
1.0 %-ная	40	57	66	70	74	76
0.5 %-ная	46	56	66	68	72	76
0.25 %-ная	48	60	68	70	80	82

Итак, изменчивость линейных параметров семян серпухи венценосной имеет в основном низкий уровень. Семена сохраняют хорошую всхожесть в течение трех лет. Максимальная всхожесть и энергия прорастания наблюдаются после восьми месяцев сухого хранения в комнатных условиях. Семена боковых корзинок по сравнению с апикальными имеют меньшие морфометрические показатели, но незначительно уступают в качестве.

Глава 8. ПРИЕМЫ ВЫРАЩИВАНИЯ *SERRATULA CORONATA* L.

8.1. Выбор участка

В результате многолетнего изучения серпухи венценосной нами разработаны и испытаны некоторые приемы ее возделывания в условиях Республики Коми. Полученные данные опубликованы в научных сборниках (Мишуров и др., 1994; Мишуров, Скупченко, 1996; Мишуров и др., 1997).

Поскольку серпуха венценосная многолетнее растение, произрастающее на одном месте без пересева до десяти и более лет, отводят участки, находящиеся вне полей севооборота. Серпуха в течение семи-десяти дней хорошо переносит затопление паводковыми водами и после выпадения обильных осадков, но не выносит длительного избыточного увлажнения, посевы вымокают и изреживаются. Участки под посев следует выбирать дренированные, с низким уровнем грунтовых вод. Высокие урожаи зеленой массы серпуха венценосная формирует на окультуренных почвах с внесением перед посевом органических и минеральных удобрений. В качестве предшественников можно рекомендовать промежуточные культуры, которые рано освобождают поле – это озимая рожь, редька масличная и горчица белая, горохо-овсяная смесь.

Пахоту поля проводят вслед за уборкой предшествующей культуры на глубину пахотного горизонта. В последующем, через каждые десять дней после пахоты, участок рыхлят дисковыми боронами.

8.2. Подготовка семян к посеву

Посевные качества семян. Как мы уже отмечали, свежеубранным семенам серпухи венценосной присуща низкая всхожесть. Причина такого биологического свойства заключается в наличии у семян неглубокого физиологического покоя (Николаева и др., 1985). Высокая всхожесть (80-97 %) и дружное прорастание отмечаются после 60-75-дневной влажной стратификации при температуре 0-1 °С (Харина, 1990; Мишуров и др., 1995). В ВИЛАРе (Москва) сотрудниками (Климахин и др., 2006) проведен большой объем лабораторных и вегетационных опытов по изучению биологических особенностей семян серпухи и поиску путей повышения их энергии прорастания и всхожести. Было установлено, что влажная стратификация при температуре +1...+3 °С в течение четырех недель обеспечивала повышение всхожести с 1-5 (контроль) до 49-85 %.

Нами установлено, что лабораторная всхожесть семян второго-четвертого года хранения с использованием приема стратификации и без него практически не меняется и равна 29-45 % (Мишуров и др., 1994).

Глубина заделки семян. Несмотря на противоречивые данные относительно необходимой глубины заделки мелких семян в почву, можно сделать вывод, что глубина может быть разной в зависимости от срока посева, погодных условий и механического состава почвы, но в любом случае не должна превышать 2 см. Так, например, осенний посев горца Вейриха (мелкосемянная культура) можно осуществлять поверхностно, заделывая семена лишь с целью предотвращения сдувания их ветром (Мишуров, 1993, 1996). К аналогичным выводам пришли и другие исследователи (Кузьмин, 1964; Робежниек, 1965), изучая влияние глубины заделки семян на всхожесть тарана дубильного и других мелкосемянных растений.

Сроки посева. При осеннем сроке посева на следующий год уже ранней весной появляются дружные всходы, что позволяет своевременно проводить уход за растениями. При весеннем посеве всходы нестратифицированных семян серпухи венценосной появляются на 20-25 день после посева. В некоторые годы из-за пересыхания верхнего слоя почвы всходы могут быть изреженными. Даже при условии дружных всходов растения весеннего посева на первом году жизни уступают в росте растениям осеннего посева.

Многие многолетние виды растений, в том числе и серпуха венценосная, могут размножаться двумя способами: непосредственным посевом семян в грунт – гнездовой и рядовой посев, а также вегетативным способом – сеянцами, отрезками корневищ и стеблекорня. Поскольку семена нуждаются в длительной стратификации, то лучший срок посева семян серпухи – под зиму. Возможны весенние и раннелетние сроки посева.

8.3. Создание оптимальных агроценозов

Определение оптимальных размеров площади питания растений – один из важных вопросов агрономии. Публикаций по этому вопросу известно много, но они посвящены в основном культурным растениям. Для успешного введения в культуру интродуцентов из природной флоры необходима отработка всего агротехнического комплекса применительно к интродуцентам, в том числе и таких его основных элементов, как определение площади питания, нормы высева семян и способа посева.

Семенное размножение. В 1995 г. был заложен двухфакторный опыт: с нормой посева – 3.0, 6.0 и 9 кг/га и шириной междурядий 40 и 70 см, способ посева – рядовой (табл. 22). Почва суглинистая, среднеокультуренная. Предшественник – картофель, агрофон без удобрений. Посев в конце сентября. Лабораторная всхожесть семян – 50 %.

Цель наших исследований – дать первичную оценку влияния площади питания на рост и развитие серпухи венценосной.

Таблица 22

Схема двухфакторного опыта нормы посева и площади питания

Площадь междурядья, м	Норма посева		
	кг/га	шт./га	шт./п.м
0.4	3	750000	30
0.7	3	750000	53,6
0.4	6	1500000	60
0.7	6	1500000	108
0.4	9	2250000	90
0.7	9	2250000	161

Анализ данных, полученных в первый год жизни растений, показал, что в соответствии с нормами высева по вариантам с междурядьями в 40 см число растений составило 5.0, 11.0 и 16.5 шт./п.м, а зеленая масса при этом равнялась 1.28, 1.40 и 16.4 кг/п.м. По тем же вариантам, но с междурядьями 70 см пропорции те же, различия менее существенны: число растений – 12.5, 16.6, 18.0 шт/п.м, зеленая масса – 1.68, 2.10, 2.24 кг/п.м. Каждое растение представлено одним годичным ортотропным побегом.

Ко второму году жизни в три-пять раз снижается общее число растений по всем вариантам и, тем более, чем больше была плотность в рядке в первый год жизни. Растения смыкаются и рассматривается уже плотность стояния годичных побегов. Возрастает число годичных побегов каждого растения до семи-восьми. Различия показателей по вариантам представлены следующим образом: с междурядьями 40 см по числу годичных побегов – 15.6, 26.2, 24.5 шт./п.м; по зеленой массе – 1.40, 2.44, 2.44 кг/п.м; с междурядьями 70 см показатели практически выравниваются, соответственно: 24.9, 28.0, 25.1 шт./п.м и 2.31, 2.52, 2.24 кг/п.м. В последующие годы уже независимо от варианта нормы высева включается механизм саморегуляции на площади посева.

Таким образом, для создания многолетней плантации серпухи венценосной наиболее оптимальной нормой является посев – 6 кг/га, рядовой (междурядья 70 см), с расчетом на издержки при механизированном способе возделывания культуры. Потенциальные возможности серпухи венценосной реализуются в большей степени при норме посева 6 кг/га и междурядьях 40 см, что имело бы значение при интенсификации и краткосрочности использования посевов.

Наши опыты с различной нормой высева показали, что загущенная норма высева (9 кг/га) серпухи венценосной на втором году жизни оказывала отрицательное воздействие на развитие растений. И, следовательно, начиная с третьего года жизни, растения размещаются на площади питания в соответствии с их биологическим оптимумом.

Рассадный способ размножения. На участках, засоренных сорняками, лучше проводить не посев, а размножать серпуху венценосную сеянцами. Заготовка корней, корневищ и частей стеблекорня связана с большими трудностями, поскольку требует значительных физических усилий и затрат. Такая заго-

товка посадочного материала приносит вред уже сложившемуся агроценозу. В этом случае виды растений, в том числе и серпуху венценосную, можно размножать сеянцами (рассадой), для чего необходимо отводить специальные участки, где почва должна быть заправлена удобрениями. Сеянцы выращиваются загущенно: с междурядьями в 15-20 см и сплошным посевом в рядке. Посев семян на участке размножения лучше проводить осенью, а к середине июля и до сентября следующего года рассаду уже можно использовать для высадки на постоянное место. Уход в питомнике размножения заключается в ручной прополке сорняков и подкормке минеральными удобрениями.

Сеянцы серпухи венценосной высаживают с междурядьями в 70 см, что позволяет проводить механизированный уход за растениями, а в рядке расстояниями 20, 30, 50 см. Отмечено, что лучшие условия для роста и развития растений создаются при площади питания 70×50 см. В этом случае вырастают более развитые, крупномерные растения. Они больше затеняют и лучше противостоят сорным растениям, что очень важно в начальный период роста и развития серпухи. Однако для производственного использования плантаций серпухи венценосной лучшей площадью питания будет 70×30, что позволяет уже к третьему году получать наиболее высокий урожай зеленой массы в сравнении с другими вариантами.

Многолетними опытами с крупностебельными растениями (в том числе и серпухой венценосной) установлено, что с возрастом требования к площади питания у них возрастают: на плантациях с загущенным травостоем уже в конце первого и второго годов жизни растения начинают изреживаться – особи как бы сами регулируют густоту травостоя. О самоизреживании растений в агроценозах писал И.И. Синягин (1970). Обобщив результаты опытов с площадями питания в разных регионах бывшего СССР, он пришел к выводу, что причиной такой дифференциации могут быть наследственная разнокачественность семян и исходного материала и условия внешней среды.

Благодаря таким биологическим процессам, растения серпухи венценосной, уже независимо от площади питания, к третьему году жизни находятся в наиболее зрелом генеративном состоянии. Высота растений достигает верхнего предела – 170-180 см, число генеративных побегов – 10-15 на особь, урожай надземной массы – 3.8-6.0 кг/м^2. Особенностью вегетации растений четвертого-девятого года жизни следует считать относи-

тельное постоянство годичного цикла от весеннего отрастания до плодоношения и созревания семян.

Анализируя данные опытов по площади питания, мы пришли к выводу, что рост и развитие особей серпухи венценосной зависят от площади питания. При загущении идет интенсивный процесс изреживания, который связан с замедлением роста годичных побегов и снижением урожая надземной массы.

8.4. Уход за растениями

В первый год жизни растений основное внимание уделяют борьбе с сорняками. При необходимости, как только появятся всходы, следует провести рыхление культиватором на глубину 10 см.

Через 10-15 дней в зависимости от состояния почвы и появления сорняков проводят второе рыхление междурядий на глубину 12 см. Третье рыхление осуществляется до смыкания растениями междурядий. Перед последним, третьим рыхлением растения подкармливают азотно-фосфорными удобрениями по 30 кг/га действующего вещества. В последующие годы жизни растений уход заключается в однократном рыхлении весной при наступлении спелости почвы и внесении перед рыхлением полного минерального удобрения из расчета 30-60 кг/га действующего вещества. При двукратном скашивании надземной массы после первого укоса обязательно вносят полное минеральное удобрение (NPK) из расчета 30 кг/га действующего вещества и рыхлят междурядия на глубину до 10 см.

На участках семенного размножения к уборке семян приступают при их массовом созревании. Собирают корзинки вручную: первыми – центральные, затем остальные. Потом корзинки раскладывают для высушивания и дозревания семян под навесом. Обмолот корзинок проводят, когда семена от них легко отделяются. Перед закладкой на хранение обмолоченные семена просушивают дополнительно и хранят в плотных бумажных мешках в сухом прохладном помещении.

Глава 9. СОДЕРЖАНИЕ ФИТОЭКДИСТЕРОИДОВ В НАДЗЕМНОЙ МАССЕ *SERRATULA CORONATA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА СЕВЕРЕ

Растения рода серпуха являются как в технологическом плане, так и в экономическом наиболее выгодными источниками фитоэкдистероидов (ФЭС). В России фармакопейным источником 20-гидроксиэкдизона является рапонтикум сафлоровидный. В отличие от рапонтикума, накапливающего ФЭС в корнях, серпуха венценосная больше всего экдистероидов содержит в надземных органах, причем содержание 20-гидроксиэкдизона в ней на порядок выше. В этой связи представлялось целесообразным уточнить биологический потенциал данных видов, особенности накопления ФЭС растениями серпухи венценосной при интродукции в условиях среднетаежной подзоны европейского Северо-Востока. Следует отметить, что ранее в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в работах некоторых авторов изучалась сезонная динамика накопления ФЭС в органах с. венценосной (Ануфриева и др., 1998; Володин, 1999; Чадин, 2001). Но полученные результаты биохимических исследований растительных образцов зачастую не взаимосвязаны с данными по сезонам вегетации и возрасту растений, выполнены не на выравненном агрофоне.

Мы использовали методику количественного определения ФЭС методом ВЭЖХ с применением внутреннего стандарта для калибровки аналитической аппаратуры и компьютерного расчета результатов аналитического определения ФЭС, позволяющую существенно повысить достоверность результатов анализа (Пунегов, Савиновская, 2001). В процессе вегетации растений осуществлялся отбор растительных проб в количестве 5-10 г; пробы фиксировались в стандартных пробирках объемом 25 мл 96 %-ным спиртом в объемном отношении 1:3 и герметично закупоривались. Параллельно отбиралась аналогичная проба для получения высушенного образца. Фиксированную пробу перед анализом разделяли на экстракт и растительный остаток, которые высушивали в вакууме до постоянной массы и взвешивали с точностью до 0.0001 г. Масса растительной пробы вычислялась суммированием массы высушенного экстракта и растительного остатка. В дальнейшем растительный остаток подвергался дополнительной двукратной экстракции этанолом

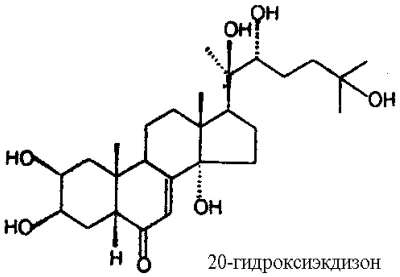
(70 %). Содержание ФЭС определялось в суммарном экстракте из растительной пробы после его очистки от сопутствующих веществ методом твердофазной экстракции.

Основными компонентами ФЭС с. венценосной являются: 20-гидроксиэкдизон (2β-, 3β-, 14α-20R, 22R, 25-гексагидрокси-5 β-холест-7-ен-6-он); 25S-инокостерон (2β-, 3β-, 14α-20R, 22R, 26-гексагидрокси-5 β-холест-7-ен-6-он); α-экдизон (2β-, 3β-, 14α-22R, 25-пентагидрокси-5 β-холест-7-ен-6-он). Структурные формулы ФЭС приведены на рис. 17. Кроме того, из семян с.венценосной был выделен компонент С, относительное время хроматогафического удерживания которого при ВЭЖХ-анализе совпадает с макистероном А, ранее обнаруженным В.В. Володиным с соавторами (Володин и др., 1998) в экстрактивных веществах из надземной массы растений с. венценосной. Максимум полосы поглощения в УФ-спектре компонента С находится в области 242 нм, характерной для экдистероидов. Для изучения структуры данного вещества компонент С был получен в препаративных количествах и отправлен г. Екатеринбург, в Уральский региональный центр коллективного пользования по ЯМР спектроскопии (при Институте органического синтеза УрО РАН). Следует отметить, что компонент С содержится в зрелых семенах серпухи в количестве, соизмеримом с 20-гидроксиэкдизоном (рис. 18).

Содержание ФЭС определяли у растений с. венценосной разных лет жизни в 1998 и 2000 гг. В 1998 г. исследовали динамику накопления и распределения ФЭС в надземных органах с. венценосной четвертого-шестого года по фазам развития (начала бутонизации, массовой бутонизации, массового цветения, плодоношения).

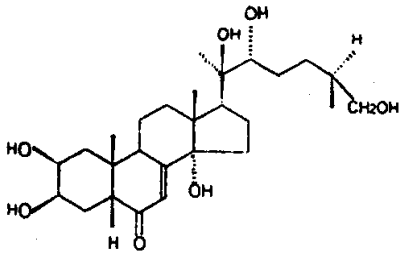
Максимальное содержание ФЭС отмечено в фазе бутонизации. В период от начала до массовой бутонизации в листьях наблюдается наибольшее накопление ФЭС, к фазе плодоношения оно постепенно уменьшается. Массовая доля ФЭС в цветочных корзинках максимальна в фазу массовой бутонизации, затем снижаясь к фазе цветения, вновь возрастает к фазе плодоношения (рис. 19). Содержание ФЭС в стеблях наибольшее в фазу массовой бутонизации и, например, для растений четвертого года составляет 0.32 %, к фазе плодоношения этот показатель равен 0.05 %. Таким образом, можно сказать, что массовая доля ФЭС самая большая в листьях, затем по убывающей – в корзинках и стеблях. К фазе плодоношения в листьях и стеб-

лях она заметно снижается, тогда как в корзинках остается близкой к максимальным значениям. Описанная закономерность характерна и для растений пятого и шестого годов. Так, массовая доля ФЭС в листьях особей пятого года в фазу бутонизации составляет 1.80, шестого – 2.20 %; к фазе плодоношения она снижается до 0.40 % у растений обоих годов жизни. В корзинках массовая доля ФЭС к фазе плодоношения у четвертого года составляла 0.72, пятого и шестого – 1.40 и 1.60 % соответственно.

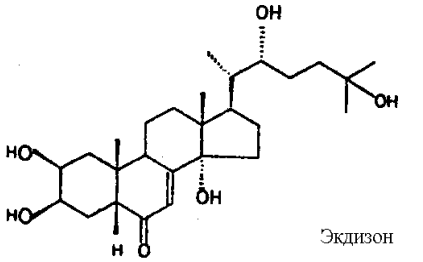


20-гидроксиэкдизон

В течение вегетационного сезона изучалась динамика компонентного состава основных ФЭС с. венценосной: 20-гидроксиэкдизона (20Е), 25S-инокостерона (ИН) и α-экдизона (ЭЗ). Выяснено, что в листьях с. венценосной присутствуют все три компонента ФЭС, наибольшее их накопление наблюдается в фазу массовой бутонизации (рис. 21). Типичная хроматограмма представлена на рис. 19. Следует отметить, что соотношение между 20Е и ИН в листьях в течение вегетационного периода существенно не меняется и составляет 5:1. Соотношение 20Е и ЭЗ еще более выражено в пользу 20Е.



25 S-инокостерон



Экдизон

Рис. 17. Структурные формулы основных фитоэкдистероидов *Serratula coronata* L.

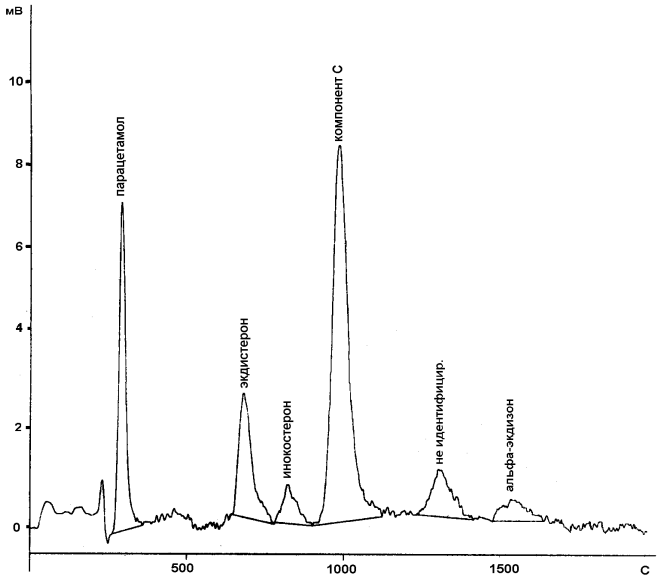


Рис. 18. Хроматограмма фитоэкдистероидов, выделенных из семян *Serratula coronata L.*

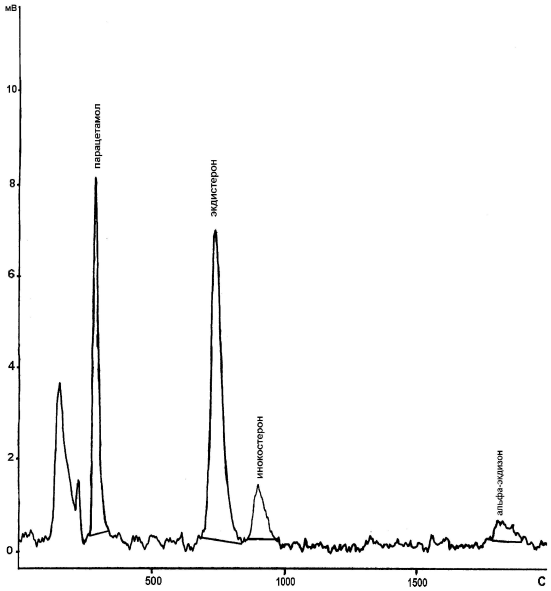


Рис. 19. Хроматограмма фитоэкдистероидов, выделенных из листьев *Serratula coronata* L., в фазу массовой бутонизации.

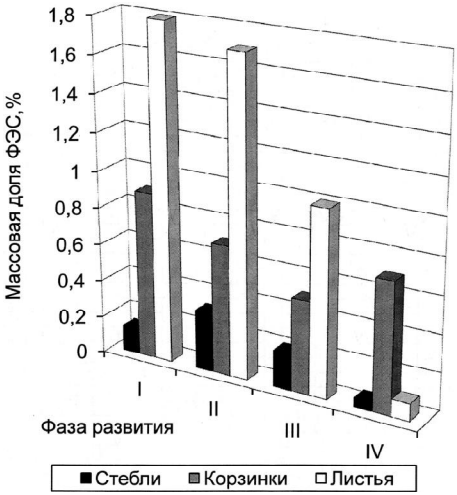


Рис. 20. Динамика накопления ФЭС в надземных органах *Serratula coronata* L. четвертого года жизни.

Фаза развития: I – начало бутонизации; II – массовая бутонизация; III – массовое цветение; IV – плодоношение.

В цветочных корзинках содержатся 20Е и ИН. Максимальное содержание компонентов наблюдается в фазы начала бутонизации и плодоношения (рис. 22). Соотношение 20Е и ИН в процессе вегетации меняется: в фазе начала бутонизации равно 6:1, массовой бутонизации – 4:1, массового цветения – 5:1 и плодоношения, соответственно, 5,5:1. В среднем оно составляет, как и в случае листьев, 5:1. Аналогичная закономерность обнаружена для растений пятого, шестого годов.

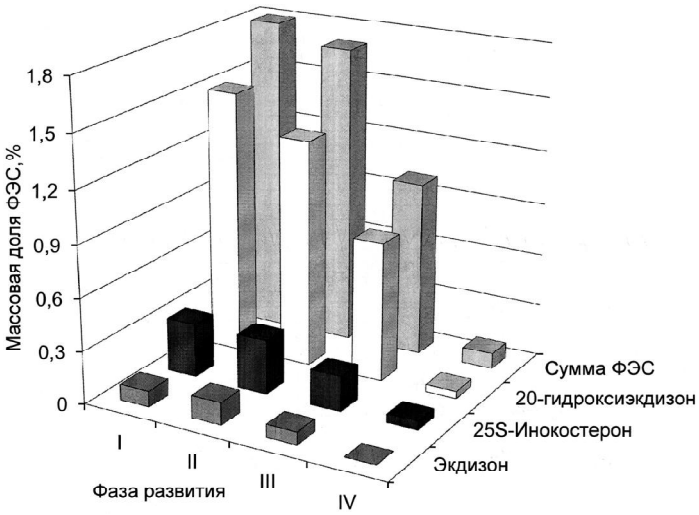


Рис. 21. Изменение компонентного состава ФЭС в листьях *Serratula coronata* L. четвертого года жизни в процессе роста и развития.

Фаза развития: I – начало бутонизации; II – массовая бутонизация; III – массовое цветение; IV – плодоношение.

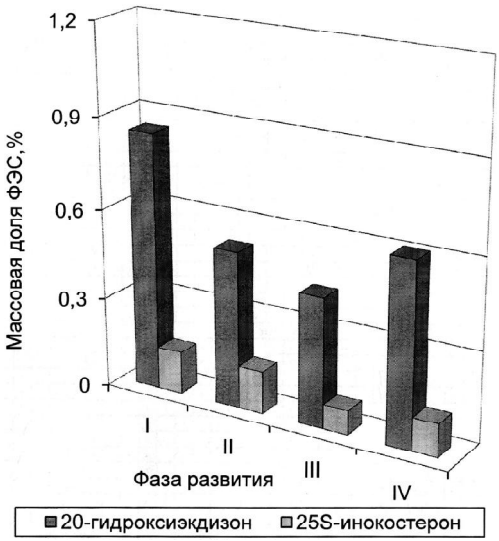


Рис. 22. Динамика накопления ФЭС в корзинках *Serratula coronata* L. четвертого года жизни по фазам развития.

Фаза развития: I – начало бутонизации; II – массовая бутонизация; III – массовое цветение; IV – плодоношение.

В стеблях серпухи венценосной основным компонентом ФЭС является 20Е, ИН, по сравнению с ним, содержится в шесть раз меньше. Как уже указывалось выше, наибольшее накопление ФЭС в стеблях наблюдается в фазу массовой бутонизации и составляет, например, для растений четвертого года 0.32, пятого – 0.30 %.

Известно, что важнейшими характеристиками для оценки технологической значимости лекарственного сырья являются урожайность растений и содержание в нем биологически активных веществ. Урожайность сухого сырья серпухи венценосной в фазу начала бутонизации составляет 0.7, в фазу массовой бутонизации она возрастает до 1.8 кг/м^2. Наиболее продуктивными из надземных органов растения по сбору ФЭС являются листья. Сбор ФЭС из листьев в фазу бутонизации составляет не менее 13.7 г/м^2. Согласно рис. 20, 23 высокие урожайность и сбор (г/м^2) ФЭС приходятся на период от начала бутонизации до массовой бутонизации.

Рассматривая вопрос возрастной динамики накопления ФЭС (табл. 23), можно сказать, что с возрастом постепенно увеличивается количество ФЭС в надземной массе растений серпухи венценосной.

Выявленная динамика содержания и распределения ФЭС в надземных органах серпухи венценосной различных лет жизни позволила определить качество лекарственного сырья. Так, в 1 т надземной массы, заготовленной в фазе массовой бутонизации, теоретически можно получить 9680 г ФЭС, в том числе из листьев – 7820 г (табл. 23, 24). Использование биомассы

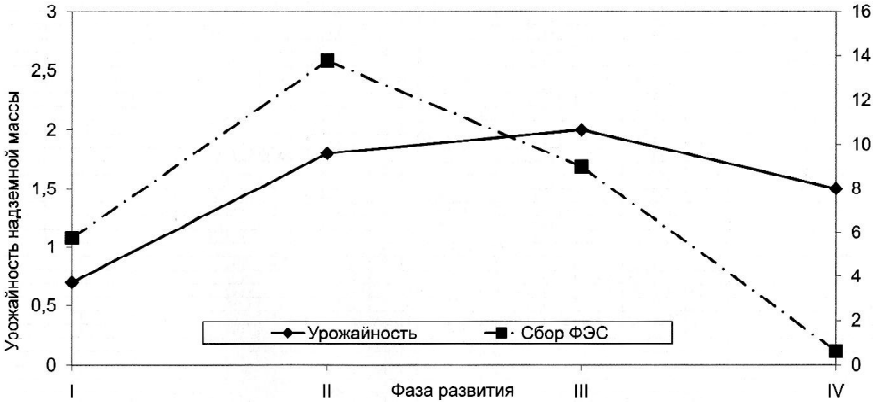


Рис. 23. Зависимость урожайности надземной массы (кг/м^2) и сбора ФЭС (г/м^2) из листьев *Serratula coronata L.* от фазы развития.

Фаза развития: I – начало бутонизации; II – массовая бутонизация; III – массовое цветение; IV – плодоношение.

растений в фазу плодоношения делает ее малопригодной для получения ФЭС (ожидаемый выход составляет 1270 г). Следует отметить, что несмотря на относительно высокое содержание ФЭС в соцветиях серпухи венценосной четвертого года в течение вегетационного периода (0.5-0.9 %), выход ФЭС будет невелик (180-850 г). Это связано с относительно небольшой массовой долей соцветий в структуре сырья.

Таким образом, анализ накопления ФЭС по органам растений серпухи венценосной показал, что наибольшее содержание ФЭС приходится на период от начала до массовой бутонизации. В фазу массовой бутонизации максимальное накопление ФЭС наблюдается в листьях, затем по убывающей – в цветочных корзинках и стеблях; в фазу плодоношения, соответственно, по убывающей: в корзинках, листьях, стеблях. Изучение динамики компонентного состава ФЭС в надземных органах растений по фазам развития показало, что

Таблица 23

Накопление фитоэкдистероидов в надземной массе *Serratula coronata* L. разного возраста в фазу массовой бутонизации

Год изучения	Год жизни растений	Массовая доля ФЭС, %
2000	2	0.94
2000	3	0.95
1998	4	0.97
1998	5	1.04
1998	6	1.14

Таблица 24

Структура и качество биомассы *Serratula coronata* L. на четвертый год жизни в расчете на 1 т сырья

Структура сырья	Массовая бутонизация			Массовое цветение			Плодоношение		
	Массовая доля, % с.в.	ФЭС, %	Выход ФЭС, г	Массовая доля, % с.в.	ФЭС, %	Выход ФЭС, г	Массовая доля, % с.в.	ФЭС, %	Выход ФЭС, г
Листья	46.0	1.7	7820	45.0	1.0	4500	49.0	0.1	450
Стебли	48.0	0.3	1440	38.0	0.2	760	42.0	0.05	190
Соцветия	6.0	0.7	420	17.0	0.5	850	9.0	0.7	630
			Всего 9680			Всего 6110			Всего 1270

основным компонентом является 20Е, который составляет порядка 80-85 % от общего количества ФЭС. Соотношение 20Е/ИН в процессе вегетации меняется, но в среднем составляет 5:1. 20Е и ИН в большей или меньшей степени содержат все надземные органы серпухи венценосной, независимо от возраста. В листьях также присутствует третий компонент – ЭЗ, массовая доля которого в зависимости от фазы развития и возраста особей составляет 7-10 % от общего количества ФЭС. Установлено, что с возрастом у растений серпухи венценосной увеличивается содержание ФЭС в надземной массе.

Следует отметить, что интродукция *S. coronata* в условиях европейского Северо-Востока сопровождается достоверно выраженным снижением уровня биосинтеза ФЭС, что обусловлено изменением не только климатических условий роста растения, но и качества, структурно-функциональных характеристик почвы при переносе растения с черноземов Томской области на пойменную дерново-глеевую, суглинистую, среднеокультуренную почву Ботанического сада на европейском Севере.

Результаты биохимического анализа образцов *S. coronata*, собранных в экспедиции в июне 2002 г. в окрестностях с. Батурино Томского района Томской области (естественный ареал произрастания растений), свидетельствуют о том, интенсивность биосинтеза ФЭС в листьях растения в фазу вегетации в полтора-два раза превышает аналогичный показатель для растений-интродуцентов. Обнаружено, что содержание ФЭС в листьях *S. coronata* в природном ареале находится в прямой зависимости от массовой доли гумуса в верхнем слое почвы ($r = 0.85$).

Результаты сравнительного биохимического анализа растительных образцов, собранных в ареале естественного произрастания *S. coronata* и культуре, свидетельствуют о том, что как климатические, так и антропогенные факторы в комплексе оказывают значительное воздействие на уровень экдистероидного пула в надземных органах растения. Почва (пахотный горизонт) Шегарского и Томского районов Томской области – чернозем с высоким содержанием гумуса, подвижного фосфора (P_2O_5) 430-670 мг/кг, калия подвижного (K_2O) 113-120 мг/кг, pH водной вытяжки 4.9-5.5. Установлено, что введение в культуру способствует более полной реализации биопотенциала растения по сбору ФЭС (кг/га), несмотря на достоверное снижение уровня биосинтеза указанных соединений в листьях растения. Вместе с тем, хроматографический профиль (компонентный состав) мажорных ФЭС в экстрактивных веществах *S. coronata* мало зависит от условий произрастания растения. В процессе выполнения двухфакторного агротехнического эксперимента «Уровень минерального питания – состав и содержание экдистероидов в листьях серпухи венценосной в процессе вегетации 2001-2003 гг.» выявлено, что минеральная подкормка растения аммиачной селитрой в дозах от N45 до N90 действующего вещества на 1 га способствует повышению содержания ФЭС в листьях растения в фазе бутонизации от 1.42±0.14 до 2.14±0.20% в пересчете на абсолютно сухое сырье (результаты анализов образцов растений 2002 г.). Повышение дозы минеральной подкормки до N120 приводит к существенному снижению содержания ФЭС в листьях растения (1.04 ± 0.11%) в пересчете на абсолютно сухое сырье. Установлено, что максимальный эффект от минеральной подкормки аммиачной селитрой на урожайность надземной массы *S. coronata* проявляется при дозе удобрения N 45 д.в./га. Общий урожай зеленой массы в этом варианте составил 5,31, в вариантах N90 – 4.11, N120 – 3.55 и на контрольных делянках – 3.3 кг/м^2. Показатель облиственности был практически неизменным. По всем вариантам и на опытных делянках он находился в пределах 58-60 %.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что серпуха венценосная в условиях среднетаежной подзоны европейского Северо-Востока может с успехом возделываться в качестве кормового и лекарственного растения с использованием определенных агротехнических приемов и при умеренно интенсивной эксплуатации посевов до 18 лет.

Глава 10. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ТЕХНОЛОГИИ КОМПЛЕКСНОЙ ПЕРЕРАБОТКИ НАДЗЕМНОЙ МАССЫ *SERRATULA CORONATA* L. ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ КОРМОВЫХ ДОБАВОК И СУБСТАНЦИЙ ФАРМАЦЕВТИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ, СОДЕРЖАЩИХ ЭКДИСТЕРОИДЫ

В настоящее время имеется достаточно много оригинальных данных (статьи, описания патентов), касающихся способов получения как галеновых препаратов, так и высокоочищенных суммарных фракций ФЭС из растительного сырья. В Российской Федерации разрешено к применению два препарата, содержащих ФЭС – это таблетки препарата «Экдистен», каждая из которых содержит не менее 5 мг 20Е из корней *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, и экстракт левзеи жидкий. Наибольшую трудность в производстве указанных препаратов представляет получение доброкачественного лекарственного растительного сырья – корней рапонтикума сафлоровидного (левзеи сафлоровидной). В качестве альтернативного и высокотехнологичного источника экдистероидов предлагается надземная масса *Serratula coronata* L. Предложено получать ФЭС из растительного сока серпухи, получаемого прессованием свежесобранной надземной массы растения, реэкстракцией органическим растворителем и последующим рафинированием готового продукта перекристаллизаций суммарной фракции ФЭС. Недостатком указанных способов является необходимость использования только свежесобранного растительного сырья, что крайне сужает временные рамки производства экдистероидной субстанции. Более традиционными и, соответственно, сравнительно длительными являются методы получения ФЭС, основанные на экстракции измельченного сухого растительного сырья водой, водными растворами низкомолекулярных спиртов или ацетона. Целевые продукты при этом отделяют от сопутствующих экстрактивных веществ реэкстракцией или хроматографией. Завершающей стадией получения ФЭС во многих предложенных способах является перекристаллизация. В общей сложности для реализации технологии получения ФЭС с применением указанных стадий необходимо затратить от 30 до 70 ч рабочего времени.

При разработке технологии комплексной переработки надземной массы *S. coronata* мы стремились учесть уже имеющий-

ся мировой опыт использования кормовых добавок, обладающих анаболической активностью; минимизировать производственные затраты; принять во внимание требования нормативных документов на производство кормов и кормовых добавок ветеринарного назначения, субстанций фармацевтических препаратов.

Растительное сырье было заготовлено в фазе массовой бутонизации растения, но до начала цветения. В этот период *S. coronata* характеризуется наибольшим содержанием ФЭС и максимальной облиственностью, что предопределяет высокое качество лекарственного сырья. Свежесобранное сырье чрезвычайно легко заражается грибами-микромицетами, поэтому непосредственно после отчуждения оно сортировалось и сушилось под навесом. При сортировке листья отделяли от стеблей серпухи, которые измельчали для ускорения сушки сырья.

При комплексной переработке надземной массы *S. coronata* получают целый ряд продуктов. Прежде всего это кормовая добавка для птицы и животных «Метаверон», далее – это субстанция фармацевтического препарата «Экдистерон-80», препаративно чистые ФЭС: 20Е, In, Е, гликозиды флавоноидов, препараты незаменимых аминокислот, суммарная фракция моно- и дисахаридов растения. В качестве сопутствующего продукта получается хлорофилло-каротиновая паста, являющаяся исходным сырьем при производстве растительных сенсибилизаторов для фотодинамической терапии злокачественных опухолей человека. Первая стадия реализации способа заключается в измельчении воздушно-сухого растительного сырья до частиц не более 5 мм (листья) и не более 0.2 мм (стебли). Раздельное измельчение необходимо для достижения эффективного извлечения ФЭС из стеблей растения методом настаивания. Стебли *S. coronata* деревянистые, требуют дополнительных затрат времени и электроэнергии для измельчения. При совместном измельчении с листьями происходит перемол сырья с преобладанием пылеобразной фракции, затрудняющей экстракцию методом настаивания (слеживание сырья в экстракторе). Вторая стадия – это ступенчатая экстракция целевых веществ из растительного сырья с применением батареи из емкостей-экстракторов, оснащенных погружными нутч-фильтрами, арматурой для фильтрования, заполнения экстракторов сырьем, растворителем и эвакуации готового экстракта. По нашим экспе-

риментальным данным, наиболее предпочтительным и наименее токсичным экстрагентом для извлечения ФЭС из растительного сырья – оказался 70 %-ный этанол. Согласно сведениям, приведенным в табл. 25, самым экономичным является осуществление процесса экстракции при гидромодуле 1:10. В этом случае в результате двукратной экстракции удается извлечь не менее 85% растворимых форм 20Е из растительного сырья. Получение первичного экстракта при гидромодуле 1:10 требует не менее пяти суток. Массоперенос ФЭС в суспензии растительное сырье-экстрагент удается существенно ускорить путем предварительной обработки сырья доведенной до кипения деминерализованной (или дистиллированной) водой в соотношении 1 в.ч. сырья:3.5 в.ч. воды. При этом время первичной экстракции снижается со 100 до 20 ч. с сохранением степени извлечения ФЭС 79-83 %. Найдено, что практически исчерпывающее извлечение ФЭС (98 %) достигается трехкратной экстракцией растительного сырья в оптимизированных нами условиях.

Таблица 25

Зависимость выхода суммы экстрактивных веществ и экдистерона от гидромодуля процесса экстракции и ее длительности из надземной массы *Serratula coronata*

Контрольные параметры		Гидромодуль процесса экстракции			
		1:10	1:15	1:18	1:20
Первое извлечение	Суммарный выход экстрактивных веществ, %	20.7	24.6	25.4	37.9
	Неполярные вещества, %	9.0	8.8	10.2	11.1
	Полярные вещества, %	11.7	15.8	15.2	16.8
	Экдистерон, %	0.47	0.52	0.55	0.58
Второе извлечение	Суммарный выход экстрактивных веществ, %	8.0	7.3	5.8	7.6
	Неполярные вещества, %	4.3	4.7	3.1	5.3
	Полярные вещества, %	3.7	2.6	2.7	2.3
	Экдистерон, %	0.14	0.08	0.07	0.06
Третье извлечение	Суммарный выход экстрактивных веществ, %	2.8	2.3	1.4	1.1
	Неполярные вещества, %	1.6	1.4	0.8	0.9
	Полярные вещества, %	1.2	0.9	0.6	0.2
	Экдистерон, %	0.01	0.02	0.01	0.005

Динамика экстракции ФЭС из сырья *S. coronata* 70 %-ным этанолом (расчетная и реальная) приведена на рис. 24. Третья технологическая стадия способа заключается в концентрировании экстракта с удалением этанола на роторном или ротационном испарителе в вакууме до получения водного остатка. В этом случае лимитирующим фактором является температура в кубовой емкости для концентрирования экстракта. Она не должна быть более 55 °С для предотвращения загрязнения экстракта продуктами термодеструкции хлорофилла и лабильных фенольных соединений.

Четвертая технологическая стадия – это сорбционная фильтрация полученного сгущенного до водного остатка суммарного экстракта, представляющего собой суспензию гранулированных частиц, содержащих хлорофилл, каротиноиды, агликоны флавоноидов, триглицериды, терпеноиды в водном растворе из ФЭС, моно- и дисахаридов, аминокислот, солей карбоновых и минеральных кислот, гликозидов флавоноидов.

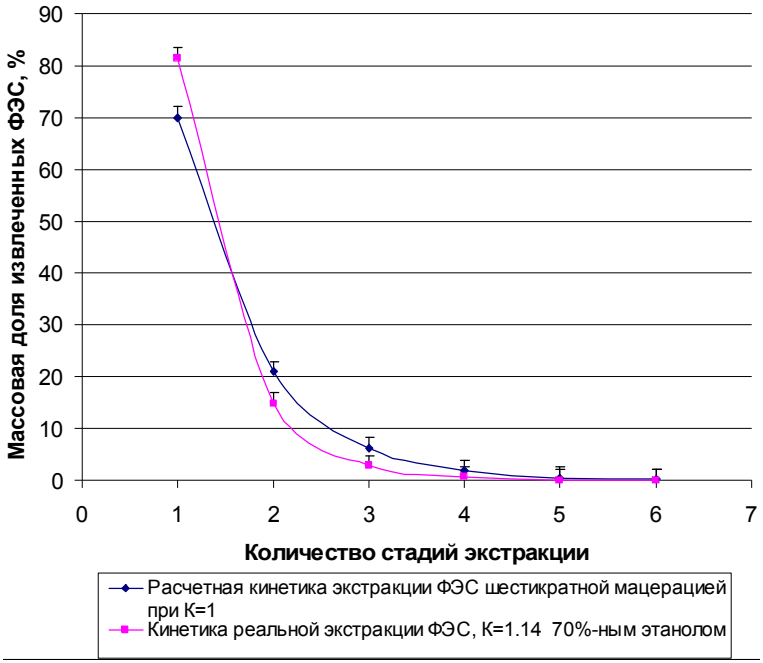


Рис. 24. Зависимость степени извлечения фитоэкдистероидов из растительного сырья серпухи венценосной от количества стадий экстракции.

В качестве сорбентов нами апробированы карбонат кальция, оксид алюминия, алусил, силикагель, асканит-бентонит. Найдено, что наиболее технологичным и высокоэффективным является оксид алюминия марки «для хроматографии». Установлено, что методом сорбционного фильтрования сгущенного экстракта на оксиде алюминия удается отделить не менее 99,95% липофильных сопутствующих веществ. Контроль полноты отделения определяли гравиметрическим методом, сравнивая массу экстрактов высушенных эфирных извлечений из аликвоты очищенного сорбционным фильтрованием экстракта и аликвоты неочищенного экстракта. Экспериментальным путем найдены оптимальные условия концентрирования и последующей сушки осветленного экстракта. Образующийся после данной технологической стадии продукт был назван нами «Метаверон» и предложен к применению в промышленном птицеводстве и звероводстве в качестве кормовой добавки, обладающей анаболическими и иммуностимулирующими свойствами.

Весьма длительной, материалоемкой является стадия хроматографической очистки суммы ФЭС *S. coronata* на оксиде алюминия с целью получения субстанции фармацевтического препарата «Экдистерон-80». Наиболее технологичными, экономичными и безвредными элюентами для осуществления указанной стадии являются смеси этанола и этилацетата со ступенчатым повышением концентрации 96 %-ного этанола от 0 до 100 %. Предельная нагрузка хроматографической колонны перед проведением стадии очистки ФЭС: 40 г абсолютно сухого концентрата экдистероидов, полученного преципитацией 360 г оксида алюминия на каждые 1000 г оксида алюминия в хроматографической колонне. Фракции, содержащие ФЭС, получаемые в результате хроматографии, объединяли на основании данных ВЭЖХ анализа аликвот, концентрировали в вакууме, сушили, кристаллизовали в безводном этаноле не менее чем три раза. Полученный белоснежный кристаллический продукт отфильтровывали и сушили в вакууме при температуре не более 55 °С. Контролировали качество продукта методами ВЭЖХ, ИК-, УФ-, ПМР- и ЯМР-С13-спектрометрии и определением температуры плавления.

Отработанное растительное сырье после отгонки из него этанола использовали в качестве органического удобрения в смеси с торфом. Этанол и этилацетат подвергали ректифика-

ции. Все сорбенты, за исключением карбоната кальция, регенерировали термическим способом. Были наработаны опытные партии субстанции «Экдистерон-80», которые обеспечили выполнение программы медико-биологических исследований препарата.

Для контроля качества готовой продукции и исходного растительного сырья применяли методику количественного определения ФЭС в растительном сырье и лекарственных формах, адаптированную для использования жидкостного микроколоночного аналитического хроматографа «Милихром 5-3» (ЗАО «Медикант», г. Орел). Состав и хроматографический профиль субстанции «Экдистерон-80» отражены на рис. 25.

По внешнему виду это белый кристаллический порошок, без запаха, относительно трудно растворимый в воде и легко растворимый в водно-спиртовых смесях. Температура плавления – 241±0.5 °С. Субстанция содержит в качестве основных

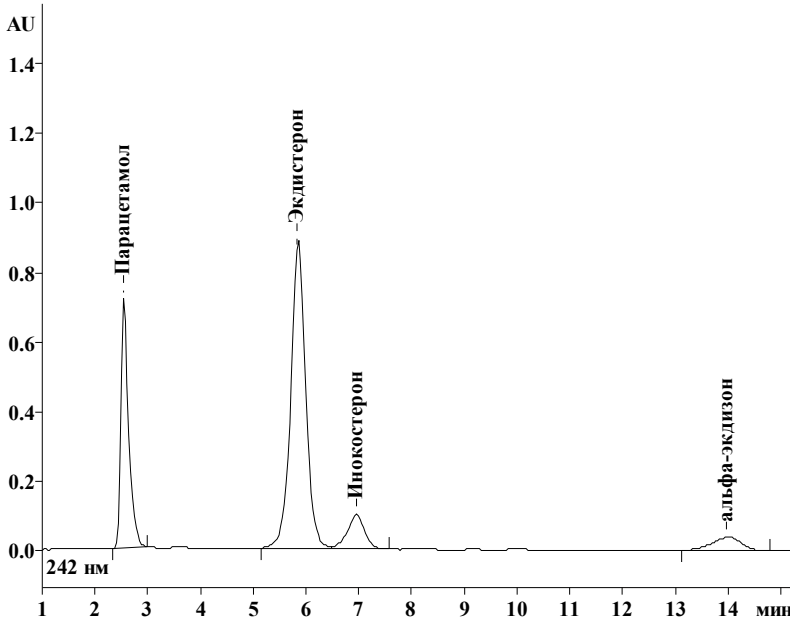


Рис. 25. Хроматографический профиль субстанции «Экдизон-80».

Условия анализа: УФ-детектор, 242 nm, колонка 60×2 мм Nucleosil C18, элюент этанол-бутанол-вода, изократический режим, парацетамол – внутренний стандарт.

компонентов 75-81 % 20Е, 9-11 % In и 5-9 % Е в зависимости от качества исходного сырья.

Субстанция «Экдистерон-80» была исследована также методами УФ-, ИК-спектрометрии. УФ-спектр поглощения субстанции (рис. 26) регистрировали в виде 0.01- и 0.001 %-ных растворов в 96 %-ном этаноле относительно этанола на приборе UV1700 Shimadzu Ind. Inc. (Япония) в кювете толщиной 1 см. УФ-спектр субстанции (рис. 26) содержит интенсивную $\pi-\pi^*$ полосу поглощения с максимумом при 243 нм и $n-\pi^*$ полосу слабой интенсивности при 305-327 нм.

Методом хромато-масс спектрометрии силильных производных ФЭС в составе субстанции «Экдистерон-80» в следовых количествах обнаружены интегристерон А, макистерон А, 2-дезокси-20-гидроксиэкдизон. Химическая структура мажорных ФЭС, входящих в состав субстанции «Экдистерон-80», приведена на рис. 27.

ИК-спектр субстанции (рис. 27) регистрировали ИК-Фурье спектрометром MIR-8000 ORIEL (Германия) в таблетке KBr. Элементный анализ выполнен на HCNS-анализаторе A315 (KharloErba, Италия). Найдено, %: С 67.56, Н 9.26. Вычислено, %: С 67.61, Н 9.25, О 23.14.

Указанные полосы поглощения в УФ-спектре субстанции свидетельствуют о наличии в экдистероидах кетогруппы, со-

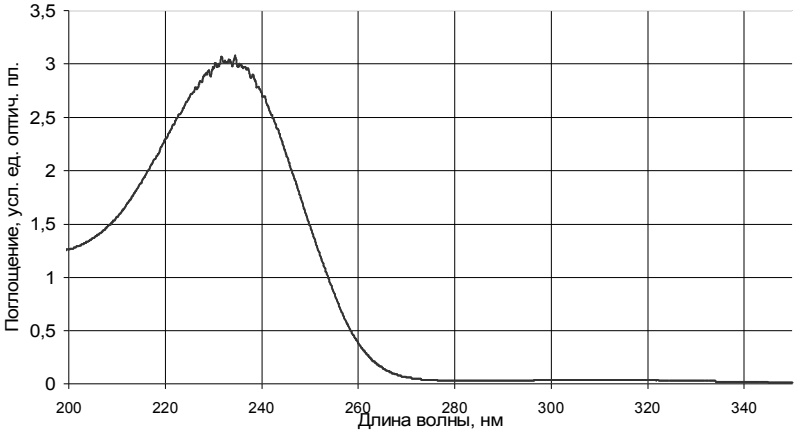


Рис. 26. УФ-спектр поглощения субстанции «Экдистерон-80», 0.001 %-ный раствор в этаноле.

пряженной с двойной связью (C=C). ИК-спектр субстанции (рис. 27) характерен для полиоксистероидов, содержащих Δ7-6-кетогруппировку, и содержит полосу поглощения гидроксильных групп в области 3400-3470 $см^{-1}$, а также интенсивную полосу поглощения кетогруппы, сопряженной с двойной связью (C=C) с максимумом при 1653 $см^{-1}$.

Образец партии субстанции был изучен методами ЯМР-спектрометрии. Спектры ЯМР 1H (400 МГц) и 13C (100 МГц) «Экдистерона-80» в растворе пиридина-d5 регистрировали на спектрометре «Bruker DRX-400» в ЦКП «Спектроскопия и анализ органических соединений» Института органического синтеза им. И.Я. Постовского УрО РАН, г. Екатеринбург. Линии спектра соответствуют в основном 20-гидроксиэкдизону. Наличие в составе субстанции «Экдистерон-80» 25S-инокостерона проявляется присутствием дополнительных линий низкой интенсивности (м.д.): 36,64 (с., 0,15C, 25-C), 67,25 (с., 0,16C, 26-C). О присутствии в субстанции α-экдизона свидетельствуют в спектре 13C ЯМР линии низкой интенсивности (м.д.): 13,63 (с., 0,05C, 21-C), 42,94 (с., 0,04C, 20-C), 74,02 (с., 0,05C, 22-C).

Кормовая добавка «Метаверон», по результатам биохимических анализов, имела следующий компонентный состав (массовые доли, %): ФЭС – 6.2, в том числе 20-гидроксиэкдизона – 5.2, инокостерона – 0.6, α-экдизона – 0.4; моно- и дисахаридов – 26, в том числе рамнозы – 3.2, фруктозы – 5.1, глюкозы – 4.8, сахарозы – 3.7, мальтозы – 9.2; аминокислот – 6.2, в

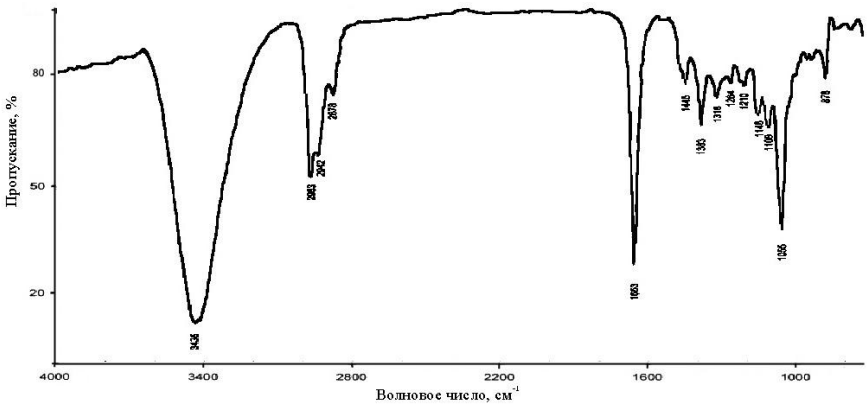


Рис. 27. ИК-Фурье-спектр субстанции «Экдистерон-80».

том числе аспарагиновой кислоты – 0.71, треонина – 0.16, серина – 0.13, глутаминовой кислоты – 0.64, пролина – 2.84, глицина – 0.12, аланина – 0.19, цистина – 0.05, валина – 0.35, изолейцина – 0.10, лейцина – 0.11, тирозина – 0.48, фенилаланина – 0.27, гистидина – 0.07, лизина – 0.09, аргинина – 0.02, остальное – олигосахариды, а также комплекс гликозидов флавоноидов, присущих экстрактивным веществам из надземной массы *Serratula coronata*. В составе аминокислот «Метаверона» отсутствует метионин, безвозвратно теряющийся при сорбционном фильтровании экстрактов.

Итак, результатом наших исследований явилось получение из растительного сырья экдизонсодержащих препаратов, действующее начало которых имеет стероидную природу.

Часть II.
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПРЕПАРАТОВ, ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ СЕРПУХИ ВЕНЦЕНОСНОЙ (*SERRATULA CORONATA* L.)

В последнее время в практике сельского хозяйства широко используются кормовые добавки, содержащие биологически активные соединения. Особенно большое внимание уделяется получению кормовых добавок из растений, в которых биологически активные вещества являются продуктами вторичного метаболизма (Пасешниченко, 2001). Использование кормовых добавок направлено в основном на стимуляцию роста животных, откорм и увеличение сельскохозяйственной продукции (Мозгов, 1964). Но эти эффекты не должны сопровождаться нанесением ущерба здоровью животного, поскольку при любом фармакологическом воздействии происходит последовательное изменение функций ткани, органа, функциональных систем, которое нарушает деятельность целого организма (Кудрин, 1977). Как известно, действие отдельных биологически активных веществ оказывает различные побочные эффекты на организм животного, которые могут проявляться не сразу. Особенно актуально эта проблема стоит в области гормональной терапии, когда, наряду с общим высоким положительным действием, наблюдаются побочные эффекты, ограничивающие использование гормонов в медицине.

Сейчас ведутся исследования, направленные на получение кормовых добавок, содержащих фитоэкдистероиды, которые были обнаружены в растениях в конце 50-х гг. прошлого столетия. В результате интенсивных исследований выявлено, что фитоэкдистероиды обладают анаболическими, адаптогеными, тонизирующими, реологическими, гипогликемическими и многими другими свойствами (Ахрем, Ковганко, 1989; Зибарева, Еремина, 1996; Куракина, Булаев 1990; Тодоров и др., 2000а, б).

Современная концепция интродукции (Мишуров, 1986, 1993, 1994) предполагает введение в культуру полезных растений для последующего использования этих растений и их производных в практике. Как было уже отмечено, *S. coronata* ценится как лекарственное и медоносное растение. В ней обнаружены активные соединения – экдистероиды, которые могут использоваться в медицине и зоотехнии. Однако данные о биологической эффективности и отдаленных последствиях полученных из серпухи венценосной фитоэкдистероидов для животных немногочисленны и неполны.

Поэтому были выполнены исследования возможных последствий для организма млекопитающих действия двух кормовых добавок: метаверона, содержащего 5-7 % 20-гидроксиэкдизона, и очищенного препарата 20-гидроксиэкдизона, выделенного из серпухи венценосной (*Serratula coronata* L.).

Глава 11. ДЕЙСТВИЕ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ НА КЛЕТКУ И ОРГАНИЗМ

Основная физиологическая функция гормонов – программирование и регуляция обменных реакций, функций и структуры реагирующих клеток. Первая группа эффектов носит необратимый характер и преобладает в процессе клеточной дифференцировки развивающихся организмов, вторая – обратимый, адаптивный характер и проявляется в клетках как развивающихся, так и взрослых организмов.

Гормоны чаще всего обладают достаточно выраженной тропностью физиологического действия, но при этом они, как факторы системного контроля, влияют на клетки-мишени разного типа и различные обменные реакции в однотипных клетках.

Поскольку стероидные гормоны относятся к гидрофобным соединениям, то из - за своей липофильности они свободно проникают через плазматическую мембрану внутрь клетки, где взаимодействуют с внутриклеточными рецепторами, локализованными в цитозоле, с образованием гормон-рецепторного комплекса. Этот комплекс движется к ядру, где он распадается и гормон взаимодействует с ядерным хроматином, в котором расположены наиболее важные акцепторные места для гормон-рецепторных комплексов этого типа. Основные ответы клетки на

гормон сопряжены с изменением структуры хроматина, уровня транскрипции и интенсивности синтеза клеточных белков de novo (Комиссаренко и др., 1986).

Интерес к стероидным гормонам особенно возрос, после того как у мужских половых гормонов были обнаружены анаболические свойства (Розен, Смирнов, 1981), поэтому ослабление андрогенных и усиление анаболических свойств мужского полового гормона тестостерона могли привести к созданию препаратов, специфически стимулирующих синтез белка в тканях организма человека и животных.

Проведенные в этом направлении многочисленные попытки оказались достаточно успешными и в 1956-1970 гг. химиками было создано значительное количество синтетических производных тестостерона, в которых андрогенные свойства были резко ослаблены, а анаболические – почти полностью сохранены или усилены. Такие соединения были названы анаболическими стероидами или стероидными анаболиками. Подобные стероиды обладают мощными анаболическими нефро-, мио-, гепатотропными эффектами. Кроме того, в больших дозах они способны несколько усиливать линейный рост организма, действуя на эпифизарные хрящи трубчатых костей, усиливать гемопоэз. Все это позволило в дальнейшем эффективно использовать их в мясном животноводстве в качестве биостимуляторов, а сейчас они применяются и в медицине. Однако основной мишенью стероидных гормонов является геном клетки, поэтому в следующем разделе мы рассмотрим данные о влиянии стероидных гормонов на геном.

11.1. Роль стероидных гормонов в регуляции активности генома клетки

Показано, что гормоны и их рецепторы есть не только у позвоночных и беспозвоночных, но и у простейших, бактерий, низших грибов, высших растений и других организмов (Roth et. al., 1984). При этом многие из таких гормонов сходны с гормонами, типичными для позвоночных. Некоторые из них связываются с рецепторами позвоночных. Роль многих соединений остается не ясной, но предполагают, что они являются информационными молекулами. Возможно, что эти сигналь-

ные молекулы возникли на ранних этапах эволюции живого, задолго до развития многоклеточных организмов. Неизменность их биохимической структуры указывает на наличие биологических функций, сохранившихся в процессе развития.

Гормоны стероидной природы оказывают выраженное специфическое действие на метаболические процессы в клетках, регулируют основные процессы жизнедеятельности зрелого организма: координируют рост, дифференцировку, размножение, адаптацию, поведение (Розен, Смирнов, 1981). Многообразие эффектов является результатом специфического взаимодействия гормонов с геномом клетки.

При изучении процессов трансляции в бесклеточной белоксинтезирующей системе показано, что при индукции кортизолом синтеза ферментов возрастает содержание функционально активных мРНК тирозинаминотрансферазы и триптофаноксигеназы (Shutz, 1973).

Глюкокортикоиды и эстрогены, кроме изменения синтеза специфических мРНК, влияют и на содержание суммарной РНК (Сергеев, 1984). Показано, что в течение первого часа глюкокортикоидной индукции в печени активируется на короткое время синтез ДНК-подобной РНК, а затем наблюдается более длительное увеличение синтеза рРНК. Причем глюкокортикоиды непосредственно стимулируют транскрипцию гена рРНК без участия РНК-полимеразы В, т.е. без промежуточного образования мРНК (Frey, Seifort, 1982). Стимуляция транскрипционных процессов в печени под действием глюкокортикоидов осуществляется главным образом благодаря значительному повышению матричной активности хроматина, а также в какой-то степени за счет изменения каталитических свойств РНК-полимеразы. Введение эстрогена петушкам через 24 ч вызывает двукратное увеличение активности РНК-полимеразы II из ядер печени (Kastern, 1981). Кроме того, в два раза возрастает число молекул РНК-полимеразы II на одно ядро.

Таким образом глюкокортикоиды через свои рецепторы могут оказывать значительное влияние на хроматин путем прямой инициации транскрипции специфических генов.

Однако есть данные о том, что по крайней мере эстрогены и прогестины могут проявлять свое действие и на посттранскрипционном уровне (Seaver, Skafar, 1984).

Известно, что в яйцеводе незрелых или с прекращенным курсом эстрогенизации цыплят уровень мННК овальбумина

очень низок и, соответственно, содержание самого овальбумина незначительно. Введение эстрогена таким цыплятам приводит к существенному увеличению синтеза овальбумина в результате прямого воздействия гормона на скорость транскрипции, а значит, и накопления мРНК данного белка (McKnight et al., 1975) В то же время предполагается, что эстрогены действуют и на ином, нежели транскрипционный, уровне, усиливая синтез овальбумина. При этом считается, что эстрогены способны активировать процессы трансляции, повышая ее скорость (Pennequin et al., 1979). В отношении другого белка – вителлогенина – также было показано (Gehrke et al., 1981), что введение in vivo петушкам эстрадиола увеличивает в печени скорость трансляции общей мРНК и мРНК вителлогенина в 4.6 и 4.0 раза соответственно. Наряду с этим, установлено, что эстрогены в матке крыс повышают скорость элонгации (Whelly, Barker, 1982).

Еще одно доказательство влияния стероидных гормонов на посттранскрипционном уровне было получено при изучении овальбумина, кональбумина и овомукоида (Seaver, Skafar, 1984). Введение прогестерона или эстрогенов цыплятам, лишенным введения гормонов, по-разному влияет на скорость синтеза мРНК овальбумина и самого овальбумина. Синтез кональбумина и овомукоида тоже изменяется после повторного введения гормонов (Gehrke et al., 1981). Под действием прогестерона, вводимого через 4 ч после эстрогенной обработки, синтез овальбумина увеличивается, а кональбумина – уменьшается. Если прогестерон вводили через 12 ч, то значительно возрастало образование de novo как овальбумина, так и кональбумина. При повторном введении эстрогенов через 12 ч происходило повышение содержания только кональбумина. Синтез овомукоида сильно тормозился в случае последующего введения гормонов: эстрадиола, через 24 ч – эстрадиола и еще через 4 ч – прогестерона. Синтез овальбумина и кональбумина в данном опыте не изменялся (Gehrke et al., 1981).

Таким образом, последовательное введение гормонов неодинаково влияет на синтез различных белков. Следовательно, изменение уровней данных гормонов в крови кур в различные периоды кладки яиц (Grater, Nalbandov, 1976) может отражаться на соотношении синтезируемых белков.

Необходимо, кроме того, отметить, что при последовательном введении гормонов с интервалом в 12 ч синтез овальбумина

и кональбумина был на 50-300 % выше, чем можно было бы ожидать исходя из изменения уровня мРНК этих белков.

Учитывая вышеизложенное, можно заключить, что при последовательной обработке гормонами последние могут непосредственно воздействовать на трансляцию мРНК овальбумина и кональбумина. Эти соображения подкрепляются другими данными. Так, установлено, что введение эстрогенов увеличивает скорость инициации всех мРНК после предварительного прекращения эстрогенизации цыплят (Pennequin et al., 1979). Прогестерон вызывает преимущественный, по сравнению с общей мРНК, переход мРНК овальбумина из фракции моносом во фракцию полисом как у лишенных эстрогенов цыплят (Pennequin et al., 1979), так и у цыплят, обработанных антиэстрогеном тамоксифеном. Кроме того, изменяя количество вводимых цыплятам эстрогенов, можно снизить синтез овальбумина и кональбумина без изменения содержания их мРНК (Gehrke et al., 1981).

Мы остановились лишь на нескольких установленных механизмах действия отдельных стероидных гормонов на геном. Однако было показано, что они тоже регулируют обмен углеводов, липидов, белков и других соединений, в значительной мере влияют на такие физиологические процессы, как реакция организма на стресс, поддержание кровяного давления, водный и солевой обмен, воспалительные реакции тканей и др.

Глюкокортикоиды – сильные регуляторы углеводного и белкового обмена (Baxter, 1976). Наиболее характерное явление после удаления надпочечников, связанное с отсутствием глюкокортикоидов, – неспособность организма поддерживать нормальный уровень глюкозы в крови при голодании. Одновременно истощается депо гликогена в печени. У интактных животных уровень глюкозы в крови в период голодания поддерживается за счет использования запасов белка, который расходуется на образование углеводов. Глюкокортикоиды тормозят синтез белка в лимфоидной ткани (Dougherty, 1952), мышцах (Odedra, Millward, 1982) и соединительной ткани, стимулируют образование белка в печени, увеличивая активность ферментов, участвующих в глюконеогенезе (Клегг, Клегг, 1971; Ashmore, Morgan, 1967).

Под действием глюкокортикоидов увеличивается активность ферментов метаболизма аминокислот – аланинаминотрансфе-

разы, тирозинаминотрансферазы, триптофаноксигеназы, триптофанде-гидрогеназы, пролиноксидазы и др. (Протасова, 1975).

Имеются данные, что глюкокортикоиды влияют на липидный обмен в печени и плазме. Дексаметазон увеличивает концентрацию глюкозы, инсулина, неэстерифицированных жирных кислот и триацилглицерина в плазме (Benito et al., 1982). Благодаря этому происходит бесперебойное энергетическое обеспечение тканей центральной нервной системы при недостатке или нарушении обмена углеводов и даже при полном голодании. Глюкокортикоиды обладают также слабовыраженной минералокортикоидной активностью (Jeh, Aloia, 1982). Кроме того, они повышают резистентность организма к различным раздражителям (адаптивный эффект) (Nicholas, Lugg, 1982).

При стрессовых ситуациях у млекопитающих наблюдается повышение содержания глюкокортикоидов в плазме крови (Серединин и др., 1982). Глюкокортикоиды принимают участие в адаптационных механизмах терморегуляции (Кырге и др., 1982). При понижении окружающей температуры количество 17-оксикортикостероидов, выделяемых в кровь, возрастает. По-видимому, это происходит при любом охлаждении независимо от его продолжительности. При адреналэктомии животных, которых выдерживали в холодной камере, понижалась внутренняя температура тела. Этот эффект адреналэктомии удавалось предотвратить введением экстрактов из коры надпочечников и кортизола.

В некоторых исследованиях (Валькович и др., 1981; Хансон, 1979) установлено значительное сходство между проявлением действия ионизирующего излучения и глюкокортикоидов на лимфоидные клетки. Получены данные, свидетельствующие о возможном участии рецепторов глюкокортикоидов в реализации действия ионизирующего излучения на клетки тимуса крысы. В частности, показано, что реакция на оба фактора снимается под влиянием ингибитора транскрипции актиномицина Д (Валькович и др., 1981). Кроме того, обнаружены конкурентные взаимоотношения между кортизолом и рентгеновским облучением при их совместном действии на системы транспорта глюкозы в тимоциты (Roper, Franz, 1977). На ранней стадии после облучения, так же, как и в случае глюкокортикоидов (Bortwick, Beil, 1975), отмечается стимуляция РНК-полимеразной реакции, которая, возможно, связана с активацией синтеза специфических РНК, необходимых для развития

последующих этапов лимфолиза. В дальнейшем под влиянием обоих факторов происходит подавление транскрипции, зависящее от присутствия белковых рецепторов и не проявляющееся после их удаления. Конкретная роль рецепторов в формировании ответа клеток на ионизирующее излучение и введение глюкокортикоидов, по-видимому, неидентична, так как химическое связывание белков иодацетамидом снимает ингибирование транскрипции кортизолом, но не модифицирует радиационный эффект (Валькович, Хансон, 1981).

В больших дозах глюкокортикоиды обладают антивоспалительным и десенсибилизирующим действием, с чем связано их широкое применение при заболеваниях, в основе патогенеза которых лежат аллергические и воспалительные процессы. Для усиления биологической активности природных кортикостероидов были получены многочисленные синтетические аналоги.

Эстрогены, так же, как и глюкокортикоиды, оказывают на организм множественное действие (Клегг, Клегг, 1971). Они влияют на гипоталамус и через него на секрецию гипофизарных гонадотропинов и половое поведение. В эпителии влагалища эстрогены вызывают ороговение, гиперемию, гипертрофию и отек стромы, появление гликогена, снижение pH влагалищных выделений и изменение электрического потенциала. Эстрогены необходимы для роста и функциональной активности матки, действуют как на мышцы матки, так и на ее слизистую. Наряду с другими гормонами, они влияют на рост и секреторную активность молочных желез (Клегг, Клегг, 1971), в значительной степени определяют рост и массу тела, оказывают сильное воздействие на такие ткани, как кожа и надпочечники, а кроме того – на водно-солевой обмен.

Эстрогены влияют на самые разные стороны обмена. В клетках матки эстрогены могут повышать мембранный потенциал, усиливать тенденцию генерировать потенциалы в клетке - водителе ритма, увеличивать чувствительность к различным стимулирующим воздействиям, интенсивность синтеза сократительного белка, накопление макроэргического фосфата, изменять содержание ферментов и интенсивность дыхания (Клегг, Клегг, 1971).

Эффекты, оказываемые эстрогенами на матку крыс, можно разделить на три группы (Tchernitchin, 1979):

1. Ответы генома на эстрогены, к которым относятся увеличение синтеза РНК и белка, содержания специфических фер-

ментов, морфологическая, функциональная дифференцировка клеток-мишеней и, возможно, активация синтеза ДНК в матке. Эти эффекты обусловливаются системой цитозольных и ядерных рецепторов эстрогенов;

2. Негеномные эффекты эстрогенов – эстрогениндуцируемая эозинофилия, оэдема, увеличение васкулярной проницаемости, выход гистамина и т.д. Такое действие эстрогенов опосредуется через эозинофил-рецепторную систему;

3. Другие эффекты эстрогенов, такие как повышение содержания гликогена в матке, которое, по-видимому, происходит по другому механизму, включающему активацию аденилатциклазы.

Эффекты эстрогенов, действие которых опосредовано одной из рецепторных систем, можно избирательно усиливать, ингибировать либо блокировать без изменения эффектов эстрогенов, опосредованных другой рецепторной системой (Tchernitchin, 1979).

Эстрадиол и тестотерон ингибируют а-амилазную активность в околоушных железах (Bellavice et al., 1982). Возрастающая у 20-дневных орхидэктомированных и 25-дневных овариэктомированных крыс амилазная активность возвращалась после введения гормонов (тестостерона и эстрадиола соответственно) к исходному уровню, наблюдаемому у интактных крыс. Эстрадиол влияет на активность некоторых протеинкиназ (Miyazaki et al., 1980) в эндометрии кроликов. Инъекции эстрадиола или прогестерона кастрированным кроликам повышают протеинкиназную активность цитозольной фракции эндометрия. Эстрадиол увеличивает активность цАМФ-зависимой протеинкиназы I и несколько снижает активность цАМФ-зависимой протеинкиназы II. Введение прогестерона после эстрадиола приводит к росту активности цАМФ-зависимой протеинкиназы типа II и ее уменьшению у фермента I типа. Таким образом, соотношение активностей ферментов II и I типов снижается эстрадиолом и повышается прогестероном. Введение эстрогенов крысам увеличивает активность пероксидазы (Keeping et al., 1982), при этом наблюдается корреляция между утеротропной активностью различных эстрогенов и их способностью индуцировать активность пероксидазы в матке незрелых крыс (Jellinck, Newcombe, 1977).

Кроме того, эффекты, вызываемые в матке животных введением эстрадиола, можно еще разделить на «ранние» и «позд-

ние» (Katzenellenbogen, Gorski, 1975). К ранним эффектам эстрадиола можно отнести увеличение активности орнитиндекарбоксилазы –скорость лимитирующего фермента биосинтеза полиаминов. Проявляется он у незрелых или кастрированных крыс через 4 ч после введения эстрадиола. Этот фермент полифункционален – его неактивная форма является компонентом системы, активирующей ядерную РНК-полимеразу. Примером более поздних эффектов эстрогенов может служить повышение активности плазминогенового активатора, который необходим при имплантации и децидуальном росте, а также активация репликативной формы ДНК-полимеразы.

Индукция креатинкиназы – один из ранних эффектов эстрогенов (Конопля, Лукша, 1987). Этот фермент считают маркерным белком при изучении эстрогенной индукции, которая в матке проявляется через 40-60 мин. после введения гормона. Эстрогены стимулируют активность креатинкиназы в яичнике, влагалище, гипоталамусе, молочной железе.

Прогестерон, еще один женский половой гормон, вырабатывается яичниками, плацентой и корой надпочечников. Функции прогестерона в организме заключаются в подготовке эндометрия к восприятию оплодотворенного яйца. Под его действием сократительная активность миометрия снижается, что способствует сохранению беременности. Прогестерон также участвует в подготовке молочных желез к лактации (Клегг, Клегг, 1971) и считается антагонистом эстрогенов, в частности, ингибирует эстрогенстимулированный рост матки и синтез специфических белков. Прогестерон проявляет свое модулирующее действие на гонадотропины только при наличии эстрогенов. При этом последние необходимы для индукции рецепторов прогестерона в гипоталамусе и передней доле гипофиза. Местом приложения модулирующего эффекта прогестерона может быть либо гипоталамус, либо передняя доля гипофиза, либо то и другое. Один из возможных механизмов действия прогестерона – изменение динамики эстрогеновых рецепторов.

Андрогены образуются главным образом в семенниках. Их действие на организм многообразно; они влияют на многие признаки, связанные с функцией размножения. Действие андрогенов на женский организм сходно с таковым на мужской. Работа всех отделов полового тракта и связанных с ним желез регулируется тестикулярными андрогенами. Они влияют на вторичные половые признаки, такие как характер оволосения,

тембр голоса, распределение жира, развитие мышц и т. д. (Клегг, Клегг, 1971). Известна роль андрогенов в половой дифференцировке гипоталамуса. Кроме того, андрогены воздействуют на почки, надпочечники, печень, поджелудочную железу, щитовидную железу, тимус, слюнные железы, пигментацию кожи, гемодинамику и кроветворение.

Краткий анализ данных литературы позволяет сделать некоторые выводы. В онтогенезе происходят существенные изменения действия стероидных гормонов на различных этапах реализации их биологического эффекта в клетке, включая цитоплазматическую рецепцию, транслокацию образовавшихся стероидрецепторных комплексов (СРК) в ядро и взаимодействие с хроматином, в результате чего модифицируются транскрипционные и посттранскрипционные процессы в органах-мишенях.

Один из важных этапов в механизме действия гормонов в клетке – их связывание с цитоплазматическими рецепторными белками. Образовавшиеся стероидрецепторные комплексы способны активироваться и приобретать повышенное сродство к ядру. Основным акцептором этих комплексов в ядрах является хроматин. Установлено, что стероидрецепторные комплексы способны узнавать специфические последовательности ДНК около индуцибельных генов и связываться с ними, таким образом влияя на процесс транскрипции. В то же время ДНК в ядре нативной клетки находится в комплексе с разнообразными ядерными белками (гистонами и негистоновыми белками). На основании экспериментов, проведенных in vitro, предполагается, что акцептором СРК может быть ДНК в комплексе с лабильносвязанными с хроматином негистоновыми белками (Сергеев, 1984; Конопля, Лукша, 1987).

Под воздействием стероидных гормонов в клетке в первую очередь изменяется матричная активность хроматина, увеличиваются скорости инициации синтеза мРНК и индуцибельных белков, ускоряются синтез рРНК, образование рибосом и перенос последних в цитоплазму. Стероиды активируют процессы трансляции и для некоторых из них, в частности, для эстрогеновых гормонов, обнаружено выраженное влияние на скорость элонгации и процессинг белка. Стероидные гормоны проявляют свое действие на различных уровнях – транскрипционном, посттранскрипционном, трансляционном и, возможно, других.

Растения и животные, являясь для человека источником пищи, постоянно поставляют в организм биологически активные соединения. Действие многих из них еще не оценено в полной мере, более того, некоторые данные противоречат друг другу (Ахрем, Ковганко, 1989, Фитоэкдистероиды, 2003).

Это заставляет уделить специальное внимание данной проблеме. Особый интерес вызывают фитоэкдистероиды.

11.2. Действие экдистероидов на млекопитающих

Так как в составе изучаемого препарата «Метаверон» содержатся фитоэкдистероиды и, кроме того, исследуется 75-80 % очистки 20Е, то правомерно рассмотреть действие фитоэкдистероидов на организм млекопитающих.

Известно, что физиологические процессы линьки и метаморфоза членистоногих находятся под контролем экдистероидов и сопровождаются глубокой перестройкой всего организма, распадом и синтезом очень большого числа биомолекул, в первую очередь белков. Поэтому уже на первых стадиях исследования активности экдистероидов представляло интерес изучение их действия на другие организмы, не способные к эндогенному продуцированию данных низкомолекулярных биорегуляторов. Уже в первых экспериментах на мышах было установлено, что экдистероиды в некоторых случаях стимулируют синтез белка, т.е. обладают анаболической активностью (Ахрем, Ковганко, 1989), которую оценивают по приросту живой массы животных (Тимофеев, Ивановский, 1996). При этом анаболические эффекты ярче выражены у молодых животных и сопровождаются увеличением общей массы тела, массы сердца, почек, печени и передней большеберцовой мышцы у крыс и мышей (Ахрем, Ковганко, 1989).

При действии экдистероидов возрастает абсолютная скорость синтеза белка. Но так как на это не повлияло предварительное введение актиномицида Д, то было сделано предположение, что данный процесс не связан с включением новых генов и индукцией синтеза ДНК, а обусловлен, главным образом, влиянием экдистероидов на полирибосомы, который сводится к повышению их функциональной активности. Анаболическое действие экдистероидов является неспецифическим, при этом активируется синтез белков, характерных для данного организма, что

приводит к гармоничному течению анаболических реакций и не сопровождается токсическими эффектами при их длительном применении (Ахрем, Ковганко, 1989). По данным И.Н. Тодорова с соавторами, действие экдистероидов основано на стимуляции биосинтеза цитоплазматической и ядерной РНК в печени мышей, приводящей к увеличению содержания белка и гликогена в печени, сердце и мышцах растущих животных, а также влияет на инициацию и элонгацию трансляции (Тодоров и др., 2000а).

Молекулярный механизм действия экдистероидов еще не до конца выяснен, поскольку оказываемые ими эффекты могут быть результатом взаимодействия трех групп процессов, которые они стимулируют. Первая группа – процессы неспецифической догеномной активации систем вторичных мессенджеров клеток через взаимодействие стероидов с рецепторами плазматических мембран и последующей активацией аденилат - и гуанилатциклазных систем, активизирующих протеинкиназы. Последние через фосфорилирование белковых факторов модулируют некоторые стороны метаболизма клетки. Одними из них являются факторы инициации транскрипции eIF – 4F.

Вторая группа – активация транскрипции. Она влияет на изменения синтеза белка и также может осуществляться через систему вторичных мессенджеров.

Третья группа – межорганное системное взаимодействие. Такой дополнительный анаболический эффект может оказывать инсулин через систему вторичных мессенджеров с последующим фосфорилированием и активацией фактора инициации трансляции. Это возможно из-за наличия на плазматических мембранах рецепторов к инсулину (Тодоров и др., 2000а).

Кроме того, этими же авторами была обнаружена прямая корреляция между концентрацией экдистерона в препарате и величиной стимуляции биосинтеза белка (Тодоров и др., 2000б). В работе Н.П. Тимофеева и А.А. Ивановского было изучено влияние малых доз экдистероидсодержащего экстракта из подземной части левзеи сафлоровидной *Rhaponticum carthamoides* (Willd) Iljin на прирост живой массы беспородных белых мышей со средней массой 23.0-23.5 г, которым однократно и внутримышечно вводили физиологический раствор с определенной концентрацией 20Е, различающейся на порядок. Полученные результаты показали, что различающиеся на порядок по концентрации 20Е дозы оказали сходный конечный анаболичес-

кий эффект при внутримышечном введении с увеличением массы опытных животных на 10-12 % через 30 дней (Тимофеев, Ивановский, 1996).

Экдистероиды за счет стимуляции синтеза белка могут повышать активность некоторых ферментных систем, участвующих в белковом, углеводном и липидном обменах (Ахрем, Ковганко, 1989). Под воздействием экдистена увеличивается содержание белка в сыворотке крови и стимулируется гемопоэз. Так, было установлено, что реологические свойства экстрактов из пяти видов *Silene* L. и *Luchnis chalcedonica* L., содержащих экдистероиды, выражаются в снижении остроты проявления синдрома повышенной вязкости крови при ишемии мозга у крыс вплоть до полной нормализации некоторых гемореологических параметров (Плотников и др., 1998). Также экдистерон не оказывает существенного влияния на нормальное содержание сахара, но предотвращает развитие экспериментальной гипергликимии и усиливает отложение гликогена в печени, сердце и мышечной ткани. У кроликов при длительном введении он уменьшает содержание общего и свободного холестерина в сыворотке крови и концентрацию общих липидов, триглицеридов и холестерина в печени у крыс (Куракина, Булаев, 1990). У молодых интактных крыс-самцов снижение содержания сахара в крови происходит только через 30 дней использования экдистерона, тогда как у этих же животных с экспериментальным диабетом аналогичный эффект проявляется уже через 3 ч. У взрослых крыс влияние экдистерона на содержание гликогена в печени менее выражено, чем у молодых, а содержание гликогена в мышце и сахара в крови при этом увеличивается (Ахрем, Ковганко, 1989).

Обнаружено влияние экдистероидов на функции внутренних органов. У интактных крыс-самцов и у крыс с токсическим гепатитом определено их гепатопротекторное действие, проявляющееся в повышении общего количества желчи на 3-16 %, изменениями в ее химическом составе, связанное с существенным увеличением концентрации желчных кислот и билирубина и уменьшением концентрации холестерина (Ахрем, Ковганко, 1989).

При изучении действия экдистерона и туркестерона на митохондрии клеток печени крыс-самцов с развившимся экспериментальным диабетом было выявлено, что у таких животных происходит снижение скорости потребления кислорода и окис-

лительного фосфорилирования в митохондриях печени, которое нормализуется уже через семь дней после обработки. Под влиянием экдистероидов в митохондриях восстанавливает свою активность НАД.Н-дегидрогеназа, что заметно повышает стабильность митохондрий к нагреванию или действию литических ферментов (Ахрем, Ковганко, 1989).

Экдистероиды положительно влияют на лечение миокардита и переломов костей, препятствуют развитию экспериментального атеросклероза у кроликов (Ахрем, Ковганко, 1989). Кроме того у экдистероидов обнаружены антиоксидантные и антирадикальные свойства (Осинская и др., 1992; Шишкина и др., 1996). Препараты маральего корня применяются в медицине как стимулирующее и адаптогенное средство при функциональных расстройствах нервной системы, умственном и физическом утомлении, пониженной работоспособности и хроническом алкоголизме, а его экстракт входит в состав тонизирующего напитка «Саяны». Под действием экдистерона у белых мышей уменьшается продолжительность сна, вызванного хлоралгидратом и гексаналом. Также он способствует быстрому возникновению и закреплению условно-оборонительного рефлекса у крыс, увеличению продолжительности бега мышей на 65.2 % и повышению устойчивости крыс к высокой температуре на 21 % по сравнению с контролем (Ахрем, Ковганко, 1989; Куракина, Булаев, 1990).

У некоторых экдистероидов определена эстрогенная активность (увеличение массы матки, яичников). Подобный эффект обнаружен при действии низких концентраций экдистероидов (1 мг/кг), более высокие дозы (10 мг/кг) не оказывают стимулирующего воздействия на эти органы. Андрогенная активность выявлена только у нерабола (Куракина, Булаев, 1990), поэтому применение экдистероидов в медицине затруднено (Ахрем, Ковганко, 1989).

Токсичность экдистерона, изученная на белых мышах при введении в желудок водного раствора, проявляется только с дозы 500 мг/кг. При этом у животных повышается рефлекторная возбудимость, отмечается напряжение мышц живота. В дозах 3000-5000 мг/кг экдистерон вызывает некоторую вялость, расширение хвостовых вен, впалость боков. Указанные явления сохраняются в течение 5-6 ч. Гибели животных при дозах до 5000 мг/кг ни в первые сутки, ни в последующие дни не происходит (Ахрем, Ковганко, 1989).

Эти данные свидетельствуют об очень низкой токсичности экдистероидов и возможности их применения в медицине для лечения некоторых заболеваний. Противопоказан он при нервном возбуждении, бессоннице, эпилепсии и гиперкинезах (Куракина, Булаев, 1990).

В организме млекопитающих фитоэстрогены впервые обнаружены в конце 1960-х гг. (Stitch et al., 1980). Биохимический анализ показал, что фитоэстрогены по структуре обладают определенным сходством с эндогенными эстрогенами животных, что позволяет им «узнавать» эстрогенные рецепторы и связываться с ними. Это было доказано в опытах in vitro на примере лигнанов, которые активно реагировали с эстрогенными рецепторами цитозоля матки овец и крыс (Shutt, Cox, 1972; Coward et al., 1993) и рецепторами к эстрогенам клеток рака молочной железы человека (Martin et al., 1972). Фитоэстрогены могут стимулировать в клетке специфический синтез, т.е. в этом случае фитоэстрогены проявляют эстрогенные свойства. При отсутствии такой способности фитоэстрогены могут выступать в качестве антиэстрогенных агентов.

Как выяснилось, биологическая активность фитоэстрогенов в сотни и тысячи раз ниже активности эндогенных эстрогенов, однако постоянное потребление человеком растительной пищи и таких продуктов, как молоко и мясо травоядных животных, может приводить к значительной концентрации фитоэстрогенов в организме. Так, в сперме человека и быка, слюне, грудном молоке, жидкости овариальных кист, соке предстательной железы лигнаны энтеролактон и энтеродиол обнаружены в количествах, превышающих концентрацию эндогенных эстрогенов до 5000 раз (Finlay et al., 1991).

Что касается человека, то в настоящее время фактические данные о влиянии потребления пищи, богатой фитоэстрогенами, на его здоровье немногочисленны.

Значительно большее количество информации по этой проблеме получено в эксперименте, тем более что к концу 1960-х гг. многие фитоэстрогены были получены в очищенном виде (Farnesworth et al., 1975). Особенно удобными для анализа оказались модели неполовозрелых и овариэктомированных животных. Результаты работ разных авторов оказались, однако, неоднозначными. Так, было показано, что введение с молоком новорожденным самкам кроликов и мышей куместрола приводило к изменениям, сходным с наблюдавшимися при введении

синтетического эстрогена диэтилстильбэстрола: увеличению массы матки, ороговению влагалищного эпителия, плоскоклеточной метаплазии эндометрия, преждевременному открытию влагалища, изменению полового поведения и т.п. (Burroughs et al., 1990). При скармливании в течение четырех-шести дней неполовозрелым кроликам рациона, содержащего 11 мг/10 г дейдзеина, отмечалось повышение веса матки с 9.6 до 25 г (Biskoff et al., 1962). При изучении реакции матки неполовозрелых крыс на введение куместрола и зирелинона (Folman, Pope, 1964; Kitts et al., 1983) установлено, что характер действия этих фитоэстрогенов (эстрогенное – антиэстрогенное) зависит от способа введения (однократное или дробное) и дозы препаратов. Заслуживает рассмотрения работа, в которой изучалось действие фитоэстрогенов на развитие репродуктивной системы крыс (Awoniji et al., 1998). Самки с 17-го дня беременности (время появления у эмбрионов эстрогензависимых зачатков репродуктивной системы) и до момента родов получали генистейн в дозе 5 мг/кг. Далее генистейн в той же дозе вводили новорожденным самкам до 21 (1-я группа) и 70 (2-я группа) дней постнатальной жизни, после чего вскрывали животных. Показано, что масса яичников и матки у животных первой группы была достоверно меньше, чем в контроле. При этом показатели количества и степени развития фолликулов, желтых тел и элементов «интерстициальной железы» у этих крыс были также снижены по сравнению с контролем. Одновременно обнаружено достоверное уменьшение уровня эстрадиола и прогестерона в крови, которое авторы связали с нарушением процессов дифференциации клеточных структур фолликула, обусловленных, в свою очередь, задержкой дифференциации структур гипоталамуса. У потомства второй группы изменений массы яичников и матки и гормональных нарушений не отмечалось. Однако у этих самок, а также у самок, получавших генистейн до 21 дня, но вскрытых на 70-й день, в яичниках наблюдались кистозные образования типа цистаденом. На основании полученных результатов авторами было предположено, что: а) экспозиция к фитоэстрогенам во внутриутробном и неонатальном периодах влияет на развитие органов репродуктивной системы экспериментальных животных, б) фитоэстрогены оказывают свое действие в критические периоды пре- и постнатального онтогенеза репродуктивных органов.

Показано, что иприфлавин проявлял эстрогенные свойства у интактных половозрелых крыс, однако при введении его неполовозрелым и овариэктомированным животным этот эффект отсутствовал (Jiamazaki, 1993). Обнаружена способность куместрола стимулировалть рост матки у неполовозрелых животных и вызывать у них типичный эструс, а у половозрелых приводить к нарушениям эстрального цикла (персистирующий эструс) и секреции гонадотропинов (Whitten et al., 1992). По мнению авторов, это связано с тем, что в разных условиях куместрол проявлял различные свойства: в одних случаях – эстрогенные (или усиливающие действие эндогенных эстрогенов), в других – антиэстрогенные. Отмечено также, что введение энтеролактона ингибирует стимулируемый эстрадиолом синтез РНК в эндометрии при введении энтеролактона за 22 ч до введения эстрадиола (Watters, Knowler, 1982).

При введении куместрола самкам крыс и установлены двукратное уменьшение частоты овуляции и увеличение с 3 до 46 % частоты внутриутробной гибели эмбрионов на ранних этапах развития. Снижение частоты овуляции авторы связали с возникающей после введения куместрола супрессией секреции гипофизом ФСГ, а учащение гибели зародышей – с нарушением (задержкой) овуляции и, как следствие последней, – перезреванием яйцеклетки (Fredericks et al., 1981).

Следовательно, рассмотренные экспериментальные данные позволяют сделать вывод о том, что фитоэстрогены способны модулировать специфические ответы тканей-мишеней репродуктивных органов и, следовательно, влиять на рецепцию, продукцию и метаболизм эндогенных гормонов, а также на их действие на клеточном уровне. При этом в зависимости от уровня в организме эндогенных эстрогенов, метаболических форм фитоэстрогенов, способности последних связываться с рецепторами, состояния репродуктивной системы в момент воздействия, особенностей введения (однократно, дробно, длительно) они могут выступать в роли как агонистов, так и антагонистов собственных эстрогенов организма. Свойства агонистов и антагонистов эндогенных стероидов зависят у фитоэстрогенов и от их дозы (концентрации).

Хотя влияние фитоэстрогенов оказывается, как правило, минимальным, при определенных условиях оно может приводить к функциональным изменениям организма, а в некоторых случаях – к некомпенсируемым изменениям. Поэтому для

более полного представления о последствиях требуются дальнейшие исследования биологической эффективности фитоэстрогенов на разных организмах.

11.3. Применение кормовых добавок в промышленности

История использования биостимуляторов в качестве лечебных средств берет начало с древних времен, когда человек в поисках пищи обращался к всевозможным растениям и животным. К числу первых попыток применять биостимуляторы в лечебных целях следует отнести использование змеиных ядов, изучением которых занимался российский ученый Е.Н. Павловский для лечения эпилепсии. Из других советских ученых, внесших большой вклад в изучение биостимуляторов, необходимо отметить Ю.А. Овчинникова, В.А. Энгельгарта, Я.Х. Туракулова, В.П. Филатова, исследовавших биогенные стимуляторы (Стекольников и др., 1975), которые в наше время нашли широкое применение.

Создание, изучение и применение в промышленности и медицинской практике биологически активных добавок к пище сейчас широко развиваются не только в направлении животноводства в качестве стимуляторов, но и для их использования в питании человека.

Применение биологически активных добавок является эффективной формой первичной и вторичной профилактики, лечения широко распространенных хронических заболеваний, таких как ожирение, атеросклероз, злокачественные новообразования и иммунодефицитные состояния, и для решения проблемы профилактики экологически обусловленных заболеваний человечества, осуществляющейся через поиск и внедрение в практику безвредных биологически активных добавок к пище, уменьшающих реадсорбцию токсикантов и способствующих их выведению из организма человека и животных (Савченко, 1999).

Сведения о биологической роли отдельных кормовых добавок, их взаимодействии, дозировках с учетом вида и возраста животных, способах введения необходимы для их дальнейшего применения в промышленности. Высокая продуктивность животного, поддержание репродуктивных функций организма, эффективности использования кормов немыслимы без включения в рацион разнообразных кормовых добавок, обеспечиваю-

щих необходимый уровень биологически полноценного питания (Справочник..., 1990).

Развитие исследований проблемы дальнейшего полноценного питания животных связано с созданием новых высокоэффективных кормовых препаратов, к которым относятся витамины, аминокислоты, белковые кормовые добавки микробиологического синтеза, жиры и жирные кислоты, фосфатиды, микро- и макроэлементы, минеральные подкормки, антибиотики, транквилизаторы, гормоны и многие другие вещества, поскольку известно, что повышение продуктивности животных на 60-65 % достигнуто за счет совершенствования системы их кормления и на 35-40 % – благодаря достижениям селекции, генетики и племенного дела (Справочник..., 1990).

Применение гормонов в животноводстве базируется на их способности стимулировать в известных пределах отдельные физиологические процессы у животных и использовании питательных веществ корма, активирующих механизмы их более эффективного использования.

Уже в 1964 г. И.Е. Мозгов указывал на то, что большинство животных растут значительно медленнее своих физиологических возможностей (Мозгов, 1964), поэтому применение биостимуляторов в таких случаях особенно необходимо. Кроме того, назначение биологически активных веществ животным не должно сопровождаться их использованием только в качестве стимуляторов роста, поскольку очень многие стимуляторы повышают устойчивость организма животных, в результате чего достигаются профилактика заболеваний и проявление лечебного эффекта (Мозгов, 1964). Так, например, исследование биостимуляторов различной природы (органических и минеральных) на аминосодержащие структуры иммунокомпетентных органов животных выявило стимуляцию иммунной системы, активацию структур тимуса и селезенки, а для препаратов микробного происхождения – антистрессирующее действие на организм после введения тяжелых металлов (Кириллов, 2001). В работе Ф.В. Судзиловского и Т.В. Грицюка (Судзиловский, Грицюк, 1996) исследовано влияние фитопрепаратов (экстракт элеутерококка, плюща обыкновенного и герани душистой) на показатели выносливости сердца неполовозрелых крыс в раннем онтогенезе при повышенной мышечной деятельности. Под влиянием данных препаратов развивается гипертрофия миокарда, сохраняется целостность сократительного и энергосберегающе-

го аппаратов в кардиомиоцитах; обнаружены антиоксидантные свойства плюща и герани, а также их анаболическое действие, которое для элеутерококка известно с 1970-х гг. (Тимофеев, Ивановский, 1996).

В средствах массовой информации в последнее время широко рекламируются кормовые добавки (премиксы) для цыплят, кур-несушек, коз, свиней и коров: «Солнышко», «Рябушка», «Зинка», «Хрюша», «Борька», «Гаврюша», в состав которых входят витамины, микро- и макроэлементы, а также необходимые аминокислоты для полноценного питания, роста, развития и увеличения продуктивности животных.

Следовательно, применение биостимуляторов любой природы направлено на увеличение продуктивности животных (среднесуточных приростов и убойного выхода, яйценоскости кур, удоев коров) и на улучшение переваривания и усваивания корма животными. К тому же уже давно установлено, что чем выше уровень кормления, тем выше продуктивность животных и ниже затраты кормов на единицу продуктивности (Венедиктов и др., 1992), поэтому создание и применение новых высокоэффективных кормовых добавок являются сейчас актуальной проблемой животноводства и медицины.

Для того, чтобы полученную биологически активную добавку можно было выпустить в промышленность для широкого применения, она должна пройти несколько фармакологических и токсикологических исследований. Проведение экспериментов подобного рода осуществляется в основном на животных, так же, как и исследование влияния любого вещества окружающей среды на человека.

В этих экспериментах специалист устанавливает дозы вещества, которые не оказывают видимого действия, определяет дозы, вызывающие полезные и токсические эффекты, что дает представление о безопасности применения, безвредности и токсичности используемых препаратов. Так как известно, что при введении любого вещества в целостный организм происходят многообразное воздействие на живые системы организма, с одной стороны, и ответная реакция живого организма на вещество, с другой. Введенное вещество взаимодействует с веществами внутренней среды организма с изменением функций клеток и тканей, которое является причиной для последующего изменения функций органа, физиологической системы и организма (Батрак, Кудрин, 1979).

Химически и биологически активные вещества дают положительный эффект только в том случае, если они поступают в организм в строго определенном количестве и в соотношении с потребностью в них животного, поэтому при их введении необходимо знать механизм действия этих веществ (Венедиктов, 1992). Для сильнодействующих биологически активных соединений необходимо установить точные концентрацию и дозирование, иначе могут возникнуть существенные изменения физиологических и биохимических функций, которых не должно было быть (Станева-Стойчева, Стойчев, 1990).

Только при определенных дозах вещества происходят качественные изменения функции живой системы, поэтому одно и то же вещество в зависимости от дозы может иметь несколько различный качественный и количественный физиологический характер и по одной изученной дозе нельзя давать однозначную качественную характеристику физиологического или биологического действия вещества, а необходимо знать пороговую дозу, т.е. когда наступает видимое изменение (Батрак, Кудрин, 1979).

В некоторых случаях в клиниках и в ходе лабораторных экспериментов на животных возникают отрицательные эффекты различных комбинаций биологически активных соединений, что может быть обусловлено их комплексным использованием. Так как одно вещество может вызывать изменения в организме, которые в свою очередь могут изменять действие другого вещества, приводя к усилению или ослаблению эффекта действия и появлению токсического эффекта, не присущего каждому из использованных средств в отдельности. При сочетании двух или большего количества биологически активных веществ часто усиливается фармакологический эффект, что позволяет использовать менее токсичные дозы (Станева-Стойчева, Стойчев, 1990).

Таким образом, при получении и применении новых биологически активных добавок необходимо учитывать механизмы их действия, дозировку, а в случае комплексности – фармакологические эффекты каждого из компонентов.

Глава 12. МЕТОДЫ ГЕНОТОКСИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Широкое применение биологически активных соединений в различных областях производства, полученных химическими, биотехнологическими, генноинженерными и иными способами, включая вещества из сырья природного происхождения, требует проведения обязательного их тестирования на мутагенную активность (Алекперов, 1992).

В научной литературе для обозначения химических канцерогенов и мутагенов применяют термин «генотоксические агенты», которым пользуются при обобщении всех эффектов действия как на внутриядерные, так и внеядерные генетические структуры половых и соматических клеток: токсических, летальных и наследуемых (Пшеничнов и др., 1990).

Генотоксические агенты подразделяют на две большие группы: предшественников и ультимативных генотоксических агентов. Премутагены и преканцерогены объединяют значительное число неактивных соединений совершенно различной структуры. Сами по себе они не обладают генотоксическими свойствами и конвертируются в ультимативные генотоксические формы только в результате метаболической активации. Ультимативные генотоксические агенты реагируют со всеми структурами, имеющими нуклеосомные центры как ДНК, РНК и белки (Пшеничнов и др., 1990). То есть действующим началом большинства известных мутагенов и канцерогенов являются высокоактивные метаболиты, которые, повреждая ДНК, приводят к возникновению точковых мутаций, перестановке блоков генов и т.д. (Пшеничнов и др., 1990; Фонштейн и др., 1984).

Для выявления генотоксического эффекта исследуемого вещества используют определенные, краткосрочные методы анализа, состоящие из батареи тестов, которые отвечают ряду требований. В такой батарее тесты должны быть взаимодополняющими, т.е. отличаться или по конечному эффекту (повреждение ДНК, генные мутации, хромосомные аберрации, неопластическая трансформация, нарушение метаболической кооперации и др.) или по уровню биологической организации объекта исследования (прокариоты, эукариоты, системы in vitro, in vivo), потому что только в этом случае можно получить наиболее полную картину о наличии или отсутствии у изучаемого вещества генотоксической активности (Руководство..., 1989).

Из краткосрочных цитогенетических тест-систем in vitro для выявления генотоксичности различных соединений, в том числе биологически активных веществ и лекарственных препаратов, Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) и Международное агентство по изучению рака (МАИР) рекомендуют использовать такие тесты, как анализ клеток костного мозга, учет ДЛМ, реципрокных транслокаций (РТ) и АГС у лабораторных животных. Эффективность использования этих тестов установлена на изучении мутагенных эффектов солей тяжелых металлов (Алексенюк, 1989; Рамайя, Померанцев, 1989). Если исследуемый препарат вызывает эффект в данных тестах либо в тестах с использованием индикаторных штаммов сальмонелл, корешка креписа, хлореллы на дрозофиле и некоторых других, то это служит основанием для перевода исследуемого соединения в группу с более высокой степенью генетической опасности (Алексенюк, 1989). В дальнейшем подобное соединение должно пройти тщательные исследования с использованием батареи тестов, на основании которых будет доказана его мутагенность либо антимутагенность.

Так, например, по результатам этих исследований в «Перечень веществ, продуктов, производственных процессов, бытовых и природных факторов, канцерогенных для человека» в первый раздел «Вещества, продукты, производственные процессы, лекарственные препараты, бытовые и природные факторы с доказанной для человека канцерогенностью» к лекарственным препаратам отнесены нестероидные и стероидные эстрогены (Токсикологический вестник, 1995).

Крайне важно исследование эффективности препаратов на онтогенез, в том числе и на продолжительность жизни особей.

Таким образом, при получении любого нового биологически активного соединения оно в первую очередь должно пройти генотоксические исследования с использованием соответствующих методов и тест-систем.

Микроядерный тест. Приготовление препаратов микроядер в соматических клетках проводили по методике Хэддла (Heddle, 1973) в некоторой модификации: пункцию костного мозга, извлеченную из бедренной кости, наносили на предметное стекло, предварительно смоченное физиологическим раствором (0.9 %-ный NaCl). Высушенные препараты фиксировали в смеси метанол-ледяная уксусная кислота (3:1) в течение пяти минут, а затем подвергали гидролизу в 5н HCl (15 мин.). Сухие

препараты окрашивали раствором Шиффа-Фельгена (Ромейс, 1953) в течение одного часа, после чего промывали в проточной воде, сушили и анализировали под микроскопом по 1000 клеток для каждой особи.

Микроядерный тест широко применяется в исследованиях для оценки чувствительности организмов к мутагенам различной природы и токсичности различных веществ (Ракин, Башлыкова, 1996), позволяя косвенно судить о частоте хромосомных аберраций (Ильинских, 1990). Положительная сторона данного теста в том, что этот экспресс-метод не требует больших затрат времени в проведении и приготовлении (Tucker, Preston, 1996). Также микроядерный тест позволяет сравнить уровни нарушений в соматических и половых клетках. Но в то же время отрицательная сторона данного теста заключается в том, что невозможно определить качественную сторону повреждений, т.е. из каких частей ядерного материала состоят микроядра – хроматидных или хромосомных, центрических или ацентрических фрагментов и т.п. В основном возникновение микроядер связано с митозом, в ходе которого ацентрические фрагменты хромосом (вследствие разрыва) или целые хромосомы, отставшие во время анафазы, оказываются не включенными в состав дочерних ядер и лежат в цитоплазме отдельно от основного ядра (Урываева и др., 1996; Фактор и др., 1992; Tucker, Preston, 1996). Инициальным событием в процессе образования большинства типов хромосомных аберраций и микроядер являются двунитиевые разрывы ДНК, индуцированные кластогенными агентами (Урываева и др., 1996). По сведениям одних авторов, увеличение доли клеток с микроядрами свидетельствует о высоких темпах пролиферации в популяции исходных клеток и длительной персистенции повреждения ДНК в латентной форме (Фактор и др., 1992), а по данным других такое увеличение доли клеток с микроядрами сопровождается снижением митотического индекса, конденсацией, слипанием и отставанием хромосом, аномалиями веретена деления, образованием хроматидных мостов и хроматидными разрывами (Ильинских и др., 1988).

Уровень микроядер в клетках костного мозга является наиболее динамичным показателем степени повреждения генетического аппарата, так как представляет собой эффект действия конкретной дозы мутагена в течение одного клеточного цикла (24 часа), не аккумулирующийся далее (Зайнуллин, 1998).

Митотический индекс. Митотический индекс клеток костного мозга определяли по количеству делящихся клеток на 1000 просмотренных клеток. Митотическая активность является показателем, позволяющим судить об интенсивности деления, ритмах клеточного цикла и цитофизиологическом состоянии организма (Бородкин и др., 1988).

Определение уровня аномальных головок спермиев (АГС). Уровень АГС определяли по методу Соареса (Soares et al., 1979). Содержание эпидидимиса половозрелых самцов выдавливали на предметное стекло, смешивали с небольшим количеством физиологического раствора и 1 %-ным водорастворимым эозином, после чего распределяли мазок по стеклу. Анализ АГС проводили на воздушно-сухих мазках. От каждого самца анализировали по 300-500 спермиев.

Для скрининга мутагенных факторов у млекопитающих широко используют метод учета АГС, который является достаточно простым и не требует использования большого количества животных. Причины возникновения АГС различны по природе и могут быть связаны как с генетическими нарушениями в виде точковых мутаций и мелких делеций, так и с цитоплазматическими дефектами структур клетки. Визуально при микроскопировании подобные нарушения проявляются морфологическими изменениями спермиев, которые определяют как типы АГС. Среди них выделяют сперматозоиды с бесформенной, булавовидной, банановидной головками, измененным апикальным концом, сперматозоиды с двумя хвостиками и другими аномалиями.

Частота АГС увеличивается через одну-две недели после стрессирующего воздействия, а их повышенный уровень сохраняется до восьми-десяти недель. Сроки появления АГС, степень повышения и длительность сохранения повышенного уровня варьируют в зависимости от факторов воздействия, их дозы, особенностей генотипа и возраста мышей (Шевченко, Померанцева, 1985). Таким образом, АГС – результат нерепарируемых генных повреждений, являющихся причиной увеличения генетического груза (Ракин, 1980).

Определение частоты доминантных летальных мутаций (ДЛМ). Для оценки мутагенности и генетического эффекта исследуемых препаратов при их пролонгированном воздействии был использован тест на определение ДЛМ. Термином ДЛМ обозначают изменения в генетическом аппарате половых кле-

ток, приводящие к гибели потомков первого поколения, в основном на ранних стадиях эмбриогенеза. Большая часть ДЛМ обусловлена структурными и количественными аберрациями. Не исключено, что часть ДЛМ связана с другими типами генетических изменений (Шевченко, Померанцева, 1985).

Для определения ДЛМ к каждому «опытному» самцу подсаживали по пять интактных самок сроком на 21 сутки. Затем у самок подсчитывали количество желтых тел беременности в яичниках, число мест имплантаций в матке, а также живых и мертвых эмбрионов.

Частоту ДЛМ определяли по следующим показателям (Шевченко, Померанцева, 1985):

Доимплантационная гибель

ДГ = (число желтых тел-места имплантации)·100 % / число желтых тел

Постимплантационная гибель

ПГ = (число мест имплантации-живые эмбрионы)·100% / число мест имплантации

Общая эмбриональная смертность

ОЭС = (число желтых тел-живые эмбрионы)·100% / число желтых тел.

Кроме этого были определены потенциальная и фактическая плодовитости самок и показатель фертильности самцов (Ильин и др., 1991):

Потенциальная плодовитость

ПП = число желтых тел / количество беременных самок

Фактическая плодовитость

ФП = число живых эмбрионов / количество беременных самок

Фертильность самцов

ФС = (количество беременных самок)*100% / количество подсаженных самок.

Повышение доимплантационных потерь может быть связано не только с генетическими повреждениями, но и с увеличением числа неоплодотворенных яйцеклеток за счет снижения оплодотворяющей способности спермиев в результате гибели в процессе сперматогенеза наиболее чувствительных клеток. Поэтому для исключения влияния количества неоплодотворенных яйцеклеток на величину общей смертности эмбрионов дополнительно используют показатель постимплантационной смертности эмбрионов, так как постимплантанционные потери обусловлены повреждениями хромосом (Шевченко, Померанцева, 1985).

Глава 13. ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ КОРМОВЫХ ЭКДИЗОНСОДЕРЖАЩИХ ПРЕПАРАТОВ

В экспериментах по оценке биологической эффективности и токсичности препаратов, выделенных из *S. coronata*, использовали концентрированный препарат «Метаверон», представляющий собой спиртовую вытяжку, содержащую 5-7 % 20-гидроксиэкдизона (20Е), а также аминокислоты, сахара, флавоноиды и соли органических кислот. Высокоочищенный препарат «Экдизон» состоит из 80 % 20Е, 10 % инокостерона и 7 % α-экдизона (Патент 2138509, 1999; Биологическая эффективность..., 2003).

13.1. Биологическая эффективность «Метаверона» и «Экдистерона-80» при введении в рацион сельскохозяйственных животных

Поедаемость кормовой пасты с добавкой травяной муки из надземной массы *S. coronata* и кормовой добавкой «Метаверон» определяли на серебристо-черных лисах (зверохозяйство ООО «Меха Коми», г. Сыктывкар) и цыплятах-бройлерах кросса «Смена-2».

При определении поедаемости кормовой пасты с добавкой травяной муки серпухи лисами формировали три опытные и одну контрольную группу из половозрелых животных возраста два-пять лет. В каждой группе было по шесть-семь животных. Лис содержали в стандартных производственных условиях (металлические парные клетки в крытых шедах).

Травяную муку *S. coronata*, содержащую 1.04 % 20Е, давали в дозе 0.1 г/кг живой массы (в пересчете на 20Е – 1 мг/ кг живой массы). Контроль поедаемости кормовой пасты с добавкой определяли через один час после дневного кормления зверей. Было выявлено, что поедаемость кормовой пасты недостоверно снижалась, при этом скорость прироста животных имела тенденцию к увеличению – 4.6±0.31 против 4.4±0.33 в контроле (Тф = 1.45).

Оценка токсичности препарата «Метаверон» оценивалась по поедаемости кормовой пасты с добавками метаверона в концентрациях 0.1, 0.05 и 0.005 мг/кг живой массы. Кормовую добавку растворяли в 250 мл дистиллированной воды и смеши-

вали с кормовой пастой, предназначенной для одной группы опытных зверей. В эксперименте использовали от 120 до 130 лис, в контроле (без добавления метаверона) – 131 животное. Оказалось, что препарат во всех вариантах не приводил к снижению поедаемости кормовой пасты. Состояние здоровья лис, по данным ветеринарного врача зверохозяйства, соответствовало норме.

Изучение эффективности применения кормовой добавки «Метаверон» в птицеводстве осуществляли по методике контрольных групп на цыплятах-бройлерах (на базе ГУП «Птицефабрика Зеленецкая»): 75 цыплят-бройлеров кросса «Смена-2» в суточном возрасте разделили на пять групп по 15 особей. Средний вес цыплят был 40 г. Каждую группу помещали в клетки среднего яруса клеточной батареи БКМ-3Б. В течение первых 20 дней учетного периода цыплятам скармливали стартовый комбикорм, в последующем – ростовой, которые были выработаны на основе пшенично-кукурузной кормосмеси и содержали, соответственно, 22.5-22.8 и 19.8-22.6 % сырого протеина. Ежедневно в первой половине дня изолировали транспортер-кормушку от опытных цыплят и в каждую клетку вносили во временную кормушку кормосмесь в количестве 10 г с кормовой добавкой «Метаверон». Соответственно, первая группа получала 0.1±0.02 мг/кг массы тела цыплят; вторая – 1.0±0.1; третья – 10.0±0.1; четвертая – 100.0±0.1 (50±0.1 мг/кг – две последние недели). Контрольной (пятой) группе давали кормосмесь, не содержащую кормовую добавку. В течение одного часа кормосмесь съедалась цыплятами, после чего удалялись изолирующие заслонки с кормушки-транспортера. В конце каждой недели взвешивали всех опытных цыплят.

Отличительной особенностью кормовой добавки является нетоксичность для теплокровных животных и птиц. Установлено, что при ежедневной разовой дозировке до 100 мг/кг «Метаверона» не проявляются отклонения от нормы как в поведении цыплят-бройлеров, так и хищных пушных зверей – лисиц. В табл. 26 представлены данные о динамике живой массы цыплят-бройлеров от дозировки «Метаверона» и продолжительности их откорма. Характер влияния различных дозировок «Метаверона» на развитие цыплят-бройлеров довольно сложный (табл. 26). В первые три недели откорма птицы оптимальной являлась дозировка кормовой добавки «Метаверон» 10 мг/кг живой массы цыплят-бройлеров. Причем с повышением дози-

Таблица 26

Динамика живой массы цыплят (г) в группах в зависимости от дозы кормовой добавки «Метаверон» и продолжительности откорма

Продолжительность откорма	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	Контроль
1-я неделя	38.6±0.55	38.3±0.30	38.9±0.47	39.6±0.43	38.2±0.28
2-я неделя	103±3.16	98.7±4.87	95.3±4.93	104±2.58	105±2.18
3-я неделя	250±14.1	242±15.2	251±13.2	256±11.7	238±10.2
5-я неделя	470±27.1	499±30.4	502±23.1	526±24.4	473±20.5
6-я неделя	812±44.2	832±50.7	822±38.4	848±37.9	759±36.1
7-я неделя	1288±65.1	1322±83.6	1256±54.4	1323±56.6	1182±58.6
8-я неделя	1749±82.1	1850±95.8	1648±68.5	1766±69.1	1562±74.8

ровки от 0.1 до 10.0 мг/кг линейно росла и суммарная живая масса цыплят в подопытных группах. В дальнейшем откорм цыплят происходил на фоне развивающегося в птичниках предприятия весеннего колибактериоза птицы. В результате бактериозной интоксикации цыплят наблюдалось существенное смещение эффективного оптимума дозировки кормовой добавки. Иммуностимулирующие свойства «Метаверона» проявлялись только при малых дозировках кормовой добавки – 0.1-1.0 мг/кг, и лишь при дозировке 1.0 мг/кг цыплята совершенно не болели колибактериозом, а их сохранность в процессе откорма была 100 %-ная. Следует отметить, что при относительно высоких дозировках «Метаверона» 100 мг/кг живой массы цыплят (в последние две недели откорма – 50.0 мг/кг) по сравнению с контрольной группой не наблюдалось различий в сохранности птицы и она не превышала 80 %.

Таким образом, нами установлено, что оптимальная суточная дозировка кормовой добавки «Метаверон» на весь цикл откорма цыплят-бройлеров составляет 1.0 мг/кг живой массы цыплят. Применение «Метаверона» существенно корректирует воздействие неблагоприятных факторов на организм птицы. Характер воздействия препарата на организм цыплят сходен с характером воздействия на теплокровных животных и человека многих неспецифических биостимуляторов, например, экстрактов родиолы розовой, элеутерококка, лимонника китайского, левзеи сафлоровидной: стимуляция при низких дозировках

многих функций организма и угнетение некоторых функций при относительно высоких дозировках.

Следовательно, кормовая добавка «Метаверон» является высокоэффективным стимулятором биосинтеза белка в организме птицы, обладает иммуностимулирующими свойствами и может быть рекомендована, после всесторонних ветеринарных испытаний, к применению в мясном птицеводстве.

В 2001 г. проведен второй цикл производственных испытаний эффективности кормовой добавки «Метаверон» при откорме цыплят-бройлеров кросса «Смена». Испытания осуществлены на базе ГУП «Птицефабрика Зеленецкая» в период с 16.11. по 26.12.2001 г.

В табл. 27 приведены результаты, отражающие зависимость изменения живой массы цыплят-бройлеров от дозировки «Метаверона» и продолжительности их откорма. Как следует из данных табл. 27, оптимальной является дозировка «Метаверона» в 10 мг/кг живой массы цыплят. Вместе с тем, следует отметить, что в указанный период испытаний иммуностимулирующие свойства «Метаверона» проявились только при высокой дозировке –100 мг/кг. Сохранность птицы в процентах к концу испытаний составила 93, 87, 100. При этом дозировка «Метаверона» была 1.0, 10.0 и 100 мг/кг соответственно.

Как следует из представленных нами результатов производственных испытаний, показана эффективность применения кормовой добавки «Метаверон» при откорме цыплят-бройлеров. Установлено, что оптимальная суточная дозировка кормо-

Таблица 27

Зависимость живой массы цыплят (г) от дозировки кормовой добавки «Метаверон» и продолжительности откорма

Продолжительность откорма	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	Контроль
1-я неделя	95.5±3.02	94.3±1.8	99.4±3.7	103±2.8	95.5±3.8
2-я неделя	233±13.2	232±5.67	253±12.8	249±9.9	241±13.5
3-я неделя	483±30.6	476±12.0	530±31.1	508±20.7	480±30.5
4-я неделя	821±51.9	789±18.7	861±45.4	826±33.7	786±50.7
5-я неделя	1177±72.5	1209±22.8	1261±51.7	1113±50.2	1161±51.4
6-я неделя	1604±104	1703±29.1	1700±62.6	1542±84.6	1661±50.1

вой добавки «Метаверон» на весь цикл откорма цыплят-бройлеров составляет 1.0-10 мг/кг живой массы цыплят. Средняя живая масса цыплят опытных групп к концу откорма на 10-16 % больше по сравнению со средней живой массой цыплят контрольной группы. Было подтверждено, что применение «Метаверона» существенно корректирует воздействие неблагоприятных факторов на организм птицы.

Одновременно с изучением анаболических свойств кормовой добавки «Метаверон» изучены свойства субстанции «Экдистерон-80». Установлено, что анаболическая активность кормовой добавки «Метаверон» при введении в рацион цыплят-бройлеров кросса «Смена» в суточной разовой дозировке 10 мг/кг живой массы сопоставима с анаболической активностью субстанции «Экдистерон-80» в дозировке 0.56 мг/кг. После пяти недель откорма птицы наблюдалось увеличение живой массы цыплят в опытных группах, соответственно, на 9, 9 и 10.0 % по сравнению с контрольной группой.

Таким образом, *Serratula coronata* является перспективным сырьевым ресурсом для производства кормовых добавок, которые могут быть успешно использованы в промышленном производстве с целью улучшения суточных привесов и повышения сохранности птицы.

13.2. Воздействие пищевых добавок на динамику состояния клеток крови у цыплят

Лейкоциты объединяют широкий класс разнообразных клеток белой крови, различающихся между собой как морфологически, так и по биологической роли в организме. Морфологически лейкоциты подразделяют на гранулоциты и агранулоциты. Клетки с зернистой цитоплазмой относят к гранулоцитам и они представлены тремя видами клеток – нейтрофилами, базофилами и эозинофилами. Агранулоциты имеют гомогенную цитоплазму без включений. К ним относятся лимфоциты и моноциты. Лейкоциты крови выполняют в организме различные функции (Истаманова, 1963; Козловская, Мартынова, 1975; Горизонтов и др., 1983; Жербин, Чухловин, 1989; Долгушин, Бухарин, 2001).

Нейтрофилы, благодаря фагоцитарной активности и богатству гидролитическими и другими ферментами, осуществляют

бактерицидную, вируцидную, дезинтоксицирующую функцию. Они также участвуют в развертывании всех этапов воспаления. Эозинофилы обладают дезинтоксицирующим свойством, перерабатывают аллергические антигены и являются показателем устойчивости организма против вредно действующего агента. Большинство инфекционных заболеваний в первом своем периоде связано с резким уменьшением количества эозинофилов. Возврат эозинофилов в кровяное русло считают признаком ослабления болезни (Альперн, 1965). Базофилы играют роль в защите организма от чужеродных белков. Моноциты способны к амебоидному движению и фагоцитозу. Они энергично фагоцитируют остатки клеток, чужеродные мелкие тела, микобактерии туберкулеза. Активно взаимодействуя с другими видами клеток белой крови, моноциты регулируют функции последних и тем самым влияют на иммунологический статус организма (Шабадаш, 1949; Жербин, Чухловин, 1989). Лимфоциты играют важную роль в процессах иммунитета. Т-лимфоциты (тимусзависимые) участвуют в клеточном иммунитете. В-лимфоцитам приписывают участие в антителообразовании, т.е. гуморальном иммунитете. Кроме того, лимфоциты осуществляют трофическую (репаративную) функцию на местах тканевой деструкции и воспаления. Поскольку лейкоциты обладают многообразными функциональными способностями, то большое значение имеет определение их количества в крови (Горизонтов и др., 1983).

Для характеристики состояния периферического звена белой крови используют относительное число лейкоцитов разных видов, циркулирующих в крови (т.е. формула крови или лейкограмма), и индекс ядерного сдвига, характеризующий процесс лейкопоэза и созревания гранулоцитов.

В эксперименте были использованы цыплята-бройлеры. На цыплят воздействовали метавероном в трех концентрациях (1, 10 и 100 мг/кг), а также 20-гидроксиэкдизоном в эквивалентной дозе (10 мг/кг метаверона = 0.56 мг/кг 20Е).

Для характеристики состояния периферического звена белой крови использовали относительное число лейкоцитов разных видов, циркулирующих в крови, и индекс ядерного сдвига, характеризующий процесс лейкопоэза и созревания гранулоцитов (Бейер, 1973; Козловская, Мартынова, 1975). У 48-дневных цыплят был проведен анализ периферической крови и оценена лейкоцитарная формула. Известно, что у кур лимфо-

Таблица 28

Динамика лейкоцитарной формулы крови цыплят-бройлеров в зависимости от дозы и типа кормовой добавки

Тип и доза кормовой добавки	Количество животных	Лейкоцитарная формула, %								Индекс созревания нейтрофилов Ю+П/С	Отношение Л/Н
		Базофилы	Эозинофилы	Нейтрофилы				Лимфоциты	Моноциты		
				юные	палочкоядерные	сегментоядерные	∑ нейтрофилов				
Контроль (плацебо)	14	0	0.7±0.2	0.5±0.2	0.4±0.2	23.8±1.1	24.7	71.8±1.2	2.8±0.4	0.038	2.9
Метаверон 1 мг/кг	14	0	1.8±0.4**	0.4±0.2	0.1±0.08	18.3±1.0***	18.8	75.3±1.2*	4.1±0.5	0.027	4.00
Метаверон 10 мг/кг	13	0	2.1±0.3*	0.3±0.2”	0.1±0.09	24.8±1.2	25.2	68.7±1.3*	4.0±0.5	0.016	2.73
Метаверон 100 мг/кг	15	0	1.7±0.3*	0.3±0.1	0.4±0.2	24.1±1.1	24.8	68.7±1.2*	4.8±0.6**	0.029	2.77
20Е 0.56 мг/кг	14	0	1.9±0.4**	0	0.5±0.2’	23.6±1.1’’’	24.1	71.9±1.2	2.1±0.4’	0.021	2.98
Цыплята (Никитин, 1949)		3	3.5-5	0-0.25	6.5	30-36	35-40	50-60	2-6.75	0.06-0.1	

* *Примечание*. Достоверность отличия от контроля: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$; достоверность различий между опытными группами: ’ – $p < 0.05$, ” – $p < 0.01$, ’’’ – $p < 0.001$.

цитарный профиль и лимфоциты у них составляют большинство клеток белой крови (Никитин, 1949). Результаты нашего анализа, представленные в табл. 28, показывают, что лимфоциты у обследованных цыплят составляют еще больший процент (68-75 %). Это может быть обусловлено тем, что у молодых животных наблюдается физиологический лимфоцитоз (Альперн, 1965; Козловская, Мартынова, 1975). Стоит обратить внимание на то, что количество лимфоцитов, эозинофилов и моноцитов у экспериментальных животных было выше контрольных значений, а нейтрофилов – ниже, чем у контрольных цыплят.

Можно сказать, что воздействие кормовых добавок привело к изменению картины белой крови, которое проявляется в изменении процентного соотношения отдельных видов лейкоцитов.

В то же время лейкоцитарная формула контрольных цыплят отличается от видовой характеристики лейкограммы. Повышение лимфоцитов и снижение нейтрофилов обусловлены возрастными особенностями, а уменьшение доли эозинофилов и моноцитов может быть связано с патологическим состоянием (Никитин, 1949; Альперн, 1965).

Лейкоцитарная формула при заболевании претерпевает три последовательных фазы. В начале болезни наблюдаются нарастающий лейкоцитоз, повышение нейтрофилов, отсутствие эозинофилов, лимфо- и монопения. Во второй стадии развития болезни, при кризисе и начинающемся выздоровлении, снижается количество нейтрофилов и ослабляется сдвиг ядра влево, появляются эозинофилы, несколько увеличивается количество лимфоцитов и резко нарастает число моноцитов (моноцитоз) – это фаза преодоления. В третьей стадии болезни при выздоровлении отмечаются эозинофилия, резкий лимфоцитоз, уменьшение числа нейтрофилов и некоторое снижение моноцитов. Это лимфоцитарная фаза – фаза выздоровления (Никитин, 1949; Альперн, 1965).

Исходя из этого, можно сказать, что из пяти исследованных групп контрольная находится на стадии начала болезни – у них самый низкий уровень эозинофилов и моноцитов (по сравнению с видовой нормой число эозинофилов снижено в пять раз – 0.7 и 3.5 % соответственно). Также обнаружен максимальный «ядерный» сдвиг влево (повышение количества палочкоядерных и юных нейтрофилов и уменьшение содержания гиперсегментированных ядер), который отмечается обычно при

легкой форме заболевания (Козловская, Мартынова, 1975). Но если рассмотреть выборку контрольных цыплят по частоте встречаемости различных элементов белой крови, то можно сказать, что данная группа распадается на две резко различающиеся подгруппы, поскольку на графиках частотного распределения (результата кластерного анализа) лимфоцитов, моноцитов и нейтрофилов у контрольных животных отмечено два пика (рис. 28). Поэтому получается, что в группе контрольных животных есть здоровые особи и ослабленные.

По нашему мнению, группа птенцов, принимавших метаверон в дозе 1 мг/кг, находится на третьей стадии – стадии выздоровления. У них значительно ($P \leq 0.05$) увеличена доля лимфоцитов и снижено количество нейтрофилов (коэффициент отношения «лимфоциты/нейтрофилы» наибольший и равен 4.0; табл. 28).

В клинике лимфоцитоз встречается в конце благоприятно протекающего инфекционного заболевания (лимфоцитарная фаза выздоровления). Также у них повышено содержание эозинофилов. Возврат эозинофилов в кровяное русло считают признаком ослабления болезни (Альперн, 1965). Нельзя не обратить внимание на явление гранулоцитопении – сильное уменьшение в крови зернистых лейкоцитов в группе этих цыплят (18.3%). Гранулоцитопения может возникать при лекарственной аллергии, от действия токсических веществ, больших доз барбитуратов, при некоторых авитаминозах (B1), B12-дефицитных анемиях и других глубоких нарушениях питания (Альперн, 1965).

Лейкоцитарная формула двух других экспериментальных групп цыплят («10 и 100 мг/кг») свидетельствует, скорее всего, о том, что они находятся на стадии начала выздоровления (преодоления болезни). Об этом говорят резкое увеличение моноцитов (4-4.8 против 2.8 % в контроле), повышение эозинофилов (1.7-2.1 против 0.7 % в контроле), уменьшение индекса ядерного сдвига (0.016-0.022 против 0.038) по сравнению с контрольными цыплятами. Ядерный сдвиг нейтрофилов вправо обычно указывает на благоприятное течение заболевания, а моноцитоз в основном свидетельствует о развитии иммунных процессов в организме, т.е. активизации защитно-компенсаторных процессов иммунной природы (Козловская, Мартынова, 1975). Кроме того, в периферической крови этих животных обнаружены формы раздражения лимфоцитов (табл. 27), которые не

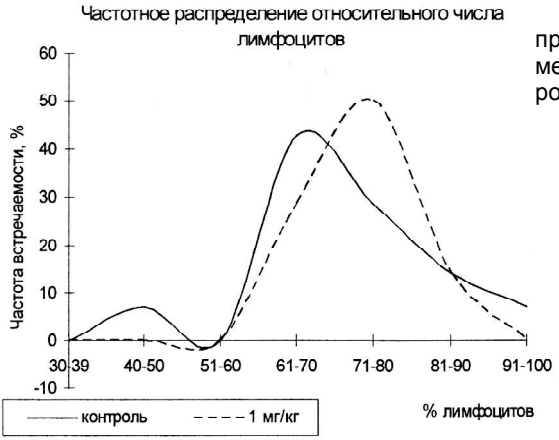
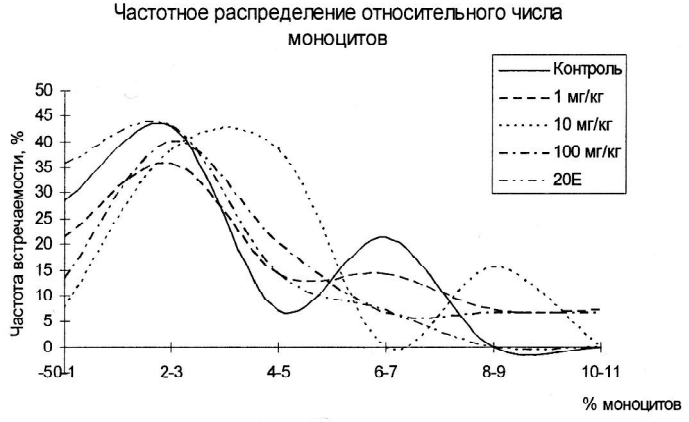
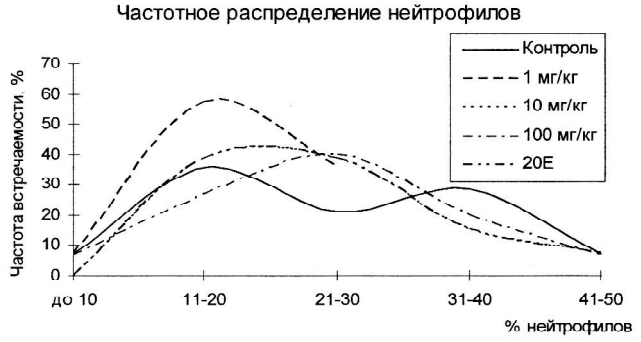


Рис. 28. Частотное распределение форменных элементов крови у цыплят в контроле и после воздействия.





являются элементами белой крови, однако относятся к иммунокомпетентным формам. Их появление в периферической крови бывает вызвано напряженной активацией защитных реакций организма в ответ на активацию воспалительных и аллергических процессов. Следует отметить, что плазматические клетки (клетки раздражения) у птиц имеются и в нормальной крови (Никитин, 1949).

Формула белой крови цыплят, подверженных действию 20Е, наиболее близка к контрольным значениям: она отличается не по количеству лимфоцитов, нейтрофилов и моноцитов, а только более высоким содержанием эозинофилов (табл. 28).

Некоторые изменения обнаружены и в красной крови цыплят (табл. 29). Повышено содержание хроматофильных эритроцитов в сосудистой крови цыплят двух групп («метаверон-10 мг/кг» и «20Е»). Это само по себе патологическое отклонение в созревании эритроцитов свидетельствует об усиленном новообразовании красных кровяных телец, о регенеративных сдвигах в красном костном мозге.

Регенеративные изменения в эритроцитах наблюдаются при усиленном эритропоэзе. Полное вызревание эритроцита может при этом несколько нарушаться, давая необычные для нормальной крови формы. У контрольных птенцов отмечена сравни-

Таблица 29

Результаты микроядерного теста и частота нарушений гемопоэза у цыплят при воздействии пищевых добавок

Тип и доза кормовой добавки	Форма раздражения лимфоцитов, ‰	Количество двуядерных эритроцитов, ‰	Полихроматофильные эритроциты, ‰	Частота клеток с микроядрами, ‰
Контроль (плацебо)	–	0.8±0.2	1.0±0.3	10.8±0.9
Метаверон, 1 мг/кг	–	0.07±0.07*	1.0±0.3	8.7±0.8*
Метаверон, 10 мг/кг	1.9±0.4	0.2±0.1*	1.9±0.4*	10.9±0.9
Метаверон, 100 мг/кг	0.3±0.1	0.7±0.2	1.0±0.3	11.5±0.9
20-Е, 0.56 мг/кг	–	0.3±0.1*	2.2±0.4*	10.9±0.9

* Достоверность различий с контролем $P < 0.05$.

тельно высокая доля двуядерных эритроцитов (восемь на 1000 клеток). Пищевые добавки (кроме метаверона в максимальной концентрации 100 мг/кг) существенно снижают количество таких клеток (в 2.5-9 раз).

Частота клеток с цитогенетическими нарушениями, которую мы оценивали по количеству клеток с микроядрами, у большинства цыплят была схожей и составляла 10.8-11.5‰. Отличается только группа птенцов, принимавших метаверон в минимальной дозе 1 мг/кг, у них произошло достоверное снижение аберрантных клеток.

В целом, исследование показателей крови цыплят, принимавших пищевые добавки, показало, что они положительно влияют на белую и красную кровь. Это проявилось в активизации защитно-компенсаторных процессов иммунной природы, о чем свидетельствуют такие показатели, как моноцитоз, появление плазматических клеток. Наличие хроматофильных эритроцитов свидетельствует о регенеративных сдвигах. Исследованные агенты, вероятно, опосредованно, через активацию иммунной системы, снижают в некоторых случаях частоту двуядерных клеток и количество клеток с хромосомными аберрациями.

Глава 14. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ «МЕТАВЕРОНА» И «ЭКДИСТЕРОНА-80» В ЭКСПЕРИМЕНТАХ С ЛАБОРАТОРНЫМИ ЖИВОТНЫМИ

Материалом исследования служили беспородные белые мыши (самцы и самки), взятые из вивария Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар).

В первом эксперименте животные были разделены на четыре экспериментальные группы (по 15 самцов), которые получали различные концентрации кормовой добавки «Метаверон»: одна группа служила контролем, первая опытная группа получала 1 мг препарата на 1 кг массы тела, вторая – 10, третья – 100 мг/кг. В корм животным в течение 75 дней добавляли кормовую добавку препарата метаверона, содержащего 5-7 % 20-гидроксиэкдизона, выделенного из серпухи венценосной (*Serratula coronata* L.). Во втором эксперименте на основании результатов, полученных в первом эксперименте, использовали 10 мг/

кг метаверона и 0.56 мг/кг очищенного 20-гидроксиэкдизона (эквивалентная доза из расчета на 10 мг/кг метаверона). Животные соответственно были разделены на три экспериментальные группы (по 25 самцов): контроль, «метаверон», «экдизон». Эти препараты также добавляли в корм мышам, но в течение 45 дней. В ходе экспериментов через каждые два-три дня взвешивали животных. По полученным данным оценивали динамику массы тела мышей в зависимости от типа и дозы кормовой добавки. При этом во втором эксперименте часть самцов от каждой группы (восемь контрольных, шесть самцов «метаверон» и пять «экдизон») были оставлены для определения последействия препаратов. Взвешивание животных проводилось также регулярно через каждые два-три дня до достижения возраста одного года.

Сразу после прекращения воздействия кормовыми добавками (первый эксперимент), затем через 14 и 50 дней (первый и второй эксперименты) были приготовлены препараты костного мозга для оценки митотического индекса и частоты микроядер, а также мазки из эпидидимисов самцов на тест аномальных головок спермиев (АГС). Во втором эксперименте эти же анализы взяты у животных в возрасте одного года, оставленных для оценки последействия исследуемых кормовых добавок. Кроме того, к самцам через две недели после прекращения добавления в корм тестируемых препаратов были подсажены интактные самки для оценки доминантных летальных мутаций (ДЛМ), потенциальной и фактической плодовитости.

14.1. Биологическая активность препаратов при пролонгированном воздействии

Динамика веса. При рассмотрении динамики скорости роста мышей в зависимости от концентрации препарата в кормовой добавке получены следующие результаты.

У животных третьей группы с добавкой метаверона в концентрации 100 мг/кг уже через месяц употребления препарата наблюдается достоверно ($p < 0.05$, табл. 30) более высокий темп роста по критерию изменения массы тела в сравнении с другими вариантами опыта, что сохраняется и в дальнейшем. Такой эффект прибавки массы тела обеспечивается увеличением активности митоза в период затравки (табл. 32).

Таблица 30

Изменение массы тела мышей при воздействии метаверона в различных концентрациях по месяцам, г

Возраст	Контроль	1 мг/кг	10 мг/кг	100 мг/кг
	X ± m			
3 мес.	25.6±0.2	26.8±0.2	25.2±0.2	26.0±0.2
4 мес.	26.6±0.2	27.0±0.3	26.6±0.3	27.3±0.3*
5 мес.	28.3±0.2	27.9±0.3	28.5±0.4	29.1±0.3*
5.5 мес.	29.5±0.3	28.8±0.3	30.6±0.3*	30.5±0.3*
7 мес.	29.6±1.4	29.4±1.2	32.4±1.4	31.9±1.8

* Достоверность различий с контролем ($p < 0.05$); 3 мес. – вес до воздействия, 4-5.5 мес. – период кормления, 7 мес. – через 1.5 мес. после применения препаратов.

Достоверное ускорение роста ($p < 0.01$) мышей второй группы (10 мг/кг) по сравнению с контролем наблюдается только через 2.5 мес. приема кормовой добавки. В первой группе (1 мг/кг) отличий в весе по сравнению с контролем не выявлено за весь период эксперимента. У контрольных животных вес стабилизируется в возрасте 5.5 мес. на уровне 29.6 г.

Если рассматривать изменение массы тела мышей понедельно (период воздействия выделен жирным шрифтом), то достоверных отличий опытных групп от контрольной группы в течение всего эксперимента не обнаружено (табл. 31).

Таблица 31

Изменение массы тела мышей при воздействии метаверона различной концентрации по неделям, г

Дата	Контроль	1 мг/кг	10 мг/кг	100 мг/кг
	X±m			
22.03	25.6±0.2	26.8±0.2	25.2±0.2	26.0±0.2
24-29.03	26.7±0.5	25.6±0.5	26.4±0.7	26.1±0.6
31.03-7.04	26.2±0.6	26.8±0.4	26.4±0.4	26.4±0.4
10-17.04	27.4±0.4	27.3±0.4	27.6±0.4	27.6±0.4
19-26.04	27.9±0.4	27.3±0.5	27.9±0.5	27.9±0.5
28.04-10.05	28.2±0.5	27.9±0.5	28.1±0.6	28.1±0.6
12-24.05	29.2±0.4	28.9±0.6	30.1±0.6	30.1±0.6
26.05-5.06	29.5±0.4	28.9±0.5	30.5±0.5	30.5±0.5
23.06-27.07	29.3±1. 1	–	31.4±1.9	31.0±1.3

Митотический индекс. Через 14 дней после завершения эксперимента только у мышей, получавших метаверон в максимальной дозе (100 мг/кг), отмечен достоверно более высокий уровень делящихся клеток (7.0%) по сравнению с контролем и другими вариантами эксперимента ($p < 0.001$, табл. 32).

Через 50 дней после прекращения использования кормовых добавок активность митоза в первой (1 мг/кг) и второй (10 мг/кг) группах не изменилась, в третьей группе (100 мг/кг) данный показатель достоверно ($p < 0.001$) снизился, а в контрольной группе достоверно ($p < 0.05$) увеличился. В итоге ни в одной группе через 50 дней после завершения эксперимента митотический индекс не отличался от контроля.

Микроядра. Через 14 дней после окончания воздействия частота микроядер (МЯ) в клетках костного мозга во всех трех экспериментальных группах была одинакова (6.3-7.3 ‰) и достоверно ниже контроля – 12.3 ‰ ($p < 0.01$, $p < 0.05$, $p < 0.01$ соответственно, табл. 33).

Через 50 дней в третьей группе (100 мг/кг) частота микроядер не изменяется, а в первой (1 мг/кг) и второй (10 мг/кг) группах достоверно ($p < 0.01$) увеличивается и превышает контрольный показатель ($p < 0.05$, $p < 0.01$ соответственно).

Аномальные головки спермиев. Через 14 дней после того, как животным перестали добавлять тестируемое вещество в корм, выявлены достоверно ($p < 0.001$, табл. 34) более высокая частота АГС во второй группе (10 мг/кг) и более низкий ($p < 0.05$) уровень аномалий головок спермиев в третьей группе (100 мг/кг) по сравнению с контролем.

Таблица 32

Интенсивность митоза в клетках костного мозга у мышей при воздействии метавероном в различных концентрациях, %

Доза	Время после окончания воздействия			
	Через 14 дней		Через 50 дней	
	N	X±m	N	X±m
Контроль	4000	1.7±0.7	10000	3.6± 0.6
1 мг/кг	4000	3.7±0.9	9000	3.2±0.6
10 мг/кг	3000	2.7±0.9	10000	2.6± 0.5
100 мг/кг	5000	7.0±1.2***	10000	3.0± 0.5

*** $p < 0.001$, N – количество проанализированных клеток.

Таблица 33

Частота микроядер в клетках костного мозга у мышей, получавших метаверон в различных концентрациях, ‰

Доза	Время после окончания воздействия			
	Через 14 дней		Через 50 дней	
	N	X±m	N	X±m
Контроль	4000	12.3±1.7	10000	6.7± 0.8
1 кг/кг	4000	6.3±1.3*	9000	11.3±1.1*
10 мг/кг	3000	7.3±1.6*	10000	12.3±1.1*
100 мг/кг	5000	6.3±1.1*	10000	6.7±0.8

* $p < 0.05$, N – количество проанализированных клеток.

Спустя 50 дней после прекращения воздействия уровень АГС во второй группе снижается ($p < 0.05$) с 1.2 до 0.62 %, в третьей группе увеличивается ($p < 0.01$) с 0.36 до 0.65 %. В итоге частота АГС в этих группах сравнивается с контрольным уровнем. В отличие от этих вариантов опыта, через 50 дней в первой группе (1мг/кг) уровень нарушений достоверно превышает ($p < 0.05$) контрольное значение.

Доминантные летальные мутации. Максимальный уровень доимплантационной гибели (ДГ) 36.7 % и эмбриональной смертности в целом (ОЭС) – 44.9% – выявлен у мышей, получавших метаверон в концентрации 100 мг/кг ($p < 0.001$, табл. 35) по сравнению с другими вариантами эксперимента. Постимплан-

Таблица 34

Уровень аномальных головок спермиев у мышей, подвергавшихся воздействию метавероном в различных концентрациях, %

Доза	Время после окончания воздействия			
	Через 14 дней		Через 50 дней	
	N	X± m	N	X± m
Контроль	4000	0.67±0.1	10000	0.57±0.08
1 мг/кг	4000	0.63±0.1	9000	0.85±0.09*
10 мг/кг	3000	1.2±0.2**	10000	0.62±0.08
100 мг/кг	5000	0.36±0.08*	10000	0.65±0.08

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, N – число проанализированных клеток.

Таблица 35

Внутриутробные потери в потомстве самцов мышей, подвергавшихся воздействию метавероном в различных концентрациях

Доза	Количество беременных самок	Количество			Гибель эмбрионов, %		
		ЖТ	ЖЭ	МИ	доимплантационная	постимплантационная	общая
Контроль	22	173	136	150	13.3±2.6	9.3±2.4	21.4±3.1
1 мг/кг	37	315	250	288	8.6±1.6	13.2±1.99	20.6±2.4
10 мг/кг	25	176	122	149	15.3±2.7	18.1±3.2*	30.7±3.5
100 мг/кг	29	327	180	207	36.7±2.7*	12.1±2.3	44.9±2.8*

Примечание. Здесь и далее: ЖТ – желтые тела, ЖЭ – живые эмбрионы, МИ – места имплантации; * – достоверность различий с контролем ($p < 0.05$).

тационная гибель (ПГ) во второй группе (10 мг/кг) почти в два раза превышает контроль ($p < 0.05$), что соответствует максимальному числу нарушений в половых клетках (АГС) данной группы животных. Высокая ($p < 0.001$) потенциальная плодовитость (ПП) в третьей группе (100 мг/кг) свидетельствует о стимуляции оплодотворяющей способности самцов данной группы (табл. 33). Но фактическая плодовитость (ФП) при этом остается на уровне контроля из-за высокой эмбриональной смертности (44.9 %).

Минимальное значение ФП выявлено у самок второй группы (10 мг/кг), которая достоверно ($p < 0.05$) отличается только от первой группы (1 мг/кг). Одной из причин этого может быть высокий уровень АГС в данной группе в момент, когда самцов ссаживали на размножение. В отличие от третьей группы, во второй нет эффекта стимуляции плодовитости (потенциальная плодовитость ниже контроля), к тому же количество резорбирующих эмбрионов в два раза выше, чем в контроле (18.1 и 9.3 % соответственно, табл. 35). Возможно, что все это (высокий уровень АГС и эмбриональной смертности, отсутствие стимуляции плодовитости) приводит к снижению фактической плодовитости самцов второй группы (10 мг/кг).

Полученные данные по фертильности самцов выявили максимальный уровень данного показателя – 61.7% для животных первой группы (1 мг/кг), который достоверно выше контрольного значения ($p < 0.05$), что соответствует наибольшему количеству беременных самок (табл. 37).

Итак, результаты, полученные при тестировании различных концентраций препарата «Метаверон», содержащего 5-7 % 20-гидроксиэкдизона, в течение 75 дней позволяют рекомендовать его для использования в качестве кормовой добавки для стимуляции роста животных.

Наилучший эффект достигается при использовании концентрации 100 мг/кг. Применение его даже в течение одного месяца вызывает достоверное увеличение массы тела. Эта же доза оказывает наибольший стимулирующий эффект на деление клеток, что и отражается на прибавке массы тела животных. Подобная концентрация не оказывает генотоксического эффекта в соматических клетках (микроядерный тест) в течение всего хода эксперимента. Мутагенного действия метаверона в этой концентрации на генеративные клетки самцов по тесту АГС тоже не обнаружено. Но для данной концентрации (100 мг/кг) выявлен максимальный уровень доминантных летальных мутаций на фоне стимуляции оплодотворяющей способности самцов.

Метаверон в концентрации 10 мг/кг оказывает анаболический эффект через 2.5 мес. после добавления препарата в корм мышам. По результатам микроядерного теста и тесту АГС данная доза препарата «Метаверон» оказывает генотоксическое действие на соматические клетки костного мозга и половые клетки исследуемых животных, которое отражается в максимальной постимплантационной гибели и минимальном значении фактической плодовитости самок.

Таким образом, при использовании метаверона в качестве кормовой добавки для стимуляции роста животных необходи-

Таблица 36

Потенциальная и фактическая плодовитость самок мышей при воздействии на самцов различными дозами метаверона

Доза	Количество беременных самок	Количество		Потенциальная плодовитость	Фактическая плодовитость, %
		ЖТ	ЖЭ		
Контроль	22	173	136	7.8±0.7	6.2±0.5
1 мг/кг	37	315	250	8.5±0.5	6.7±0.5
10 мг/кг	25	176	122	7.0±0.6	4.9±0.6
100 мг/кг	29	327	180	11.3±0.6*	6.2±0.6

* Достоверность различий с контролем ($p < 0.05$).

Таблица 37

Фертильность самцов, получавших метаверон в различных концентрациях

Доза	Количество беременных самок	Количество подсаженных самок	Фертильность самцов, %
Контроль	22	56	39.3± 6.5
1 мг/кг	37	60	61.7±6.3*
10 мг/кг	25	52	48.1±6.9
100 мг/кг	29	60	48.3±6.5

* Достоверность различий с контролем ($p < 0.05$).

мо учитывать наличие у этого соединения отрицательных эффектов. Поскольку различные дозы метаверона оказывают неоднозначное воздействие, то необходимо проведение дальнейших исследований, направленных на выяснение эффектов действия оптимальных концентраций и длительности применения изучаемых препаратов.

14.2. Эффекты метаверона и экдизона в эквивалентных концентрациях

Воздействие метавероном в разных концентрациях показало, что наиболее оптимальной действующей концентрацией по большинству изучаемых показателей оказалась доза 10 мг/кг массы тела исследуемого животного. Поэтому в следующей серии экспериментов были оценены эффективность метаверона в данной концентрации и биологическая активность экдизона в концентрации 20Е – 0.56 мг/кг.

В табл. 38 представлена динамика массы тела животных из второго эксперимента (период воздействия кормовыми добавками выделен курсивом). У животных, получавших метаверон, достоверное увеличение массы тела происходит уже через неделю с момента начала воздействия. В дальнейшем (до девятой недели) наблюдается колебание массы тела мышей, а с десятой недели (2.5 месяца) происходит резкое повышение веса животных с последующим выходом на плато, которое сохраняется длительное время.

Таблица 38

Динамика массы мышей (г), подвергавшихся воздействию 10 мг/кг метаверона и 0.56 мг/кг 20Е

Дата	Контроль	n	Метаверон	n	20Е	n
	X±m		X±m		X±m	
21.05.01	23.9±0.8	27	25.6±0.6	27	24.4±0.5	29
23-30.05	24.5±0.4	108	26.1±0.3*	104	24.9±0.3	116
1-9.06	24.9±0.4	92	26.1±0.3*	100	24.4±0.3’	104
13-20.06	26.4±0.4	92	26.8±0.3	100	25.1±0.4*’	104
22-29.06	26.4±0.4	92	29.6±0.3*	100	25.5±0.4’	104
2-9. 07	27.5±0.4	92	28.1±0.3	100	26.5±0.4’	104
13-20.07	26.8±0.4	110	28.6±0.3*	105	27.1±0.4’	110
24-26.07	27.8±1.5	10	29.9±0.9	10	28.4±1.4	10
2-10. 08	27.0±0.5	36	28.6±0.4	33	26.9±0.9	30
14-21.08	27.1±0.5	36	28.0±0.4	33	25.9±0.9’	30
24-31.08	27.0±0.5	36	28.2±0.3*	33	26.2±0.9’	30
4-11.09	26.4±0.5	24	29.5±0.6*	19	26.6±0.8’	15
14-20.09	26.8±0.5	24	30.9±0.3*	18	26.9±0.8’	15
25.09-1.10	27.2±0.5	16	31.0±0.3*	18	26.6±0.7’	15
5-11.10	26.9±0.6	16	31.1±0.3*	18	27.1±0.8’	15
15-22.10	26.6±0.6	16	31.1±0.5*	21	26.6±0.7’	16
6-14.11	26.2±0.5	24	30.8±0.2*	18	26.2±0.8’	15
16-23.11	26.5±0.4	24	30.8±0.2*	18	26.7±0.6’	15
27.11-4.12.01	26.5±0.4	24	30.8±0.3*	18	26.7±0.8’	15
7-11.12.01	26.7±0.5	24	30.7±0.3*	18	27.1±0.9’	15
18-25.12.01	26.3±0.5	24	31.6±0.3*	18	27.4±0.9’	15
29.12.01-8.01.02	25.9±0.5	24	30.4±0.2*	18	25.9±0.7’	15
11-18.01.02	26.5±0.5	24	31.2±0.4*	18	27.2±0.9’	15
22-29.01	25.4±0.6	24	30.1±0.3*	18	26.2±0.9’	15
1-8.02	25.7±0.4	19	29.7±0.4*	18	25.9±0.9’	15
12-19.02	25.1±0.6	18	29.7±0.4*	18	25.0±0.9’	15
22-29.02	24.9±0.6	18	29.8±0.4*	18	24.6±0.8’	15

Примечание: n – количество взвешиваний; * – достоверность различий с контролем ($p < 0.05$); ’ – достоверность различий между группами «экдизон» и «метаверон» ($p < 0.05$).

Митотический индекс. Из данных табл. 39 видно, что интенсивность митоза клеток костного мозга при завершении эксперимента у мышей, получавших метаверон, достоверно ($p < 0.01$) ниже, чем в двух других группах. Через 14 дней после снятия воздействия наблюдается снижение митотической активности во всех трех группах ($p < 0.01$, $p < 0.05$, $p < 0.001$ соответственно). При этом у животных группы «метаверон» митотический индекс достоверно ниже контрольного показателя. Спустя 50 дней после прекращения воздействия кормовыми добавками активность митоза во всех трех группах резко уменьшается ($p < 0.001$): примерно в 20 раз в контрольной группе, в 10 раз в группе «экдизон» и только в шесть раз в группе «метаверон». Максимальный уровень митоза 2.25 ‰ отмечен в группе «метаверон» и примерно с этого же времени у животных данной группы начинается достоверная прибавка в массе тела.

У животных в возрасте одного года в группе «метаверон» пролиферация клеток костного мозга вновь достоверно ниже ($p < 0.05$) контрольного показателя. В то же время в этой группе животных наблюдается увеличение уровня МЯ.

Микроядра. Как видно из сведений табл. 40, частота микроядер в клетках костного мозга у мышей всех экспериментальных групп при завершении эксперимента и через 14 дней после прекращения употребления кормовых добавок достоверно не отличалась друг от друга. Через 50 дней после окончания воздействия в контрольной группе данный показатель не изменился, в то время как у мышей, принимавших метаверон и 20Е, отмечено достоверное ($p < 0.05$) увеличение уровня микроядер. Но по сравнению с контролем достоверно ($p < 0.05$) более высокая частота клеток с микроядрами наблюдалась только в группе «метаверон». В возрасте одного года обе опытные группы были достоверно выше ($p < 0.05$, $p < 0.001$ соответственно) контрольного показателя.

Известно, что с возрастом уровень хромосомных нарушений в клетках соматических тканей (печень, костный мозг, гиппокамп) линейно увеличивается, что подтверждается результатами нашего эксперимента. А поскольку уровень микроядер в опытных группах превышает контрольный показатель, то это, по нашему мнению, может свидетельствовать об отдаленных последствиях действия исследуемых препаратов.

Аномальные головки спермиев (АГС). В табл. 41 представлены данные о влиянии тестируемых добавок на половые клет-

Таблица 39

Интенсивность митоза в клетках костного мозга у мышей, получавших 10 мг/кг метаверона и 0.56 мг/кг 20Е (‰)

Время после окончания воздействия	При завершении эксперимента			Через 14 дней			Через 50 дней			В возрасте одного года		
Вариант	N	Число деля-щихся клеток	X±m	N	Число деля-щихся клеток	X±m	N	Число деля-щихся клеток	X±m	N	Число деля-щихся клеток	X±m
Контроль	4000	52	13.0±1.8	10000	77	7.7±0.9	4000	3	0.75±0.4	8000	30	3.8±0.7
Метаверон	4000	30	7.5±1.4**	10000	46	4.6±0.7**	4000	9	2.25±0.7	6000	12	2.0±0.6*
20Е	4000	60	15.0±1.9”	10000	62	6.2±0.8	4000	7	1.75±0.6	5000	18	3.6±0.8

* *Примечание*. Здесь и в табл. 40 – достоверность различий с контролем: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$,*** – $p < 0.001$; достоверность различий между опытными группами: ” – $p < 0.01$; N – количество проанализированных клеток.

Таблица 40

Частота микроядер в клетках костного мозга у мышей, получавших 10 мг/кг метаверона и 0.56 мг/кг 20Е (‰)

Время после окончания воздействия	При завершении эксперимента			Через 14 дней			Через 50 дней			В возрасте одного года		
Вариант	N	Число клеток с МЯ	X±m	N	Число клеток с МЯ	X±m	N	Число клеток с МЯ	X±m	N	Число клеток с МЯ	X±m
Контроль	4000	65	16.3±2.0	10000	157	15.7±1.2	4000	63	15.7±1.9	8000	235	29.4±1.9
Метаверон	4000	62	15.5±1.9	10000	127	12.7±1.1	4000	92	23.0±2.4*	6000	218	36.3±2.4*
20Е	4000	47	11.7±1.7	10000	161	16.1±1.3	4000	79	19.7±2.2	5000	201	40.2±2.8***

Таблица 41

Уровень аномальных головок спермиев у мышей при воздействии 10 мг/кг метаверона и 0.56 мг/кг 20Е, %

Группа	N	Число АГС	X±m
Вариант 1. При завершении эксперимента			
Контроль	2000	26	1.3±0.3
Метаверон	2000	88	4.4±0.4*
20Е	2000	26	1.3±0.3
Вариант 2. Через 14 дней			
Контроль	5000	70	1.4±0.2
Метаверон	5000	106	2.1±0.1*
20Е	5000	197	3.9±0.3*
Вариант 3. Через 50 дней			
Контроль	2000	34	1.7±0.3
Метаверон	2000	60	3.0±0.4*'
20Е	2500	11	0.4±0.1*
Вариант 4. В возрасте одного года			
Контроль	2400	43	1.7±0.3
Метаверон	1800	19	1.3±0.3
20Е	1500	24	1.6±0.3

Примечание. Достоверность различий с контролем, ' – достоверность различий между опытными группами; *' $p < 0.05$, N – количество проанализированных клеток.

ки самцов. Уровень АГС в группе контрольных животных на протяжении всего периода анализа (в момент окончания приема пищевых добавок (вариант 1), через 14 дней (вариант 2), через 50 дней (вариант 3) после прекращения употребления препаратов) и в возрасте одного года (вариант 4) имел одинаковые значения (1.3-1.7 %).

После окончания приема пищевых добавок частота АГС у самцов группы «метаверон» в три раза выше, чем в двух других группах.

Через 14 дней уровень АГС в данной группе снижается в два раза, но превышает контрольный уровень ($p < 0.05$). Через 50 дней (вариант 3) у животных этой группы уровень АГС увеличивается по сравнению с показателем в варианте 2 ($p < 0.05$), но не достигает уровня в варианте 1 ($p < 0.01$). После оконча-

ния эксперимента (вариант 1) у самцов, принимавших 20Е, частота АГС равна этому показателю у контрольных животных.

Через 14 дней в группе «экдизон» возрастает выход АГС (с 1.3 до 3.9 %) в три раза и достоверно ($p < 0.001$) превышает уровень нарушений в контроле и в группе «метаверон». 90 % нарушений в морфологии головок спермиев этой группы соответствуют аномалиям спермиев в группе «метаверон» в первой контрольной точке. В варианте 3 у самцов группы «экдизон» наблюдается очень резкое снижение уровня АГС (с 3.9 до 0.4 %), что достоверно ($p < 0.001$) ниже, чем в контроле (1.7 %), и в группе «метаверон» (3.0 %). У мышей в возрасте одного года уровень атипичных спермиев в опытных группах достоверно не отличается от контрольного значения 1.7 %.

В целом, можно сказать, что динамика изменения частоты АГС у самцов группы «метаверон» и «экдизон» имеет различный характер. У животных, получавших метаверон, частота АГС превышает контрольный показатель в течение всего эксперимента. Максимум нарушений в половых клетках отмечен сразу после окончания кормления, с последующим снижением и повторным увеличением в варианте 3. В группе животных, принимавших 20-гидроксиэкдизон, максимум нарушений отмечен в варианте 2, который соизмерим с максимумом группы «метаверон» в варианте 1 (4.4 и 3.9 % соответственно).

Доминантные летальные мутации (ДЛМ). При анализе данных по ДЛМ выявлено, что достоверное ($p < 0.01$, табл. 42) увеличение доимплантационной гибели эмбрионов (ДГ) наблюдается только у животных, получавших 20Е. Достоверных отличий в постимплантационной гибели (ПГ) и общей эмбриональной смертности (ОЭС) в опытных группах по сравнению с контролем не обнаружено, но в группе «экдизон» ОЭС достоверно выше, чем в группе «метаверон» ($p < 0.01$), а по сравнению с контролем наблюдается тенденция к повышению гибели эмбрионов ($Тф = 1.94$).

Данные потенциальной (ПП) и фактической плодовитости (ФП) выявили достоверно ($p < 0.01$, табл. 43) более низкую ФП у самок, скрещенных с самцами группы «экдизон», чем у самцов «метаверон», по сравнению с контролем снижение ФП не достоверно ($Тф = 1.78$).

Таблица 42

Внутриутробные потери в потомстве самцов мышей, подвергавшихся воздействию метаверона в концентрации 10 мг/кг и 20Е 0.56 мг/кг

Вариант	Количество беременных самок	Число			Гибель эмбрионов, %		
		ЖТ	ЖЭ	МИ	доимплантационая	постимплантационная	общая
Контроль	39	294	236	272	7.5±1.5	13.2±2.1	19.7±2.3
Метаверон	31	243	208	226	7.4±1.7’	7.9±1.8	14.4±2.3
20Е	22	154	111	127	17.5±3.1*	12.6±2.9	27.9±3.6

Примечание. Достоверность различий с контролем: * $p < 0.05$; достоверность различий между опытными группами: ’ – $p < 0.05$; ЖТ – желтые тела, ЖЭ – живые эмбрионы, МИ – мест имплантации.

Такое понижение ФП этих самок связано с высокой смертностью эмбрионов (27.9 %), что в свою очередь объясняется достоверно более высоким уровнем аномальных головок спермиев у самцов группы «экдизон» в момент посадки животных на скрещивание (через 14 дней после прекращения применения кормовых добавок). В группе животных, получавших 20Е, выявлен достоверно низкий уровень фертильности самцов (40.0%) по сравнению с самцами группы «метаверон» (табл. 44).

Анализируя данные динамики массы тела животных, мы обнаружили стимулирующее действие метаверона на рост мышей уже через неделю употребления кормовой добавки, которое сохраняется длительное время (табл. 38). 20Е в отличие от метаверона не влияет на увеличение массы тела животных.

Таблица 43

Потенциальная и фактическая плодовитость самок мышей при воздействии на самцов метавероном в концентрации 10 мг/кг и 20Е 0.56 мг/кг

Вариант	Количество беременных самок	Число		Потенциальная плодовитость	Фактическая плодовитость
		ЖТ	ЖЭ		
Контроль	39	294	236	7.5±0.3	6.1±0.4
Метаверон	31	243	208	7.8±0.4	6.7±0.4
20Е	22	154	111	7.0±0.4	5.1±0.4*

* Достоверность различий между опытными группами ($p < 0.05$).

Результаты микроядерного теста свидетельствуют о том, что кормовые добавки (особенно «метаверон») повышают выход хромосомных нарушений через 50 дней после окончания затравки, который сохраняется в течение одного года и, вероятно, свидетельствует о пролонгированном действии исследованных препаратов (табл. 40). 20Е оказывает более сильное мутагенное воздействие, чем метаверон, так как с возрастом (один год) уровень МЯ в группе «экдизон» увеличился в 3.8, а в группе «метаверон» в 2.5 раза.

Результаты исследования частоты АГС (табл. 41), фактической плодовитости (табл. 43) и фертильности (табл. 44) показывают, что наибольшее влияние на эти характеристики оказывает применение 20-гидроксиэкдизона в данной концентрации (0.56 мг/кг) на протяжении 45 дней. В группе самцов, употреблявших 20Е, снижено качество спермиев, о чем свидетельствуют высокий уровень АГС (3.9 против 1.4% в контроле, табл. 41) и низкая фертильность (40 против 65% в контроле). Снижение качества половых клеток в последующем приводит к высокой доимплантационной смертности (табл. 42) и, как следствие, к достоверно более низкой фактической плодовитости по сравнению с группой “метаверон” (табл. 43).

У самцов, получавших “метаверон”, наблюдается высокая частота АГС в течение всего эксперимента (табл. 41). Но, несмотря на это, в данной группе не происходит снижения фертильности, фактической плодовитости и повышения эмбриональной смертности.

По определению, аномальные спермии не участвуют в оплодотворении и поэтому их частота не всегда коррелирует с

Таблица 44

Фертильность самцов при воздействии на них метавероном в концентрации 10 мг/кг и 20Е 0.56 мг/кг

Вариант	Количество беременных самок	Количество подсаженных самок	Фертильность самцов, %
Контроль	39	60	65.0±6.2
Метаверон	31	54	57.4±6.7
20Е	22	55	40.0±6.6*

* Достоверность различий с контролем ($p < 0.05$).

уровнем эмбриональной смертности. Вероятно, 20Е вызывает такие повреждения половых клеток самцов, которые позволяют спермиям участвовать в оплодотворении, но эти же нарушения приводят к высокой эмбриональной смертности (табл. 42).

Следовательно, применение 20-гидроксиэкдизона в эквивалентной концентрации 10 мг/кг метаверона при 45-дневном воздействии приводит к увеличению эмбриональной смертности и снижению фактической плодовитости самок, скрещенных с опытными самцами, по сравнению с самками, самцы которых получали 10 мг/кг метаверона, содержащего 5-7 20Е (0.56 мг/кг). 20Е в данной концентрации также оказывает негативное влияние на фертильность самцов. Метаверон за этот период применения не вызывает значимых генетических повреждений в половых клетках самцов. В соматических клетках уровень хромосомных нарушений (МЯ) превышает контрольный показатель только лишь через 50 дней после снятия воздействия и сохраняется в течение одного года.

При применении метаверона в качестве кормовой добавки для стимуляции роста животных необходимо учитывать наличие его отрицательных эффектов, которые связаны со сложным составом препарата, а также продолжительность действия данным веществом. Для более корректных выводов нами были оценены последствия изучаемых препаратов для мышевидных грызунов при остром (внутрибрюшинном) введении.

14.3. Биологическая активность препаратов при внутрибрюшинном введении

В следующей серии экспериментов была проверена биологическая эффективность изучаемых препаратов метаверона и экдизона в эквивалентной концентрации при внутрибрюшинном введении.

Для оценки биологической эффективности препаратов экдистероидсодержаших препаратов растительного происхождения нами проведено два эксперимента. В первом исследовали биологическую эффективность спиртового экстракта «метаверон» и высокоочищенного препарата «экдизон». Биологическое действие препаратов проверяли на одновозрастных молодых самках беспородных белых мышей, содержавшихся в стан-

дартных условиях вивария. Сравнение этих препаратов проведено с учетом эквивалентного (равного) содержания в них 20Е. Объем внутрибрюшинно вводимого препарата «метаверон» составлял 0.5 мл в дозе 10 мг/кг живой массы. Поскольку в «экдизоне» концентрация 20-гидроксиэкдизона более чем в десять раз больше, чем в «метавероне», то его эквивалентная метаверону доза составляла 0.56 мг/кг. Грызунам вводили следующие варианты веществ: № 1 – контроль (изотонический 1 %-ный раствор NaCl), № 2 – «метаверон» (10 мг/кг), № 3 – «экдизон» (0.56 мг/кг).

В первой группе неполовозрелых самок через три дня после введения соответствующих веществ определяли состояние матки. Вторая группа состояла из половозрелых самок, к которым через пять дней после инъекции были подсажены самцы для последующей оценки частоты доминантных летальных мутаций. Для оценки эмбриональной смертности самок забивали на 15-17 день беременности, подсчитывали число живых и мертвых эмбрионов, количество желтых тел в яичниках (Шевченко, Померанцева, 1985).

Объектом нашего исследования в следующем эксперименте служили лабораторные мыши двух линий C57BL/6JY и CBA/JY. Мыши линии C57BL/6JY характеризуются рядом особенностей: не раковые, у них отсутствует фактор молока, резистентны к спонтанным ракам молочных желез и химическим канцерогенам (частота опухолей не прослежена), часто встречается лейкемия. Аномалии и дефекты глаз наблюдаются приблизительно у 10 % мышей. Восприимчивы к лимфомам при облучении рентгеновскими лучами. Линия мышей CBA/JY – высокораковая, показана высокая частота опухоли молочных желез. Известны случаи возникновения гепатом. Частота опухолей легких менее 1 %. Мыши живут долго, плодовиты. Умеренно резистентны к ракам кожи, индуцируемым химическими канцерогенами. Лабораторным мышам двух линий (C57BL и CBA) внутрибрюшинно вводили по 0.2 мл физиологического раствора (1 %-ный р-р NaCl) и экдизон в концентрации 0.056 и 0.0056 мг/кг.

Эффективность препарата оценивали по изменению массы тела и внутренних органов: у самцов – через 10 дней после инъекции, у самок – через три дня. Мутагенность экдизона, как и в предыдущих экспериментах, определяли по частоте микроядер в клетках костного мозга и уровню аномальных головок

спермиев (АГС). Изменение массы тела подопытных животных в сравнении с контролем является весьма значимым показателем, нарушение которого обычно свидетельствует о выраженной степени поражения организма. Наряду с определением массы тела, оценка коэффициентов внутренних органов (отношение массы органа к массе тела в граммах – относительная масса органа) позволяет судить не только об эффективности препарата, но и органотропности исследуемого вещества, вследствие которого может возникнуть как компенсаторная реакция, так и проявиться токсический эффект.

Статистическая обработка данных выявила (табл. 45) достоверное ($p \leq 0.001$) увеличение абсолютного и относительного веса матки у неполовозрелых самок варианта № 2 по сравнению со зверьками других групп. По результатам анализа самок, ссаженных с интактными самцами беспородных белых мышей, отмечено, что через 20 дней все самки варианта № 2 были на последних днях беременности. У 10 % самок первого и 20 % самок третьего вариантов беременность наступила позднее на 10-20 дней.

Следовательно, «метаверон» стимулирует увеличение размера матки у неполовозрелых самок, т.е. проявляет эстрогенный эффект. Ранее было показано, что 20Е, полученный из серпухи венценосной, влияет на величину выработки гормонов надпочечником (Ермакова, Башлыкова, 2006). Поэтому можно предположить, что исследуемый нами препарат «метаверон»,

Таблица 45

Показатели массы тела и матки у неполовозрелых лабораторных беспородных белых мышей после инъекции экдизонсодержащих препаратов

Варианты	N	Масса тела, г	Вес матки, мг	Относительный вес матки
Контроль (1)	6	20.6±0.51	28.0±2.68	0.13±0.01
Метаверон (2)	8	22.6±0.18	72.2±6.12	0.32±0.03
Экдизон (3)	8	21.4±0.56	28.0±4.47	0.13±0.02
t1-2			5.2***	5.6***
t2-3			5.6***	5.6***
t1-3			0.62	0.14

Примечание. *** – достоверность различий при $p < 0.001$.

тоже полученный из серпухи, оказывает стимулирующее действие на выработку женских половых гормонов, влияющих как на рост мышц и эпителия матки (эстрогены), так и активацию секреторных структур эндометрия (прогестероны). Как утверждают некоторые исследователи (Гормональная..., 1987), женские половые гормоны подготавливают эндометрий для процесса имплантации и приема зародыша, что и объясняет более раннее наступление беременности у половозрелых самок этого варианта.

Анализ данных по частоте доминантных летальных мутаций показал (табл. 46) достоверно более низкую доимплантационную гибель и, как следствие, снижение общей эмбриональной смертности у самок варианта № 2 по сравнению с вариантами № 1 и 3. Это может быть обусловлено подготовленностью эндометрия к имплантации при воздействии метаверона, о чем говорилось выше. Значимых отличий по величине постимплантационной гибели между опытными группами и контролем не обнаружено. В целом, из-за резкого уменьшения доимплантационной смертности при воздействии метаверона общая эмбриональная смертность в варианте «метаверон» оказалась достоверно ниже, чем в контроле и при действии экдизона (t 1-2 = 2.2, t 2-3 = 1.97).

Таблица 46

Показатели эмбриональной смертности и плодовитости у лабораторных беспородных белых мышей после инъекции экдизонсодержащих препаратов

Вариант	Количество самок	Частота, %			Потенциальная плодовитость	Фактическая плодовитость
		доимплантационной смертности	постимплантационной смертности	общей эмбриональной смертности		
Контроль (1)	10	9.6±3.23	10.7±3.46	19.3±4.07	8.3±0.42	6.7±0.63
Метаверон (2)	11	1.2±1.06	8.1±2.92	9.1±3.07	8.0±0.52	7.3±0.57
Экдизон (3)	10	7.4±3.00	12.6±3.64	19.1±4.05	9.4±0.37	7.6±0.6
t 1-2		2.72*	0.61	2.1*	0.07	0.1
t 1-3		0.52	0.39	0.2	2.2*	0.2
t 2-3		2.27*	1.01	1.97*	1.95	0.1

* Достоверность различий с контролем ($p < 0.05$).

Результаты, полученные после введения лабораторным грызунам «экдизона», свидетельствуют о том, что этот препарат оказал стимулирующее действие на потенциальную плодовитость самок. Количество желтых тел в яичнике было достоверно выше, чем в других вариантах опыта (t 1-3 = 2.2). Но вследствие того, что эмбриональная смертность была довольно высокой (19 %), повышения фактической плодовитости мы не обнаружили.

Следует отметить, что «метаверон» снижает эмбриональную смертность, но это не приводит к повышению фактической плодовитости. Результаты этого эксперимента свидетельствуют о том, что «метаверон» повышает активность женских половых гормонов, о чем свидетельствуют достоверное увеличение размеров матки, снижение доимплонтационной гибели, обусловленное подготовленностью эндометрия для закрепления оплодотворенной яйцеклетки.

В то же время данный препарат не повлиял на плодовитость самок. Высокоочищенный препарат «экдизон» привел к увеличению потенциальной плодовитости, но из-за высокой эмбриональной смертности фактическая плодовитость в данном варианте также не увеличилась. То есть оба исследованных препарата воздействуют на разные звенья процесса размножения: метаверон – на развитие матки, экдизон – на увеличение потенциальной плодовитости. Но, вероятно, из-за недостаточности выборки мы не получили достоверного доказательства влияния этих препаратов на рост фактической плодовитости (P = 0.07).

Итак, как следует из результатов экспериментов на белых беспородных мышах, метаверон и экдизон приводили к изменению показателей плодовитости и фертильности. Крайне интересно было бы исследовать реакцию на данные препараты линейных мышей, имеющих различные генотипы.

Сведения, представленные в табл. 47, свидетельствуют о том, что за три дня после инъекции плацебо и экдизона в разной концентрации масса тела у самок обеих линий увеличилась на одну и ту же величину (C57BL – на 0.5-0.6, CBA – на 0.4-0.5 г). Размеры надпочечника и матки не различались ни по абсолютному, ни по относительному весу. То есть, как и в первом эксперименте, высокоочищенный препарат «Экдизона» не оказал влияния на изменение массы матки и других органов у самок исследуемых линий.

Таблица 47

Масса тела и внутренних органов самок мышей при воздействии экдизона

Показатели	Варианты эксперимента		
	Контроль	Экдизон	
		0.0056 мг/мл	0.056 мг/мл
	Самки C57BL/6JY		
Количество животных	9	9	9
Масса тела, г	17.9±0.63	17.8±0.60	17.8±0.63
Масса тела через три дня, г	18.3±0.54	18.3±0.54	18.4±0.50
Увеличение массы тела, г	0.5±0.12	0.6±0.19	0.6±0.19
Масса надпочечников, мг	3.3±0.22	3.5±0.57	3.3±0.35
Масса матки, мг	69.7±8.10	75.7±8.70	68.8±6.59
Индекс матки, мг/г	3.9±0.49	4.2±0.48	3.8±0.38
	Самки CBA/JY		
Количество животных	10	9	10
Масса тела, г	15.7±0.41	15.8±0.31	16.3±0.37
Масса тела через три дня, г	16.2±0.42	16.3±0.25	16.4±0.35
Увеличение массы тела, г	0.5±0.10	0.5±0.13	0.4±0.08
Масса надпочечников, мг	3.9±0.40	3.4±0.29	3.3±0.31
Масса матки, мг	60.3±7.14	58.4±9.4	64.5±9.95
Индекс матки, мг/г	3.7±0.40	3.6±0.58	3.9±0.57

Воздействие препарата на самцов линии CBA и C57BL было различно. Через десять дней у самцов линии CBA при воздействии более высокой концентрации экдизона (0.056 мг/кг) по сравнению с более низкой концентрацией (0.0056 мг/кг) отмечены достоверно более высокая масса тела ($p < 0.05$) и тенденция к увеличению веса семенников и надпочечников. В пользу более быстрого роста мышей также свидетельствует достоверно более высокий темп «увеличения массы тела». Стоит отметить, что оба варианта не отличались от контроля (табл. 48).

В контрольной группе самцов C57BL обнаружены достоверно более высокие параметры массы и относительного веса семенников по сравнению с мышами, которым была введена наибольшая концентрация экдизона (0.056 мг/кг).

Как известно, в семенниках при половом созревании усиливается синтез гормона тестостерона, обладающего мощным

анаболическим действием. Поэтому не удивительно, что масса тела мышей контрольной группы и скорость прироста у них на 29 % выше (недостоверно), чем у мышей экспериментальных. К тому же в контрольной группе самцов отмечены минимальная масса и индекс надпочечника. Достоверно более высокие показатели надпочечника наблюдаются в группе самцов, получивших минимальную дозу экдизона.

Глюкокортикоиды, вырабатываемые надпочечником, оказывают катаболическое действие – стимулируют распад цитоплазматических белков и использование освобождающихся ами-

Таблица 48

Масса тела и внутренних органов самцов мышей при воздействии экдизона

Показатели	Варианты эксперимента		
	Контроль	Экдизон	
		0.0056 мг/мл	0.056 мг/мл
	Самцы CBA/JY		
Количество животных	9	9	9
Масса тела, г	19.7±0.85	19.6±1.02	19.7±0.91
Масса тела через 10 дней, г	22.2±0.70	21.8±0.96	22.5±0.98’
Увеличение массы тела, г	2.51±0.30	2.17±0.22	2.8±0.20’
Масса надпочечников, мг	2.4±0.01	2.24±0.16	2.56±0.27
Индекс надпочечников, мг/г	0.11±0.01	0.11±0.01	0.11±0.01
Масса семенников, мг	59.1±2.35	58.8±1.16	60.9±3.03
Индекс семенников, мг/г	2.66±0.11	2.66±0.05	2.72±0.14
	Самцы C57BL/6JY		
Количество животных	7	8	8
Масса тела, г	21.7±0.83	21.0±1.05	20.6±1.07
Масса тела через 10 дней, г	23.5±0.51	22.3±0.81	22.1±0.88
Увеличение массы тела, г	1.8±0.34	1.4±0.32	1.4±0.27
Масса надпочечников, мг	2.36±0.37	3.30±0.01*‘	2.63±0.24
Индекс надпочечников, мг/г	0.09±0.02	0.14±0.02*	0.11±0.02
Масса семенников, мг	81.7±3.24	73.3±2.80	65.8±6.04*
Индекс семенников, мг/г	3.47±0.11	3.31±0.09	2.93±0.34*

* Достоверность различий при $p < 0.05$ между контролем и вариантами эксперимента; ‘ – достоверность различий при $p < 0.05$ между вариантами эксперимента с различными концентрациями экдизона.

нокислот для новообразования жиров и углеводов. Но глюкокортикоиды могут оказывать не только прямое катаболическое действие, но и антианаболическое влияние в широком плане. Во-первых, на уровне клеток они тормозят синтез белка. Во-вторых, препятствуют белково синтетическому влиянию соматомединов или их образованию. В-третьих, уменьшают выделение соматотропина из гипофиза. Возможно, что глюкокортикоиды оказывают тормозящее влияние не на гипофизарном, а на гипоталамическом уровне. Вероятно, в данном случае инъекция экдизона низкой концентрации могла оказать раздражающее действие на органы эндокринной системы, в результате чего увеличились размеры (и выработка гормонов) надпочечника, что в свою очередь оказало тормозящее влияние на рост тела и семенников.

Вероятно, эти две линии мышей (C57BL и CBA) отличаются по уровню функционирования эндокринной системы, поскольку инъекция экдизона мышам линии C57BL вызвала ответную реакцию гормон зависимых органов (надпочечник и семенники).

Сравнение влияния экдизона на внутренние органы мышей разных полов показало, что вес тела и внутренние органы у самок под воздействием препарата достоверно не изменились. Отсутствие эффекта может быть связано с коротким сроком анализа после инъекции (3 дня) по сравнению с самцами, у которых анализ был проведен через 10 дней. Самцы разных линий на введение экдизона отреагировали по-разному. Инъекция экдизона на самцов линии C57BL подействовала угнетающе (снизилась масса тела и семенников). У мышей линии CBA низкая концентрация вызвала уменьшение массы тела и органов, а высокая, наоборот (но не достоверно относительно контроля).

Оценка мутагенной активности препарата экдизона различной концентрации показала следующее (табл.49).

Уровень аберраций в соматических клетках через три дня после инъекции, оцененный по частоте микроядер в клетках костного мозга, у самок линии CBA не отличался от контроля. В отличие от них у самок линии C57BL с повышением концентрации экдизона происходит достоверное снижение доли клеток с микроядрами, как в сравнении с контролем, так и по сравнению с более низкой дозой экдизона ($p < 0.05$).

Экдизон в различных концентрациях не повлиял на частоту микроядер у самцов обоих линий (табл. 50). Следует отме-

Таблица 49

Частота микроядер (‰) в клетках костного мозга самок мышей при инъекции экдизона различной концентрации

Показатели	Контроль	Экдизон	
		0.0056 мг/кг	0.056 мг/кг
	Самки C57 BL		
Количество самок	9	10	9
Проанализировано клеток	9000	10000	9000
Количество микроядер	42	45	18
Частота микроядер	4.67	4,5	2
	Самки CBA		
Количество самок	8	8	10
Проанализировано клеток	8000	8000	10000
Количество микроядер	22	19	26
Частота микроядер	2.75	2.4	2.6

тить, что уровень клеток с микроядрами и у самцов, и у самок линии C57Bl выше, чем у линии CBA. Экдизон в минимальной концентрации (0.0056 мг/л) оказал стимулирующее влияние на деление клеток – митотический индекс клеток костного мозга в этом случае почти в два раза выше ($p < 0.05$), чем в других вариантах опыта (табл. 50).

Таблица 50

Частота микроядер и митотический индекс клеток костного мозга у самцов двух линий лабораторных мышей после инъекции экдизона различной концентрации

Варианты эксперимента	Количество животных	∑ клеток	Частота микроядер, ‰	Митотический индекс, ‰
		Самцы C57 BL		
Контроль	7	7000	8.3	3.6
Экдизон (0.0056 мг/мл)	7	7000	8.1	6.0
Экдизон (0.056 мг/мл)	6	6000	8.7	3.3
		Самцы CBA/JY		
Контроль	8	8000	5.5	2.3
Экдизон (0.0056 мг/мл)	9	9000	6.2	4.9
Экдизон (0.056 мг/мл)	7	7000	5.6	2.7

Из вышесказанного следует, что линии мышей C57BL и CBA отличаются по ответной реакции на воздействие экдизона. Так как действие экдизона вызвало ответную реакцию гормон зависимых органов только у самцов линии C57BL, то, возможно, эти две линии отличаются по уровню функционирования и чувствительности эндокринной системы.

Оценка частоты АГС, проведенная через 10 дней после инъекции, показала, что экдизон в исследуемых концентрациях (0.0056 и 0.056 мг/кг) вызывает достоверное повышение количества аномальных половых клеток у мышей линии CBA ($p < 0.05$) и не влияет на уровень мутагенеза у мышей линии C57BL (возможно потому, что спонтанный уровень АГС у них довольно высок и достоверно выше, чем у мышей линии CBA) (табл. 51).

Ранее проведенные исследования показали, что при длительном поступлении экдизона с пищей у лабораторных беспородных мышей повышается частота АГС (Биологическая..., 2003).

Итак, результаты двух экспериментов свидетельствуют о том, что препараты и экстракты спиртовых вытяжек из растений с повышенным содержанием фитогормонов биологически эффективны. Так, «метаверон» стимулирует увеличение размера матки у беспородных белых мышей в результате его эстрогенного действия на поверхностный и железистый эпителий.

Таблица 51

Уровень аномальных головок спермиев (АГС, %) у мышей двух линий при воздействии различных концентраций экдизона

Показатели	Контроль	Экдизон	
		0.0056 мг/кг	0.056 мг/кг
Самцы C57BL/6JY			
Количество животных	4	8	7
Проанализировано спермиев	2000	4000	3500
Количество АГС	126	248	205
Частота АГС	6.3±0.38	6.2±0.38	5.9±0.37
Самцы CBA/JY			
Количество животных	8	8	8
Проанализировано спермиев	4000	4000	8000
Количество АГС	145	182	200
Частота АГС	3.6±0.29	4.6±0.33	5.0±0.34

Этим можно объяснить более раннее наступление беременности и снижение доимплантационной гибели при воздействии метаверона.

В отличие от него экдизон в эквивалентной концентрации, а также в уменьшенной на один-два порядка дозе не оказывает на самок подобного влияния, однако показана тенденция к увеличению размера матки у белых беспородных мышей и самок линии C57BL. В то же время экдизон в высокой концентрации (0.56 мг/кг) положительно подействовал на потенциальную плодовитость самок беспородных белых мышей.

Как утверждают некоторые исследователи (Ахрем, Ковганко, 1989; Биологическая..., 2003), экстракты («Метаверон») в сравнении с высокоочищенными препаратами («Экдизон») обладают более высокой активностью. Это связано с образованием продуктов вторичного метаболизма между разными формами экдистероидов и неорганическими, органическими кислотами, сахарами и т.д., присутствующими в экстрактах растения.

Воздействие «экдизона» на самцов разных линий (CBA и C57 BL), отличающихся по генотипу, неодинаково. У самцов линии C57 BL при воздействии данного препарата наблюдаются увеличение массы надпочечников и снижение массы семенников. Вероятно, эти две линии мышей (C57BL и CBA) различаются уровнем функционирования эндокринной системы, поскольку инъекция экдизона вызвала ответную реакцию гормонзависимых органов (надпочечник и семенники) только среди мышей линии C57BL.

Частота и направленность цитогенетических нарушений (микроядер и АГС) у мышей разных линий неодинаковы. Так, уровень микроядер у самок линии CBA не изменяется, а у линии C57BL с увеличением концентрации экдизона он снижается. По отношению к самцам линии CBA экдизон оказывает мутагенное действие – у них достоверно повышается частота АГС.

Итак, результаты тестирования биологической активности экдизонсодержащих препаратов свидетельствуют о том, что воздействие высокоочищенного препарата «Экдизон» на мышей разного пола и генотипа различно.

У самок под воздействием экдизона не происходило изменений в массе тела и других органов. Вероятно, отсутствие эффекта связано с более коротким сроком воздействия (три дня).

Уровень микроядер у самок линии СВА не изменился, а у линии С57 с увеличением концентрации экдизона снизился, что может свидетельствовать о антимутагеном действии этой концентрации.

Сравнение результатов весовых показателей у самцов (массы тела, семенников, надпочечников) и частоты АГС показывает, что животные разного генотипа по-разному реагируют на действие экдизона. Минимальная концентрация (0.0056 мг/кг) вызывает увеличение размеров надпочечников, а максимальная – снижает массу семенников у мышей линии С57, при этом не изменяя частоту АГС. Изменение размеров органов эндокринной системы под воздействием экдизона может свидетельствовать о его гормональной эффективности.

На самцов мышей линии СВА различные концентрации экдизона оказывают разнонаправленное действие – низкая концентрация (0.0056 мг/кг) приводит к снижению массы тела и внутренних органов, а высокая (0.056 мг/кг) – к увеличению весовых показателей. Обе исследованные концентрации экдизона оказывают генотоксический эффект на половые клетки мышей линии СВА, о чем свидетельствует повышение поврежденных спермиев.

Полученные результаты показали, что изучаемые нами биологически активные вещества обладают гормональной активностью, так как их действие приводит к изменению размеров и массы органов эндокринной системы. Поскольку практически все гормоны оказывают регулирующее действие избирательно, усиливая или уменьшая экспрессию генов, важность оценки генотоксичности препаратов, обладающих гормональной активностью, значимо возрастает. Наиболее универсальной оценкой действия препаратов, обладающих гормональной активностью, на биологические системы является оценка изменения под действием изучаемого препарата характеристик приспособительности, в частности, выживаемости.

Учитывая, что экдистероиды у насекомых контролируют процессы линьки и метаморфоза, а в природных условиях источниками незаменимых для насекомых стеринов служат растения (Инге-Вечтомов, 1997), поэтому оценка влияния изучаемых препаратов на выживаемость была выполнена на дрозофиле.

Обнаружено, что обработка экдизоном или метавероном (табл. 52) приводит к уменьшению средней продолжительно-

Таблица 52

Влияние 20-гидроксиэкдизона и метаверона на продолжительность жизни линий *Drosophila melanogaster*
(Москалев и др., 2006)

Линия	M	$\overline{X} \pm \Delta m$	min	max	N
woe (контроль)	48	42.4±1.9	9	57	42
woe (экдизон)	35*	30.6±1.8	7	51	82
woe (метаверон)	32*	28.6±1.7	8	43	43
Canton-S (контроль)	24	28.6±0.9	2	65	198
Canton-S (экдизон)	28	30.2±0.9	3	65	155
Canton-S (метаверон)	28	27.5±0.7	3	65	228

* $p < 0.05$ по критерию Гехана-Бреслоу-Вилкоксона, M – медианная продолжительность жизни, $\overline{X} \pm \Delta m$ – средняя продолжительность жизни, ± – ошибка средней (сут), min и max – минимальная и максимальная длительность жизни, N – объем выборки.

сти жизни самцов экдизон-дефицитной линии woc при сравнении с линией дикого типа Canton-S (Москалев и др., 2006). Несколько раньше было показано, что экдизонсодержащая диета увеличивает скорость окукливания личинок экдизон-дефицитных мутантных линий ecd и woc (Шапошников, Зайнуллин, 2003).

Итак, как показали исследования биологической активности экдизонсодержащих препаратов, выделенных из *Serratula coronata* L. – серпухи венценосной, препараты могут приводить к достоверно значимым изменениям изучаемых показателей. Прежде всего, для определенных концентраций как метаверона, так и экдизона показана анаболическая активность, препараты обладают иммуностимулирующими свойствами, что позволяет после всесторонних ветеринарных испытаний рекомендовать их к применению в мясном птицеводстве. Однако, оптимизируя некоторые процессы жизнедеятельности, стероидные гормоны могут негативно сказаться на иных клеточных и организменных функциях, например, уровне мутабильности, жизнеспособности и др., что обязательно должно учитываться при разработке рекомендаций по использованию таких кормовых добавок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Н.И. Вавилов (1965) под введением растений в культуру понимал решение большого круга вопросов, направленных на изучение их природы с целью поднятия продуктивности и всемирного использования в практике сельского хозяйства. В основе этой масштабной работы лежит разработка теоретических основ поиска и методов привлечения исходного материала в интродукцию.

Результаты, полученные в процессе многолетних исследований по выращиванию серпухи венценосной в условиях культуры, позволили придти к заключению, что успех введения растения из дикорастущей флоры зависит от всесторонней комплексной оценки его адаптивных реакций на изменившиеся условия произрастания.

Нами установлено, что при интродукции в среднетаежную подзону Республики Коми серпуха венценосная развивается как травянистый многолетник с моноциклическими побегами. В первый год жизни растения заканчивают развитие в вегетативном состоянии, формируя кистекорневую биоморфу. Отмечено, что в условиях Севера у серпухи из прегенеративного периода может выпадать виргинильное возрастное состояние. Со второго года жизни растения вступают в молодое генеративное состояние генеративного периода, в последующие годы роста и развития они переходят в средневозрастное генеративное состояние. Особей в старом генеративном и сенильном возрастных состояниях не наблюдалось, хотя растения серпухи венценосной одиннадцатого года проявляли некоторые признаки старения.

При интродукции в среднетаежную подзону серпуха венценосная характеризовалась средним, высоким и очень высоким уровнями эндогенной и индивидуальной изменчивости по структурным признакам. Счетные признаки видов были изменчивей, чем мерные. Изменчивость признаков генеративной сферы выше, нежели вегетативной.

Особи серпухи отличаются высокой зимостойкостью. Максимальной высоты растения достигают к третьему-четвертому году жизни. В условиях культуры все особи серпухи венценосной (начиная со второго года жизни) формируют полноценные семена. Пик распускания цветков у серпухи венценосной приходится на

полуденные часы. Основной способ опыления – ксеногамный, но возможно образование плодов и при самоопылении (не более 10 % от общего числа цветков). С возрастом у растений наблюдается увеличение семенной продуктивности. Потенциальная и реальная семенная продуктивность на особь в большей степени зависит от числа генеративных побегов и соцветий на побег, чем от числа цветков и семян в корзинках. Максимальная семенная продуктивность серпухи венценосной отмечена у растений шестого года жизни. Семена серпухи сохраняют хорошую всхожесть в течение трех лет. Наибольшая всхожесть семян отмечается после восьми месяцев хранения.

Урожайность сырья у растений максимально увеличивается к фазе массовой бутонизации. В возрастном аспекте – она выше и стабильнее у растений третьего-шестого года жизни и составляет для серпухи венценосной 1.60-1.92 кг/м^2 воздушно-сухой надземной массы. Незначительно снижается и в последующие несколько лет.

Содержание фитоэкдистероидов в надземной массе серпухи венценосной зависит от возраста растений. Так, массовая доля фитоэкдистероидов серпухи венценосной второго года – 0.94, шестого – 1.14 %. Пики увеличения ФЭС обнаруживаются в листьях в фазу бутонизации и в корзинках – в начале плодоношения растений. Учитывая высокую адаптивность к условиям Севера, урожайность надземной массы с богатым содержанием фитоэкдистероидов, серпуха венценосная может успешно культивироваться в среднетаежной подзоне Республики Коми с гарантированным получением высоких урожаев ценного лекарственного сырья.

Растительный и животный мир, являясь для человека источником пищи, постоянно поставляет в организм биологически активные соединения. Действие многих из них еще не оценено в полной мере. Расхожая фраза – «экологически чистый продукт» вводит в заблуждение неспециалистов и упрощает до примитивных представления о характере и спектре действия биологически активных соединений растительного происхождения.

В результате проведенного нами тестирования двух кормовых добавок – метаверона, содержащего 5-7 % 20-гидроксиэкдизона, в концентрациях 1, 10 и 100 мг/кг и очищенного препарата 20-гидроксиэкдизона в концентрации 0.56 мг/кг с различной продолжительностью действия, можно сделать выводы о том, что *Serratula coronata* является перспективным сырьевым ресурсом для производства кормовых добавок, которые могут быть успешно использованы в промышленном производстве. Однако в некоторых экспериментах были получены данные, свидетельствующие о возможном негативном эффекте при действии определенных концентраций изучаемых препаратов.

Как показали наши исследования, экдизонсодержащие препараты, наряду с явно выраженными положительными свойствами, позволяющими рекомендовать их к применению в сельском хозяйстве (животноводстве), обладают и отрицательными, которые могут сказаться на состоянии здоровья как самих испытуемых животных, так и их потомства. Возможно, наличие сопутствующих компонентов в изучаемых препаратах и приводит к выявляемому эстрогенному эффекту. В то же время нами обнаружено, что экдизон может снижать продолжительность жизни, по крайней мере, постмитотических организмов.

Химически синтезированные препараты, в отличие от препаратов, выделяемых из сырья растительного и животного происхождения, имеют большую химическую чистоту, поэтому их биологическая активность во многом определяется только самим действующим препаратом. Исходя из этого, препараты, выделенные из растительного сырья и имеющие определенную степень очистки, требуют к себе более пристального внимания при комплексной оценке положительных и отрицательных эффектов.

Итак, наши исследования показали возможность интродукции и дальнейшего культивирования такого лекарственного растения, как серпуха венценосная. Создание сорта в ближайшее время позволит обратить на него внимание не только специалистов, интересующихся перспективными растениями для сельского хозяйства, но и фармацевтов и медиков, которые благодаря уникальным свойствам серпухи будут широко использовать ее в лечебной практике.

ЛИТЕРАТУРА

Абубакиров Н.К. Экдистероиды цветковых растений // Химия природных соединений, 1981. № 6. С. 685-702.

Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 135 с.

Азизов А.П., Сейфулла Р.Д., Чубарова А.В. Влияние настойки левзеи и леветона на иммунитет спортсменов // Экспериментальная и клиническая фармакология, 1997. Вып. 60, № 6. С. 47-48.

Алекперов У.К. Антимутагенез в проблеме компенсационных подходов к охране генофонда // Наследственность человека и окружающая среда. М.: Наука, 1992. С. 191-203.

Алексеева Л.И. Экдистероиды *Serratula coronata* L.: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Уфа, 1999. 21 с.

Алексенюк А.Я. Методы, используемые при оценке мутагенной активности препаратов, применяемых в животноводстве // Объем и методы генотоксической оценки и побочных эффектов биологически активных веществ: Всесоюзный симпозиум 22-26 мая 1989 г. Тез. докл. Л., 1989. С. 7.

Альперн Д.Е. Патологическая физиология. М.: Медицина, 1965. 434 с.

Амосова Е.Н., Зуева Е.П., Исаков В.Г. и др. Сравнительное изучение влияния комплексного фитопрепарата и его составляющих на развитие перевиваемых опухолей // Растительные ресурсы, 1991. Т. 27 Вып. 1. С. 130-134.

Амосова Е.Н., Харина Т.Г. Фармакологическая активность экстракта из *Serratula coronata* L. // Растительные ресурсы, 1989. Т. 25. Вып. 2. С. 258-262.

Андреева В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1987. С. 21-29.

Ануфриева Э.Н., Володин В.В., Носов А.М. и др. Состав и содержание экдистероидов в растениях и культуре ткани // Физиология растений, 1998. Т. 45. № 3. С. 382-389.

Аристархова М.Л. Изменчивость количественных признаков сои: Автореф. дис. ... канд. наук. Л., 1973. 24 с.

Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа, 1997. 116 с.

Ахрем А.А., Ковганко Н.В. Экдистероиды: Химия и биологическая активность. Минск: Наука и техника, 1990. 224 с.

Ахрем А.А., Ковганко Н.В. Экдистероиды: Химия и биологическая активность. Минск: Наука и техника, 1989. 327 с.

Ахрем А.А., Левина И.С., Титов Ю.А. Экдизоны – стероидные гармоны насекомых. Минск: Наука и техника, 1973. 232 с.

Ашрафов Р.А., Сыров В.Н. Фармакология природных соединений. Ташкент, 1979. С. 147-153.

Баньковский А.И., Зарубина М.П., Сергеева Л.И. Исследование растений, применяемых в народной медицине на содержание алкалоидов // Труды ВИЛАР. М., 1947. Вып. XI.

Батрак Г.Е., Кудрин А.Н. Дозирование лекарственных средств экспериментальным животным. М.: Медицина, 1979. 168 с.

Бейер В.А. Краткое пособие по гематологии. М.: Медицина, 1973. 231 с.

Бессчетнова М.В. Некоторые аспекты теории интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 82. М., 1971. С. 3-7.

Биологическая эффективность двух кормовых добавок, содержащих экдистероиды *Serratula coronata* L. / В.Г. Зайнуллин, В.П. Мишуров, В.В. Пунегов и др. // Раст. ресурсы, 2003. Вып. 2. С. 95-103.

Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Блондин. М., 2002. 240 с.

Бисенбаев Э.М. Фитохимическое изучение некоторых растений Казахстана // Тр. Института физиологии АН СССР КазССР, 1965. Т. 8. С. 84-87.

Болотов Н.Т. Изображение и описание разных пород яблок и груш, родящихся в Дворяниновских, а отчасти и других садах. М., 1952. 189 с.

Борисова А.Г. Род Серпуха Serratula L. // Флора СССР. М.-Л., 1963. Т. 28. С. 268-269.

Боровикова Е.Б. Фитоэкдистероиды растений родов Chenopodium и Rhaponticum.: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Уфа, 2000. 20 с.

Бородкин П.А., Сусликов В.И., Башлыкова Л.А. Цитогенетическое исследование микропопуляции полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.), обитающей в различных радиоэкологических условиях // Радиобиология, 1988. Т. 28. Вып. 3. С. 356-361.

Быков В.А., Клязника В.Г., Зайко Л.Н., Морозов В.И. Состояние, перспективы сохранения и рационального использования дикорастущих лекарственных растений // Международ. конф.: Лекарственное растениеводство / Сб. науч. тр. М.: ВИЛАР, 2006. С. 10-17 (а).

Быков В.А., Конон Н.Т., Пучин В.М., Зайко Л.Н. Состояние и социально-экономические предпосылки развития лекарственного растениеводства и заготовок лекарственного сырья в России // Международ. конф.: Лекарственное растениеводство. Сб. науч. тр. М., ВИЛАР, 2006. С. 18-22 (б).

Вавилов Н.И. Проблема северного земледелия / Избр. тр. М.-Л., 1965. 622 с.

Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности у растений // Бот. журн. М.-Л.: Наука, 1974. Т. 59. № 16. С. 826-831.

Валькович А.А., Долгопятова М.Л., Хансон К.П. Молекулярные механизмы интерфазной гибели лимфоидных клеток. Сообщ.4: Влияние ионизирующей радиации и глюкокортикоидов на перенос глюкозы в клетки тимуса крысы // Радиобиология, 1981. Т. 21. Вып. 1. С. 14-17.

Валькович А.А., Хансон К.П. Влияние ионизирующей радиации и кортизола на синтез РНК в изолированных ядрах тимуса крыс при удалении и химической инактивации гормональных рецепторов // Радиобиология, 1981. Вып. 5. С. 762-764.

Василенко Т.Ф., Рубцова Л.Ю. Использование добавок из растений семейства Asteraceae для стимуляции воспроизводительной функции коров в условиях Севера // Международ. совещ. по фитоэкдистероидам. Программа и тезисы. Сыктывкар, 1996. С. 136-137.

Василенко Т.Ф., Рубцова Л.Ю., Пунегов В.В., Мишуров В.П. Использование муки из *Serratula coronata* L. для стимуляции воспроизводительной способности коров // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование: Матер. IX Международ. симпоз. по новым кормовым растениям. Сыктывкар, 1999. С. 33-34.

Васильева И.С., Пасешниченко В.А. Биологически активные изопреноиды растений, их биосинтез и значение в биотехнологии (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология, 1999. Т. 35. № 5. С. 521-535.

Васфилова Е.С. Закономерности внутривидовой изменчивости и экологические особенности представителей семейства кувшинковых (Nymphaeaceae Salisb.) на Среднем Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 24 с.

Венедиктов А.М., Дуборезова Т.А., Симонов П.А., Козловский С.Б. Кормовые добавки: Справочник. М.: Агропромиздат, 1992. 192 с.

Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова Я.И. Полезные растения Западной Сибири. Л., 1959. 347 с.

Володин В.В. Экдистероиды в интактных растениях и клеточных культурах: Автореф. дис. ... д.б.н. М., 1999. 49 с.

Володин В.В., Лукша В.Г., Дайнан Л. и др. Инокостерон и макистерон А из *Serratula coronata* L. // Физиология растений, 1998. Т. 45. № 3. С. 378-381.

Володин В.В., Ширшова Т.И., Бурцева С.А., Мельник М.В. Биологическая активность 20-гидроксиэкдизона и его ацетатов // Растительные ресурсы, 1999. Т. 35. Вып. 2. С. 76-81.

Волузнева Т.А. Изменчивость вегетационного периода у чечевицы // Бюл. Всесоюз. Ин-та растениеводства, 1976. Вып. 62. С. 61-66.

Воробьева В.Ф. Закономерности индивидуальной изменчивости структурных признаков астры однолетней // Интродукция и акклиматизация растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев, 1984. С. 55-59.

Выделение и анализ природных биологически активных веществ / Е.А. Краснов, Т.П. Березовская, Н.В. Алексеюк и др. Томск, 1987. С. 93-95.

Ганиев Ш.Г. Влияние экдистеронсодержащих экстрактов из *Serratula sogdiana* Bunge и *Rhponticum integrifolium* C. Winkl. на гусениц непарного шелкопряда // Растительные ресурсы, 1987. Т. XXIII. Вып. 4. С. 634-636.

Ганиев Ш.Г. Содержание экдизонов в некоторых растениях родов Serratula L. и Rhaponticum Ludw. // Растительные ресурсы, 1980. Т. XVI. Вып. 2. С. 193-198.

Генкина Т.Л. Технология и анализ таблеток экдистена // Химико-фармацевтический журн., 1993. № 3. С. 18-21.

Глызин В.И., Баньковский А.И., Мельникова Т.М. 3-О-метиловый эфир кверцетин из *Serratula inermis* // Химия природных соединений, 1972. № 3. С. 389-390.

Головко Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.

Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Тр. Центрально-черноземного государственного заповедника им. проф. В.В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. VII. 492 с.

Горизонтов П.Д., Белоусова О.И., Федотова М.И. Стресс и система крови. М.: Медицина, 1983. 240 с.

Гормональная регуляция размножения у млекопитающих / Под ред. К. Остина, Р. Шорта. М.: Мир, 1987. 305 с.

Гринцевич О.М. Лекарственные растения Западной области // Материалы к изучению естественных производительных сил западных областей. Смоленск, 1993. Вып. 3. С. 19-127.

Гродзинский А.М. Емалиі напрями іптродукціі рослин // Інтродукция та акклиматизація рослин, 1979. Вып. 14. С. 3-7.

Гродзинский А.М. Селекция и отбор в интродукции растений // Биологические закономерности изменчивости и физиология приспособленности интродуцированных растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. Черновцы, 1977. С. 40.

Дайнан Л. Стратегия оценки роли фитоэкдистероидов как детерентов по отношению к беспозвоночным-фитофагам // Физиология растений, 1998. № 3. С. 347-359.

Долгушин И.И., Бухарин О.В. Нейтрофилы и гомеостаз. Екатеринбург, 2001. 280 с.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1965. 423 с.

Дощинская Н.В., Березовская Т.Н., Серых Е.А. Лекарственные растения сибирской флоры как источники биологически активных соединений // Первая республиканская конференция по медицинской ботанике: Тез. докл. Киев, 1984. С. 121-122.

Дощинская Н.В., Березовская Т.Н., Серых Е.А. и др. Перспективные витаминоносные растения Сибири // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VII делегатского съезда Всесоюз. ботанического общества. Алма-Ата, 1988. С. 283.

Дюрягина Г.П. Разнокачественность семян у аконита бородатого // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов: Рефераты докладов IV Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1974. С. 263-265.

Еременко Л.Л. Морфологические особенности овощных растений в связи с семенной продуктивностью. Новосибирск: Наука, 1975. 470 с.

Ермакова О.В., Башлыкова Л.А. Изучение противолучевых свойств препарата Серпистен при хроническом облучении // Пятый съезд по радиационным исследованиям. Тез. докл. М., 2006. Т. 2. С. 37.

Жербин Е.А., Чухловин А.Б. Радиационная гематология. М.: Медицина, 1989. 175 с.

Жукова Л.А. Онтогенезы и циклы воспроизводства растений // Журн. общей биологии, 1983. Т. 44. № 3. С. 361-374.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИК «Ланар», 1995. 224 с.

Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишенев, 1980. 650 с.

Завадский К.М., Жердев Р.В. Проблема специализации в эволюционной теории. М., 1971. Ч. 1.

Зайнуллин В.Г. Генетические эффекты хронического облучения в малых дозах ионизирующего излучения. СПб.: Наука, 1998. 121 с.

Зайнуллин В.Г., Мишуров В.П., Пунегов В.В. и др. Биологическая эффективность двух кормовых добавок, содержащих экдистероиды *Serratula coronata* L. // Растительные ресурсы, 2003. Вып. 2. С. 95-103.

Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., 1973. 256 с.

Зайцева З.Д. Морфобиологическая изменчивость декоративных растений в связи с их интродукцией на Среднем Урале: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1974. 23 с.

Заплатин П.И. К антэкологии некоторых видов сложноцветных луговой степи Среднего Поволжья // Экология опыления растений: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1984. С. 25-33.

Зибарева Л.Н., Еремина В.И. Динамика содержания экдистероидов в видах рода Silene L., выращиваемых в Сибирском ботаническом саду (г. Томск) // Растительные ресурсы, 1996. Т. 32. Вып. 1-2. С. 106-110.

Иванова И.А. Морфофизиологическая характеристика семян *Baptisia australis* (L.) R. Br. // Биология семян интродуцированных растений. М.: Наука, 1985. С. 112-122.

Игнатьева И.П. О жизненном цикле стержневых и кистекорневых травянистых поликарпиков // Бот. журн., 1965. Т. 50. № 7. С. 903-916.

Илиева С. Валериана лекарственная // Лекарственные культуры. (Перевод с болгарского издания А. Литягина). София: Государственное изд-во «Земиздат», 1971. С. 32-49.

Ильин Б.Н., Борисова В.В., Ветух В.А. Отдаленные биологические эффекты комбинированного действия радионуклидов различной тропности. М.: Энергоатомиздат, 1991. 160 с.

Ильин М. М. Каучуконосность флоры СССР // Каучук и каучуконосы. М.-Л., 1953. Т.2. С. 9-104.

Ильинских Н.Н. Происхождение и судьба микроядер и микроядерный тест // Эколого-генетический мониторинг состояния окружающей среды. Караганда, 1990. С. 52.

Ильинских Н.Н., Ильинских И.Н., Некрасов В.Н. Использование микроядерного теста в скрининге и мониторинге мутагенов // Цитология и генетика, 1988. Т. 22. № 1. С. 67-72.

Инге-Вечтомов С. Г. Метаболизм стеринов и защита растений // Соросовский образов. журн., 1997. № 11. С. 16-21.

Истаманова Т.С. Очерки функциональной гематологии. Л.: Мед. лит., 1963. 230 с.

Кириллов Н.А. Морфологический анализ состояния иммунокомпетентных органов в условиях действия органических и минеральных биологически активных веществ: Автореф. дис. ... д.б.н. Нижний Новгород, 2001. 48 с.

Клегг П., Клегг А. Гормоны, клетки, организм. М.: Мир, 1971.

Климат Сыктывкара. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 190 с.

Климахин Г.И., Сергеев А.Ю., Макарова Н.В. Перспективы интродукции серпухи венценосной (*Serratula coronata* L.) в Московской области // Международ. конф. Лекарственное растениеводство / Сб. науч. тр. М.: ВИЛАР, 2006. С. 196-201.

Кляшторная Г.В. Особенности прорастания семян серпухи венценосной // Экологические проблемы семеноведения интродуцентов: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Рига, 1984. С. 52-53.

Козловская Л.В., Мартынова М.А. Учебное пособие по клиническим лабораторным методам исследования. М.: Медицина, 1975. 352 с.

Комиссаренко В.П., Минченко А.Г., Тролько Н.Д. Молекулярные механизмы действия стероидных гормонов. Киев: Здоров·я, 1986. 192 с.

Коновалов И.Н. Эколого-физиологическое и физиолого-биохимическое изучение растений при интродукции: о некоторых итогах и перспективах изучения интродуцируемых растений // Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции. Новосибирск, 1969. С. 5-24.

Конопля Е.Ф., Лукша Г.Л. Стероидные гормоны и геном клетки. Минск: Наука и техника, 1987. 143 с.

Коровин С.Е., Кузьмин З.Е. К вопросу о понятиях и терминологии в интродукции растений // Бюл. ГБС. М.: Наука, 1997. Вып. 175. С. 3-11.

Коровин С.Е., Кузьмин З.Е. О репатриации растений (понятия и терминология) // Бюл. Гл. ботан. сада. М.: Наука, 2004. Вып. 187. С. 46-49.

Коровин С.Е., Кузьмин З.Е. О терминах «расселение» и «переселение» растений // Бюл. Гл. ботан. сада. М.: Наука, 2000. Вып. 181. С. 49-52.

Краснов Е.А., Березовская Т.П., Алексюк Н.В. Выделение и анализ природных биологически активных веществ. Томск, 1987. С. 93-97.

Крылов Г.В. Травы жизни и их искатели. Новосибирск, 1972. 447 с.

Крылов П.Н. Род Серпуха – Serratula L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Т. 11. С. 2935-2937.

Кудрин А.Н. Фармакология с основами патофизиологии. М.: Медицина, 1977. 551 с.

Кузьмин В.И. Биология цветения и некоторые особенности строения цветка тарана дубильного (*Polygonum coriarum* Erig.) // Бот. журн., 1964. № 5. С. 725-731.

Культиасов М.В. О теоретических основах интродукции кормово-силосных растений природной флоры // Новые и малораспространенные кормово-силосные растения / Матер. четвертого Всесоюз. симпоз. по новым силосным растениям. Киев: Наукова думка, 1969. С. 15-25.

Куракина И.О., Булаев В.М. Экдистен – тонизирующее средство в таблетках по 0.005 г // Новые лекарственные средства. М., 1990. Вып. 6. С. 16-18.

Куркин В.А., Запесочная Г.Г. Терпеноиды корневищ *Rhodiola linearifolia* //Химия природ. соед., 1986. № 5. С. 643-644.

Кырге П.К., Эдлер А.К., Тимпманн С.К., Сиппет Э.К. Значение глюкокортикоидов в регуляции ресинтеза гликогена в послерабочем периоде и механизм их действия // Физиол. журн. СССР, 1982. Т. 68. № 10. С. 1431-1437.

Лафонт Р. Фитоэкдистероиды и мировая флора: разнообразие, распределение, биосинтез и эволюция // Физиология растений, 1998. Т. 45. № 3. С. 326-346.

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

Леопольд А. Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 494 с.

Лобин В., Дриш М., Бартлот В. Ботанические сады и биоразнообразие // Ботанические сады и сохранение биологического разнообразия. Обмен опытом (докл. и результаты проведенного в Грузии одноименного семинара с 23-28 мая 1889 г). Bundesmat fur naturschutz, 2001. С. 27-39.

Ляховкин А.Г., Ельцов Р.П. Генетическая изменчивость и корреляционные связи элементов структуры урожая и некоторых морфологических признаков в подвиде Japonica риса посевного (Oryza sativa) // Бюл. Всесоюз. Ин-та растениеводства, 1976. Вып. 62. С. 30-37.

Мамаев С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства Pinaceae на Урале: Автореф. дис. ... д.б.н. Свердловск, 1970. 53 с.

Мамаев С.А. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород / Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. Вып. 90. С .3-12.

Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II амплитуда изменчивости // Тр. Ин-та экономики растений и животных. Свердловск, 1969. Вып. 64. С. 3-38.

Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений / Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1975. Вып. 94. С. 114-118.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.

Маматханов А.У., Шамсутдинов М.-Р.И., Шакиров Т.Т. Получение экдистерона // Химия природных соединений, 1993. № 5. С. 601-605.

Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине. Саратов, 1991. 544 с.

Махнев А.К. Закономерности изменчивости и особенности внутривидовой структуры у берез секции Albe на Урале в связи с широтной зональностью // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений / Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 94. Свердловск, 1975. С. 15-91.

Методика исследований при интродукции лекарственных растений. Сер. «Лекарственное растениеводство». М., 1984. Вып. 3. 32 с.

Методика фенологических наблюдений в Ботанических садах СССР // Бюл. ГБС. М.: Наука, 1979. Вып. 113. С. 3-8.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1980. 64 с.

Мирошниченко Е.Я. Причины внутривидового полиморфизма *Poa pratense* L. // Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск, 1973. С. 27-32.

Мишуров В.П. Биологические основы введения в культуру новых видов кормовых растений в Европейской среднетаежной провинции СССР: Автореф. дис. ... д.б.н. Л., 1986. 31 с.

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

Мишуров В.П. Итоги интродукции кормовых растений и пути дальнейших исследований // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование. Сыктывкар, 1990. С. 126-128.

Мишуров В.П. Внутривидовая изменчивость горца Вейриха и горца итурупского. Л., 1984. 136 с.

Мишуров В.П. Объем и содержание понятия «интродукция растений» // Совет бот. садов России, 1994. Вып.2. С. 52-56.

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). СПб.: Наука, 1999. Т. 1. С. 110-114.

Мишуров В.П., Портнягина Н.В. Лекарственные растения // Агробиологические ресурсы Республики Коми и их рациональное использование. Сыктывкар, 1999. С. 167-170.

Мишуров В.П., Портнягина Н.В., Рубан Г.А. Интродукция серпухи венценосной на Севере // Интродукция растений на европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, 1995. С. 91-100. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 140).

Мишуров В.П., Портнягина Н.В., Рубан Г.А. Посевные качества и сроки хранения семян серпухи венценосной // Особенности развития и прорастания семян интродуцентов: Тез. докл. X совещания по семеноведению интродуцентов. Чебоксары, 1994. С. 22.

Мишуров В.П., Рубан Г.А., Скупченко Л.А. Биологические особенности и оптимальные нормы высева серпухи венценосной в Республике Коми // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования: Тез. докл. II Междунар. симпоз. Пущино, 1997. Т. 5. С. 761-762.

Мишуров В.П., Скупченко Л.А., Начальные этапы органогенеза серпухи венценосной – *Serratula coronata* в условиях Коми республики // Селекция, экология, технология возделывания и переработки нетрадиционных растений / Матер. IV Международ. науч.-производственной конф. (11-17 сентября 1995 г., Алушта). Симферополь, 1996. С. 50-51.

Мозгов И.Е. Фармакологические стимуляторы в животноводстве. М.: Колос, 1964. 367 с.

Москалев А.А., Шапошников М.В., Зайнуллин В.Г., Пунегов В.В. Влияние экдизонсодержащих препаратов растительного происхождения на продолжительность жизни линий *Drosophila melanogaster* в зависимости от генотипа // Успехи геронтол., 2006. Вып. 19. С. 33-35.

Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М., 1973. 279 с.

Никитин В.Н. Атлас клеток крови сельскохозяйственных и лабораторных животных. М., 1949. 120 с.

Николаева М.Г. Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 483 с.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 346 с.

Новосельская И.Л. Фитоэкдизоны растений рода Serratula: Автореф. дис. ... Ташкент, 1976. 23 с.

Новосельская И.Л., Горовиц М.Б., Абубакиров Н.К. Фитоэкдистероиды *Serratula coronata* L. // Химия природных соединений, 1981. № 5. С. 668-669.

Новые перспективные силосные растения в Коми АССР / К.А. Моисеев, П.П. Вавилов, Е.С. Болотова, В.А. Космортов. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1963. 240 с.

Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. С. 230.

Овчаров К.Е. Физиологические основы всхожести семян. М.: Наука, 1969. 280 с.

Овчаров К.Е., Кизилова Е.Г. Разнокачественность семян и продуктивность растений. М., 1966. 160 с.

Осинская А.Ф., Саад Л.М., Холодова Ю.Д. Антирадикальные свойства и антиокислительная активность экдистерона // Украинский биохим. журн., 1992. Т. 64. Вып. 2. С. 114-117.

Павлов И.П. Избранные труды. М., 1951. 616 с.

Панкова И.А. Травянистые С-витаминоносы // Труды Ботанического института АН СССР: Растительное сырье. М.-Л., 1949. Вып. 2.

Парфенова Т.М., Сарычева З.А. Биологические особенности всхожести семян у некоторых видов растений семейств сложноцветных и колокольчиковых // Полезные растения природной флоры и использование их в народном хозяйстве: Сб. науч. тр. Киев: Наукова думка, 1980. С. 70-74.

Пасешниченго В.А. Растения – продуценты биологически активных веществ // Соросовский образов. журн., 2001. Т. 7. № 8. С. 13-19.

Патент 2028806, Россия, МНИ[6] А01К67/02. Способ регуляции воспроизводительной способности коров / Т.Ф. Василенко, Н.Е. Кочанов, А.А. Патрушев. Опубл. 20.02.95.

Патент 2054267, Россия, МНИ[6]. Кормовая добавка для сельскохозяйственных животных / Е.Д. Гольдберг, Е.Н. Амосова, Т.Г. Харина и др. Опубл. 20.02.96.

Патент 2099963, Россия МКИ[6] А23 К1/100 Способ регуляции воспроизводительной способности коров / Т.Ф. Василенко, Л.Ю. Рубцова, В.П. Мишуров. Опубл. 27.12.97.

Патент 2138509, Россия, МКИ6 А61К 35/78. Способ получения экдистероидов растения рода Serratula α-экдизона, β-экдизона и инокостерона / В.В. Пунегов, В.П. Мишуров, Е.Н. Никитина; Институт биологии Коми научного центра УрО РАН; № 97121539; Заяв. 22.12.97; Опубл. 27.09.99. Бюл. № 27.

Перспективы интродукции серпухи венценосной на Север / В.П. Мишуров, Г.А. Рубан, Н.В. Портнягина, Л.А. Скупченко // Матер. первого Международ. симпоз. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования: Тез. докл. Пущино, 1995. С. 399-401.

Плотников М.Б., Зибарева Л.Н., Колтунов А.А. и др. Гемореологические свойства экдистероидов из некоторых растений, содержащих экдистероиды // Растительные ресурсы, 1998. Т. 37. Вып. 1. С. 91-96.

Плотников М.Б., Зибарева Л.Н., Колтунов А.А. и др. Гемореологические свойства экстрактов из некоторых растений, содержащих экдистероиды // Растительные ресурсы, 1998. Т. 34. Вып. 1. С. 91-97.

Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 350 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.

Полезные дикорастущие растения Молдавии / Т.С. Гейдман, Б.И. Иванова, С.И. Ляликов, Л.П. Николаева. Кишинев, 1962. 416 с.

Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника, 1960. Т. 2. С. 9-19.

Постников Б.А. Сроки хранения и посевные качества семян марального корня // Биология семян интродуцированных растений. М.: Наука, 1985. С. 99-102.

Протасова Т.Н. Гормональная регуляция активности ферментов. М.: Медицина, 1975.

Пунегов В.В., Мишуров В.П., Зайнуллин В.Г. и др. Серпуха венценосная – новый возобновляемый сырьевой ресурс при производстве кормовых добавок для птиц и животных // Матер. 1-й Международ. науч.-практ. конф. «Растительные ресурсы для здоровья человека (возделывание, переработка, маркетинг)». М.-Сергиев Посад, 2002. С. 37-40.

Пунегов В.В., Савиновская Н.С. Метод внутреннего стандарта для определения экдистероидов в растительном сырье и лекарственных формах с помощью ВЭЖХ // Растительные ресурсы, 2001. Т. 37. Вып. 1. С. 97-102.

Пунегов В.В., Савиновская Н.С., Мишуров В.П. и др. Ресурсосберегающая кормовая добавка для цыплят-бройлеров с фитоэкдистероидами растения *Serratula coronata* L. // Матер. науч.-практ. конф. «Внедрение ресурсосберегающих технологий в сельскохозяйственном производстве». Новокузнецк, 2001. С. 29-30.

Пунегов В.В.. Мишуров В.П., Никитина Е.Н., Коснырева И.В. Особенности технологии получения экдистероидов растения *Serratula coronata* L. методом твердофазной экстракции // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования: Матер. докл. второго Международ. симпозиума. Пущино, 1997. Т. 2. С. 79-81.

Пшеничнов Р.А., Пашин Ю.В., Захаров И.А. Современные тест-системы выявления мутагенов в окружающей среде. Свердловск, 1990. 136 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. и-та АН СССР, 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7-204.

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.-Л., 1960. Т. 2. С. 20-40.

Ракин А.О. Сочетанное действие гамма-излучения и тория на генеративные клетки самцов мышей СВА // Сочетанное действие факторов радиационной и нерадиационной природы на растительные и животные организмы. Сыктывкар, 2000. С. 45-53. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 164).

Ракин А.О., Башлыкова Л.А. Результаты цитогенетического мониторинга мышевидных грызунов из района аварии на Чернобыльской АЭС // Воздействие радиационного загрязнения на наземные экосистемы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС (1986-1996 гг.). В 2-х т. Т. 1. Сыктывкар, 1996. С. 113-122. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 145).

Рамайя Л.К., Померанцева М.Д. Методы оценки генотоксической активности некоторых химических соединений в половых клетках млекопитающих // Объем и методы генотоксической оценки и побочных эффектов биологически активных веществ: Всесоюз. симпоз. 22-26 мая 1989 г. Тез. докл. Л., 1989. С. 81.

Рапонтик сафлоровидный в культуре на европейском Северо-Востоке (эколого-физиологические исследования) / Т.К. Головко, Е.В. Гармаш, С.В. Куренкова и др. Сыктывкар, 1996. С. 92-94.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; семейство Asteraceae (Compositae). СПб., 1993. 352 с.

Ревина Т.А., Карначук Р.А., Тайлашева Т.Я. Динамика содержания экдистерона в надземной части *Serratula coronata* L. и влияние на него света разного спектрального состава // Растительные ресурсы, 1986. Т. 11. Вып. 1. С. 70-72.

Робежниек А.Я. Агротехника и экономическая оценка горца Вейриха // Новые силосные растения: Матер. III симпоз. по новым силосным растениям. Сыктывкар, 1965. С. 302-307.

Розен В.Б., Смирнов А.И. Рецепторы и стероидные гормоны. М.: МГУ, 1981. 181 с.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: ИЛ, 1953. С. 294 - 296.

Ротов Р.А. К вопросу о внутривидовой экологической дифференциации растений. Бюл. Глав. ботан. сада, 1974. Вып. 94. С. 47-50.

Рубин Б.А. Закономерности биохимической изменчивости растений в связи с проблемой акклиматизации // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 6, 1957. Вып. 5. С. 50-58.

Руководство по краткосрочным тестам для выявления мутагенных и канцерогенных химических веществ. Гигиенические критерии состояния окружающей среды 51. ВОЗ. Женева, 1989. 212 с.

Рыбалко К.С., Пакалн Д.А., Евстратова Р.И., Шретер А.И. Перспективы выявления растений, содержащих сесквитерпеновые лактоны: растения подтрибы Centaureinae O. Hoffm. сем. Asteraceae Dum. // Растительные ресурсы, 1975. Т. 11. Вып. 1. С. 131-144.

Саад М.Л. Серпуха венценосная (*Serratula coronata* L.) как перспективный источник фитоэкдистероидов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1993. 25 с.

Савченко О.В. Антитоксические свойства биологически активной добавки Детоксал: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Владивосток, 1999. 24 с.

Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л., 1984. 223 с.

Семенихин И.Д., Муш Н.Н. Совместные посевы валерианы с некоторыми однолетними лекарственными культурами // Растительные ресурсы, 1974. Т. 10. Вып. 2. С. 229-233.

Сергеев П.В. Стероидные гормоны. М.: Наука, 1984. 160 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1962. 391 с.

Серединин С.Б., Бадыштов Б.А., Никитина М.М., Розен В.Б. Изменение содержания кортикостерона в плазме инбредных мышей после стрессового воздействия // Бюл. ФЭСперим. биол. и мед., 1982. Т. 94. № 8. С. 36-37.

Серпуха венценосная (*Serratula coronata* L.) – новая кормовая культура / Т.Г. Харина // Международ. науч.-практ. конф. «Интродукция нетрадиционных и редких сельскохозяйственных рас-

тений». Ульяновск, 24-28 июня 2002 г.: Матер. конф. Т. 1. Ульяновск, 2002. С. 283-285.

Синягин И.И. Площади питания растений. М.: Россельхозиздат, 1970. 232 с.

Скворцов А.К. Интродукция растений и ботанические сады: размышления о прошлом, настоящем и будущем // Бюл. ГБС, 1996. Вып. 173. С. 4-16.

Скворцов А.К. Научно-методические основы интродукции. Интродукция растений и ботанические сады // Формирование устойчивых интродукционных популяций. М.: Наука, 2005. С. 5.

Скупченко Л.А., Мишуров В.П., Рубан Г.А. Морфологические особенности генеративных органов серпухи венценосной, интродуцированной в Республику Коми // Интродукция на европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, 1997. С. 77-87. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 150).

Смирнов В.А., Корнейчук В.А. Гречиха и климат. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 69 с.

Смирнова Н.Г. Характеристика семян обменного фонда Главного Ботанического сада АН СССР // Биология семян интродуцированных растений. М.: Наука, 1985. С. 29-35.

Справочник по кормовым добавкам / Сост. Н.В. Редько, А.Я. Антонов. Под ред. К.М. Солнцева. Минск: Ураджай, 1990. 397 с.

Станева-Стойчева Д., Стойчев Ц. Лекарственные взаимодействия. Ташкент: Ибн-Сина, 1990. 303 с.

Стекольников Л.Н., Литвинова Т.П., Игнатьева Н.С. Биологические стимуляторы растительного и животного происхождения. М.: Знание, 1975. 40 с.

Степанов Э.В. Биологическая полезность лесов Салаирского кряжа, вопросы их охраны и комплексного использования // Охрана горных ландшафтов Сибири. Новосибирск, 1973. С. 108-119.

Степанюк Г.Я., Харина Т.Г. Серпуха венценосная как источник получения биологически активных веществ // Новые лекарственные препараты из растений Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Томск, 1989. Т. 2. С. 167.

Стратегия ботанических садов по охране растений / Под ред. чл.-корр. РАН Л.Н. Андреева. 1994. 61 с.

Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. М.: Красная звезда, 2003. 32 с.

Строна И.Г. Общее семеноведение полевых культур. М., 1966. 464 с.

Судзиловский Ф.В., Грицюк Т.В. Влияние повышенной мышечной деятельности на физическое развитие и морфофункциональные показатели выносливости сердца неполовозрелых крыс в условиях применения фитопрепаратов // Морфология, 1996. № 1. С. 32-35.

Сыров В.Н. Сравнительное изучение анаболической активности фитоэкдизонов, их 6-кетоаналогов и неробола в организме экспериментальных животных: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Ташкент, 1979.

Сыров В.Н., Айзиков М.И., Курмуков А.Г. Влияние экдистерона на содержание белка, гликогена и жира в печени, сердце и мышце белых крыс // Докл. АН УзбССР, 1975. № 8. С. 37-38.

Сыров В.Н., Курмуков А.Г. // Докл. АН УзбССР, 1975. № 4. С. 45-46.

Сыров В.Н., Курмуков А.Г. Об анаболической активности фитоэкдизона экдистерона, выделенного из *Rhaponticum carthamoides* (Willd) Iljin // Фармакология и токсикология, 1976. Т. 39. № 6. С. 690-693.

Тахтаджян А.Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития // Журн. общ. биол., 1965. № 4. С. 385-395.

Ташмухамедова М.А., Алматов К.Т., Хушбактова З.А. Влияние фитоэкдистероидов и стераноболов на активность и стабильность мембраносвязанных ферментов митохондрий печени при экспериментальном гепатите // Вопросы мед. химии, 1986. Т. 32. № 1. С. 81-84.

Телятьев В.В. Полезные растения Центральной Сибири. Иркутск, 1985. 381 с.

Тимофеев Н.П. Жизнедеятельность экдистероидосодержащих растений *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* в условиях искусственного ценоза // Международ. конф. «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке». Сыктывкар, 2001. С. 340-342.

Тимофеев Н.П., Ивановский А.А. Анаболический эффект малых доз препаратов рапонтика // Международное совещание по фитоэкдистероидам. Программа и тезисы докладов. Сыктывкар, 1996. С. 133.

Тихонов В.И. Организация осевых систем надземной части многолетних растений // Ботан. журн., 1979. Т. 64. № 5. С. 740-750.

Ткаченко К.Г. Семенная продуктивность и качество семян у некоторых видов рода Heracleum L., интродуцированных в Ленинградскую область // Растительные ресурсы, 1985. Т. 24. Вып. 3. С. 309-315.

Ткаченко К.Г., Горкалова И.А., Смирнов Ю.С. Особенности латентного периода некоторых видов флоры Дальнего Востока. Межпопуляционные аспекты: Матер. второй Международ. науч. конф. СПб., 1999. С. 384-387.

Тодоров И.Н., Митрохин Ю.И., Ефремова О.И., Сидоренко Л.И. Влияние экдистерона на биосинтез белков и нуклеиновых кислот в органах мышей // Химико-фармацевтический журн., 2000а. Т. 34. № 9. С. 3-5.

Тодоров И.Н., Митрохин Ю.И., Ефремова О.И., Сидоренко Л.И. Действие ФЭСтрактов левзеи сафлоровидной на биосинтез РНК и белков в органах мыши // Химико-фармацевтический журн., 2000б. Т. 34. № 9. С. 24-26.

Токсикологический вестник, 1995. № 4. 36 с.

Уранов А.А. Возрастной спектор фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки, 1975. № 2. С. 7-33.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы, 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 62-77.

Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3-8.

Урываева И.В., Делоне Г.В., Смирнов Л.Д. Изучение мутагенных и модифицирующих свойств эмоксипина с помощью анализа микроядер в клетках печени // Изв. РАН. Сер. Биологич., 1996. № 1. С. 5-9.

Фактор В.М., Елисеева Н.А., Тамахина А.Я. Влияние алкилирующего канцерогена дипина на пролиферацию, уровень развития полиплоидии и образование микроядер в популяции исходных и вновь образованных гепатоцитов // Изв. РАН. Сер. Биологич., 1992. № 6. С. 821-834.

Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 269 с.

Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с.

Федоров А.А., Кирпичинков М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 301 с.

Федоров А.А., Кирпичинков М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 349 с.

Фитоэкдистероиды. Под ред. В.В. Володина. СПб., 2003. 293 с.

Фитоэкдистероиды и мировая флора: разнообразие, распределение, биосинтез и эволюция // Физиология растений, 1998. Т. 45. № 3. С. 326-346.

Флора Киргизской ССР. Т. XI. Сем. Сложноцветные. Фрунзе, 1965. С. 369-381.

Флора Красноярского края. Вып. X. Asteraceae (Compositae). Томск, 1980. С. 91.

Фомовская Г.Н., Бердышев А.Г., Холодова Ю.Д. Иммуномодуляторный эффект экдистеронов // Украинский биохимический журн., 1992. Т. 64. № 2. С. 56-61.

Фонштейн Л.М., Золоторева Г.Н., Ревазова Ю.А. Некоторые аспекты исследования модификации мутагенных эффектов лекар-

ственных веществ // Наследственность человека и окружающая среда. М.: Наука, 1984. С. 142-155.

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Морфологические особенности и посевные качества семян *Rhodiola rosea* L. // Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1994. Вып. 140. С. 43-57.

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на европейском Северо-Востоке. Екатеринбург, 1998. 189 с.

Хансон К.П. Молекулярные механизмы интерфазной гибели лимфоидных клеток // Радиобиология, 1979. Т. 19. Вып. 6. С. 810-814.

Харборн Дж. Введение в биологическую биохимию. М.: Мир, 1985. С. 127-131.

Харина Т.Г. Возрастной состав ценопопуляций *Serratula coronata* на юге Томской области // Растительные ресурсы, 1988. Т. 24. Вып. 3. С. 362-365.

Харина Т.Г. Эколого-биологические особенности серпухи венценосной в связи с интродукцией в Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1990. 15 с.

Харина Т.Г., Удалова Л.А. К биологии цветения и плодоношения серпухи венценосной // Репродуктивная биология интродуцированных растений: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по семеноведению интродуцентов. Умань, 1991. С. 224.

Харина Т.Г., Швыдкая Н.В. Онтогенетический аспект в изучении лекарственных растений в целях интродукции // Международ. науч. конф. «Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: Вопросы теории и практики». Ч. 2. Краснодар, 1993. С. 427-430.

Холодова Ю.Д. Фитоэкдизоны – биологически активные полигидроксилированные стерины // Украинский биохимический журн., 1979. Т. 51, № 5. С. 560-575.

Холодова Ю.Д. Фитоэкдистероиды // Биохимия животных и человека. Киев, 1987. Вып. 11. С. 27-40.

Хржановский В.Г. Морфогенетика как основа филогении и таксономии покрытосеменных // Докл. ТСХА, 1966. Вып. 118. С. 127-133.

Чабанный В.Н., Левицкий Ю.И., Губский Ю.Д. Генопротекторный эффект препаратов на основе экдистероидов при отравлении крыс тетрахлорметаном и хлорофосом // Украинский биохимический журн., 1994. № 5. С. 67-77.

Чадин И.Ф. Экдистероидосодержащие растения европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2001. 25 с.

Шабадаш А.Л. Гликоген крови как дифференциальный гематологический признак // Докл. АН СССР, 1949. Т. 18. № 2. С. 389-392.

Шалаева О.В. Внутривидовая изменчивость костреца безостого в Республике Коми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1998. 24 с.

Шапошников М.В., Зайнуллин В.Г. Влияние экдистероидной диеты на окукливание экдизон-дефицитных мутантов Drosophila melanogaster// Радиоэкологические и биологические последствия низкоинтенсивных воздействий. Сыктывкар, 2003. С. 302-308. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 172).

Шевченко В.А., Померанцева М.Д. Генетические последствия действия ионизирующих излучений. М.: Наука, 1985. 279 с.

Шелаева Н.Ю. Изменчивость и экзогенная регуляция биопродуктивности сортов мяты перечной при интродукции в среднетаежную подзону: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2000. 22 с.

Ширшова Т.И., Бурцева С.А., Пшунетлева Е.А. Липидный состав и антибиотическая активность культур клеток экдистероидсодержащих растений *Leuzea carthamoides* (Willd.) DC., *Serratula coronata* L. и *Ajuga reptans* L. // Растительные ресурсы, 1999. Т. 35. Вып. 3. С. 97-104.

Шишкина Л.Н, Кушпирева Е.В., Володин В.В. Исследование антиоксидантных свойств 20-гидроксиэкдизона в модельных системах // Международ. совещ. по фитоэкдистероидам. Программа и тезисы докладов. Сыктывкар, 1996. С. 126.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: (Теория стабилизирующего отбора). Л., 1946. 396 с.

Шохина Н.К. Прорастание семян видов рода Hierochloë // Биология семян интродуцированных растений. М.: Наука, 1985. С. 92-96.

Шретер А.И. Лекарственная флора Советского Дальнего Востока. М., 1975.

Экдистероиды растений семейства Asteraceae / В.В. Володин, В.П. Мишуров, Н.А. Колегова и др. Сыктывкар, 1993. 20 с. – (Научные доклады / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 319).

Яблоков А.С. Лесное семеноводство и селекция // Лес и степь, 1951. № 6. С. 19-26.

Яцук Я.К., Ляшенко С.С. Флавоноиды *Serratula inermis* // Химия природных соединений, 1969. № 1. С. 54.

Яцук Я.К., Сегаль Г.М. О выделении экдистерона // Химия природных соединений, 1970. № 2. С. 281.

Ashmore J., Morgan. Metabolic effects of adrenal glucocorticoid hormones. Carbohydrate, protein, lipid and nucleic acid metabolism // A.B. Eisenstein. Adrenal cortex. 1967. P. 249-267.

Awoniji C.A., Roberts D., Rao Veeramachaneni D.N. et al. Reproductive sequelae in female rats after in utero and neonatal exposure to the phytoestrogen genistein. Fertil Steril., 1998. Vol. 70. P. 440-447.

Batholi M., Szendrei K., Herke I. Application of combined chromatographic techniques in screening and purification of ecdysteroids // Chromatographia, 1986. Vol. 21. № 4. P. 234-238.

Baxter J.D. Glucorticoid hormone action // Pharmacology and theraputics. 1976. Vol. 2. P. 605-659.

Bellavice S.L., Sanz E.G., Vermuth N.I., Blanco A. Effect of sexual steroids upon ontogene of alfa amilase of rat parotic gland // Mol. and Cell Biochem., 1982. Vol. 44, № 2. P. 65-69.

Benito M., Lorenzo M., Medina J. Relationship between lipogenesis and glycogen synthesis in maternal and foctal tissues during late gestation in the rats// Biochem. J., 1982. Vol. 204, № 3. P. 865-868.

Bergamasco R., Horn D.H.C. The biological activites of ecdysteroids and ecdysteroid analogus // Developments in Endocrinology. Vol.7: Progress in Ecdysine Researh / Ed. by J.A. Hoffman. Amsterdam, 1980. P. 299-324.

Bergamasco R., Horn D.H.S. Distribution and role of insect hormones in plant // Invertebrate Endocrinology. Vol. 1: Endocrinology of Insects / Ed. by R.J.H. Downer, H.N.Y. Laufer, A.R. Liss, 1983. P. 627-654.

Biskoff E.V., Livingston A.L., Hendrickson, Booth A.W. Relative potencies of several estrogene-like compounds found in forages. Agric Food Chem., 1962. Vol. 10. P. 410-412.

Bohlmann F., Czerson H. Uber die Inhaltsstoffe von Serratula wolfii Andrae // Chem. Ber., 1976. Jg. 109, H. 6. S. 2291-2295.

Bohlmann F., Rode K.M., Waldau E. Polyacetylenverbindungen: Uber die ersten pflanzlichen Polyinglykoside // Chem. Ber., 1967. Jg. 100, H. 6. S. 1915-1926.

Bortwick N.M., Beil P. Early glucocorticoid-dependent stimulation of RNA polymerase B in rat thymus cells // FEBS Lett., 1975. Vol. 60, № 2. P. 396-399.

Burroughs C.D., Mills K.T. Bern H.A. Reproductive abnormalities in female mice exposed neonatally to various doses of coumestrol. J. Toxicol Environ Health., 1990. Vol. 30. P. 105-122.

Coward L., Barnes N., Setchell K., Barnes S. Genistein, diadzein and their beta-glycoside conjugates-antitumor isoflavones in soybean foods from American and Asian diets. J. Agric Food Chem., 1993. Vol. 41. P. 1961-1967.

Detmar M., Dumas M., Bonte F., Meybeck A.Effects of ecdyserone on the differentiation of normal human kertioncytes in vitro // Eur. J. Dermatol., 1994. № 4. P. 558-562.

Dougherty T.F. Effects of hormone on lymphatic tissue // Physiol. Rev., 1952. Vol. 32, № 4. P. 379-401.

Farnesworth N.R., Bingel A.S., Cordell G.A. et al. Potential value of plants as sources of new antifertility agents. J. Pharm Sci., 1975. Vol. 7. P. 717-754.

Finlay E.M.,Wilson D.W., Aldercreutz H., Griffiths K. The identification and measurement of phytoestrogens in human saliva, plasma, breast aspirate or cyst fluid and prostatic fluid using gas chromatography-mass spectrometry. Endocrinology, 1991. Vol. 12. Suppl. 49 p.

Folman Y., Pope G. Effect of norethisterone acetate dimethylstilboestrol, genistein and coumestrol on uptake of 3H-oestradiol by uterus vagina and skeletal muscle of immature mice. J. Endocrinol., 1969. Vol. 44. P. 213-218.

Fredricks G.R., Kincaid R.L., Bondioli K.R., Wright R.W. Ovulation rates and embryo degeneracy in female mice fed the phytoestrogen coumestrol. Proc Soc Biol Med., 1981. Vol. 167. P. 237-241.

Frey A., Seifort K.H. Glucocorticoids directly affects the synthesis of ribosomal RNA in rat liver cells // Mol. and Cell. Endocrinol., 1982. Vol. 28, № 2. P. 161-172.

Gehrke L., Bast R.F., Glan J. An analysis of rates of polypeptide chain elongation in avian liver explants following in vivo estrogen treatment // J. Biol. Chem., 1981. Vol. 8, № 22. P. 5143-5155.

Grater J.W., Nalbandov A.V. Peripheral estrogen levels during the laying cycle of the hen // Biol. Reprod., 1976. Vol. 14. P. 109-114.

Heddle J.A. A rapid in vivo test chromosomal damage // Mutat ion Research, 1973. Vol. 18. № 2. P. 187-190.

Haldane J.B.S. The Measurement of variation. Evolution, 1955, Vol. IX, № 4, P. 484-485.

Hochberg R.B., Pahuija S.Z., Zielnski J.E., Larner J.M. Steroidal patty asid esters // J. Steroid Biochem. Mol., 1991. Vol. 40. № 3. P. 577-583.

Jeh I.K., Aloia I.F. Reevaluation of the effect of glucocorticoids on the intestinal calcium absorption in the rat // Calcified Tissue Int., 1982. Vol. 34. Suppl. 1. P. 24.

Jellinck P.H., Newcombe A.M. Induction of uterine peroxidase correlation with estrogenic activity//J. Steroid Biochem., 1977. Vol. 8. P. 1193.

Jiamazaki Y. Effect of ipriflavone on the response of the uterus and thyroid to estrogen. Lancet., 1993. Vol. 342. P. 1209-1210.

Kastern W.N., Christmann J.L., Eldridge J.D., Mullinix K.P. Estrogen regulates the namber of RNA polymerase II molecules in rooster liver // Biochim. Biopys. Acta, 1981. Vol. 653, № 2. P. 259-270.

Katzenellenbogen B.S., Gorski J. Estrogen action on syntesis of macromolecules in target cells // Biochemical Actions of Hormones. N.-Y., 1975. Vol. 3. P. 187-243.

Keeping H.S., Newcombe A.M., Jellinck P.H. Modulation of estrogen-induced peroxidase activity in the rat uterus by thyroid hormones // J.Steroid Biochem., 1982. Vol. 16. P. 45-49.

Kholodova Yu., Mishunin I. Phytoecdysteroids – insect moulting hormones of different structure in Serratula L. species // Colloquia Pflanzenphysiol. der Humboldt, 1985.

Kitts W.D., Newsome F.E., Runeckles VOL.C. The tstrogenic and antiestrogenic effects of coumestrol and zerananol on the immature rat uterus. Can. J. Anim. Sci., 1983. Vol. 63. P. 823-824.

Koolman J. Ecdysteroids // Zool. science, 1990. № 7. P. 563-580.

Martin P.M., Horwitz K.B., Rujan D.S., McGuire W.L. Phytoestrogen interaction with estrogen receptors in human breast cancer cells. Endocrinology, 1972. Vol. 52. P. 299-310.

McKnight S.G., Pennequin P., Schimke R.T. Induction of ovalbumine mRNA sequences by astrogen and progesteron in chick oviduct as meashured by hybridization to complementary DNA//J. Biol. Chem., 1975. Vol. 250. P. 8105-8110.

Miyazaki K., Miyamoto E., Maeyama M., Uchido M. Specific regulation by steroid hormones of protein kinases in the endometrium // Eur .J. biochem., 1980. Vol. 104. P. 535-542.

Mondy N., Caissa C., Pitoizet N., Delbegue J.-P., Corio-Costet M.-F. Effects of the ingrestion of Serratula tinctoria ecstracts, aplan containing phytoecdysteroides on the development of the vineyard pest Lobecia botrana (Lepidopsida: Fortricidae) // Archives of Jnsect Biochemistry and Physiology, 1997. Vol. 35. P. 227-235.

Nicholas T.E., Lugg M.A. The phisiological significance of 11 β-hydroxysteroid dehydrogenase in the rat lung // J.Steroid Biochem., 1982. Vol. 17, № 11. P. 113-118.

Odedra B.R., Millward D.I. Effects of corticosterone treatment on muscle protein turniver in adrenalectomized rats and diabetic rats maintained on insulin // Biocem. J., 1982. Vol. 204, № 3. P. 663-672.

Pennequin P., Robins D.M., Schimke R.T. Regulation of translation of ovalbumin messenger RNA by estrogen and progesteron in oviduct of withdrawn chicks // Eur. J. Biocem., 1979. Vol. 90. P. 51-58.

Roper M., Franz I.M. Glucocorticoid control of the development of tryptophan oxygenase in the young rat // J. Biol. Chem., 1977. Vol. 252, № 12. P. 4354-4360.

Roth J., Le Roith D., Shilvach J., Rabinivitz Ch. Hormones and other messenger molecules: an approach to unity // Proc. 11th Ann. Meet. Found. Biochem. Endocrinol. Rehovot, 2007 Oct., 1983. N.-Y.-L., 1984. P. 71-87.

Seaver S.S., Skafar D.F. Effects of serial hormone treatments on egg white protein synthesis. Futher evidence of translational regulation // J. Steroid Biochem., 1984. Vol. 14. P. 737-743.

Shutt D.A., Cox R.L. Steroid and phytoestrogen binding to sheep uterine receptors *in vitro*. J. Endocrinol., 1972. Vol. 52. P. 299-310.

Shutz G., Beato M., Feigelson P. Messenger RNA for hepatic tryptophan oxygenase: Its partial purification, its translation in a heterologous cell-free system and its control by glucocorticoid hormones // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1973. Vol. 70, № 4. P. 1218-1221.

Slama K., Lafont R. Jnseft hormonis-ekdysteroids: their preence and action vertebrats // Eur. J. Entomol., 1995. Vol. 92. P. 355-377.

Soares E.R., Sheridan W., Segall M. Increased frequencies of aberrant sperm as indicators of mutagenic damage in mice // Mutat ion Research, 1979. Vol. 64. № 1. P. 27-35.

Stitch S.R., Toumba J.K., Groen M.B. et al. Excretion, isolation and structure of a phenolic constituent of female urine. Nature, 1980. Vol. 287. P. 738-740.

Tchernitchin A. The role of eosinophil receptors in the nongenomic response to oestrogens in the uterus // J. Steroid Biochem., 1979. Vol. 11. P. 417-424.

Tucker J.D., Preston R.J. Chromosome aberrat ions, micronuclei, aneuploidy, sister chromatid exchanges, and cancer risk asseaament // Mutation Research, 1996. Vol. 365. P. 147-159.

Univerzitat zu Berlin, 1985. № 9. P. 56-57.

Waters A.P., Knowler J.T. Effect of a lignan on RNA synthesis in the rat uterus. J. Reprod. Fertil., 1982. Vol. 66. P. 379-381.

Whelly S.M., Barker K.L. Regulatin of peptide elongation reaction on uterine ribisomes by estrogen // J. Steroid Biochem., 1982. Vol. 16. P. 495-501.

Whitten P.L., Russel E., Naftolin F. Effects of normal, human-concentration, phytoestrogen diet on rat uterine growth. Steroids, 1992. Vol. 57. P. 98-106.

Научное издание

ИНТРОДУКЦИЯ *SERRATULA CORONATA* L.
НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Рекомендовано к печати ученым советом Института биологии Коми научного центра УрО РАН

Редактор О.П. Сыромолотова
Оригинал-макет Е.А. Волкова

Лицензия № 0047 от 10.01.1999.

Компьютерный набор. Подписано в печать 18.12.2008. Формат $60\times90^{1}/_{16}$.
Бум. офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.0 + вклейка.
Уч.-изд. л. 12.0. Тираж 300. Заказ № 54.

Информационно-издательский отдел Коми научного центра УрО РАН.
167982, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.

Серпуха венценосная в первый год жизни в фазе всходов на 16 августа (весенний посев).

Растения третьего года жизни в фазе вегетации (передний план) на 10 июня.

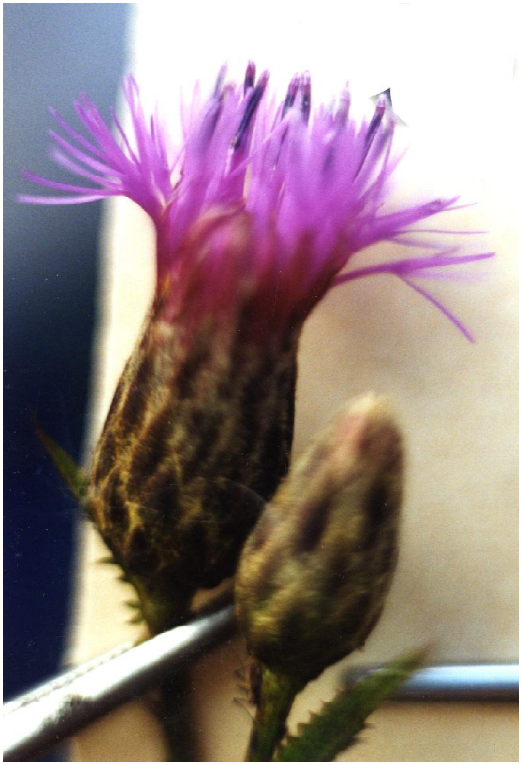
Растения третьего года жизни в фазе вегетации на 25 июня.

Куст серпухи венценосной третьего года жизни.

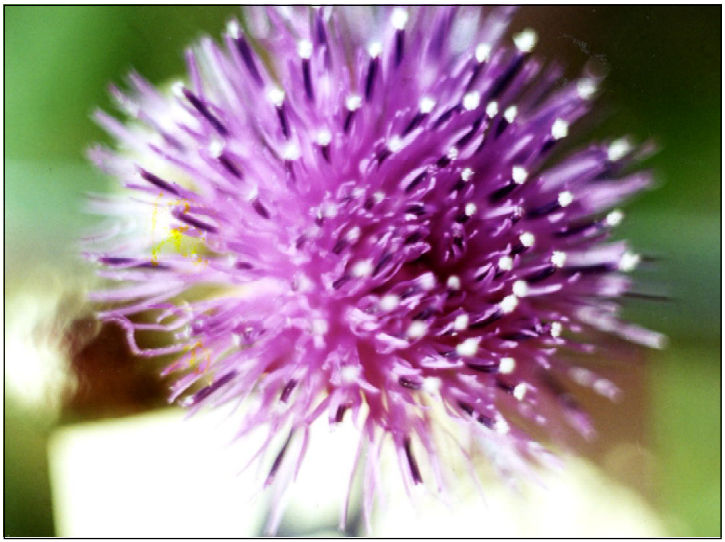
Корневая система серпухи венценосной третьего года жизни.

Клоны растений серпухи венценосной 12-го года жизни.

Серпуха венценосная в фазе начала цветения.



Начало цветения цветков в корзинке.



Массовое цветение. Видны белые комочки пыльцы.

Цветки в корзинке готовы к принятию пыльцы (лопасти рыльцев разошлись, образуя лироподобные фигуры).

Конец цветения. Некоторые цветки в корзинке пожухли.

Плоды серпухи венценосной (увеличено, размеры приведены в тексте).