



Э.Э. Эчишвили, Н.В. Портнягина,
В.В. Пунегов, К.С. Зайнуллина

ЗВЕРБОЙ ПРОДЫРЯВЛЕННЫЙ
(*Hypericum perforatum* L.)
В КУЛЬТУРЕ
НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Э.Э. Эчишвили, Н.В. Портнягина,
В.В. Пунегов, К.С. Зайнуллина

ЗВЕРОВОЙ ПРОДЫРЯВЛЕННЫЙ
(*HYPERICUM PERFORATUM* L.)
В КУЛЬТУРЕ
НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Ответственный редактор
доктор биологических наук Г.Н. Табаленкова

Сыктывкар, 2014

УДК 582.684.1: 633.88: 631.5 (470.1)
ББК 28.592 : 42.143 (231)

Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.) в культуре на европейском Северо-Востоке / Э. Э. Эчишвили, Н. В. Портнягина, В. В. Пунегов, К. С. Зайнуллина ; отв. ред. Г. Н. Табаленкова. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2014. – 120 с.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований биологии *Hypericum perforatum* L. при выращивании в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми, представлены материалы по росту и развитию данного вида, особенностям его онтогенетического развития, продукционного процесса и содержания биологически активных веществ.

Книга предназначена для специалистов в области ботаники, экологии, фармакологии.

Авторы

к.б.н. Э.Э. Эчишвили, к.с.-х.н., доцент Н.В. Портнягина,
к.х.н. В.В. Пунегов, к.б.н., доцент К.С. Зайнуллина

Рецензенты

доктор биологических наук Г.В. Железнова,
кандидат биологических наук Н.В. Орловская

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» по проекту № 12-П-4-1022 (Репродуктивная биология ресурсных видов растений европейского Северо-Востока России).

ISBN 978-5-7691-2395-5

ВВЕДЕНИЕ

В мировой медицинской практике в настоящее время отмечается устойчивая тенденция увеличения использования лечебных и профилактических препаратов растительного происхождения. По данным Всемирной организации здравоохранения, более 80% населения планеты применяют средства традиционной медицины, значительную часть которых составляют экстракты и биологически активные вещества растений. В России на долю препаратов, созданных на основе или с участием лекарственных растений, приходится около 40% от общего арсенала медикаментов (Шейна, 2008).

Hypericum perforatum L. (зверобой продырявленный) – перспективный продуцент биологически активных веществ – нафтодиантроновых пигментов и флавоноидов, широко используется в народной и научной медицине, входит в фармакопеи многих стран (Растительные..., 1986). Препараты на его основе обладают вяжущим, противовоспалительным, антисептическим, антидепрессивным действием, а также воздействуют на вирусы герпеса, гепатита В, парагриппа 3 и др. (Соколов, 2000; Раал и др., 2004; Mahady et al., 2001; Soelberg et al., 2007). Основные заготовки дикорастущего сырья зверобоя продырявленного до распада СССР велись на Украине, Беларуси и на юге европейской части России. Зверобой заготавливают, главным образом, на вырубках, пустырях и в молодых посадках различных пород деревьев с небольшой сомкнутостью крон. За последние годы промысловые заготовки сырья зверобоя резко увеличились и достигли максимально допустимого уровня. Экспедиционными обследованиями выявлены следующие эксплуатационные запасы зверобоя продырявленного, т: Кировская обл. – 203, Орловская обл. – 49, Куйбышевская обл. – 28, Кабардино-Балкария – 24, Калужская обл. – 22, Татарстан – 18, Тульская обл. – 14, Северная Осетия – 12, Пензенская обл. – 3, Тамбовская обл. – 2 (Атлас..., 2006).

Природные запасы многих лекарственных растений, и в частности *Hypericum perforatum* L., не могут обеспечить возрастающую потребность фармацевтической промышленности, для ряда видов заготовка сырья в естественных местообитаниях к тому же экономически невыгодна (Майсурадзе, Угнивенко, 1985). Эти обстоятель-

ства являются предпосылкой для поиска новых районов возделывания лекарственных растений и их интродукции в необычные для них условия выращивания, в частности в северные регионы России, в целях создания производственных плантаций.

Hypericum perforatum – евразийский вид с достаточно обширным ареалом. Запасы его незначительны, так как в ценозах он встречается спорадически и редко образует плотные заросли (Атлас..., 1983). Средняя урожайность надземной сырьевой фитомассы дикорастущих растений низкая (Бубенчиков, Прокошева, 1987; Гонтарь, 2000). По данным Е.В. Тюриной с соавторами (1983), заготовка сырья в природе колеблется в пределах 15–100 т, в то время как потребность в лекарственном сырье *H. perforatum* составляет 1050–1100 т в год (Растения..., 1996). На территории Республики Коми *H. perforatum* встречается достаточно редко, в локальных флорах окрестностей сел Визинга и Усть-Кулом (Флора..., 1976; Мартыненко и др., 2008).

Несмотря на то, что данный вид широко используется в официальной и народной медицине и вызывает большой научный и практический интерес как у отечественных, так и зарубежных исследователей (Тюрина и др., 1987, 1989; Баяндина, 1995; Ломаченко, 1999; Семенихин, 2007; Раал и др., 2004; Garcia и др., 2006), на сегодняшний день актуальной остается проблема получения лекарственного сырья, особенно для северных регионов России. Недостаточно изучены некоторые вопросы биологии (онтогенез, формирование жизненной формы, внутривидовая изменчивость и др.) и технологии возделывания зверобоя продырявленного в среднетаежной подзоне Республики Коми, в то время как почвенно-климатические условия региона соответствуют условиям природного ареала вида и складываются все перспективы более активного введения его в культуру. Отбор наиболее продуктивных образцов лекарственных растений в культуре предусматривает создание интродукционного генофонда с привлечением наиболее полного эколого-географического внутривидового разнообразия вида и проведение комплексной оценки биологических признаков и свойств в новых условиях выращивания (Вавилов, 1987; Жученко, 1988; Тюрина, 1989).

Целью настоящих исследований являлось изучение биологии развития *Hypericum perforatum* в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми для введения его в культуру как источника получения высококачественного лекарственного сырья и ценных биологически активных веществ. Для этого было необходимо изучить онтогенез, рост и развитие *Hypericum perforatum*; исследовать внутривидовую изменчивость морфологических признаков разных образцов *Hypericum perforatum*; дать морфобиологическую оценку семян; определить продуктивность лекарственного сырья; выявить сезон-

ную и возрастную динамику накопления нафтодиантроновых пигментов и флавоноидов в органах растения; выявить и отобрать наиболее перспективные образцы *Hypericum perforatum* для выращивания в среднетаежной подзоне Республики Коми.

В первой главе монографии дана характеристика природно-климатических условий района интродукции, описание погодных условий, исходного материала и методики исследований. Вторая глава посвящена ботанико-географической характеристике рода *Hypericum* и *Hypericum perforatum*, современному состоянию изученности биологии *H. perforatum*, химического состава и практического использования. В третьей главе рассматриваются некоторые аспекты внутривидовой изменчивости морфологических признаков *H. perforatum*, в четвертой – процессы индивидуального развития особей *H. perforatum* при выращивании в северном регионе. В пятой главе приведены результаты сезонного развития образцов *H. perforatum*, их зимостойкости в новых условиях произрастания, возможности семенного воспроизводства. Заключительная глава посвящена количественной и качественной оценке сырьевой продукции *H. perforatum*. В монографию включены оригинальные цветные фотографии культивируемых растений *H. perforatum*.

Надеемся, что данная работа найдет отклик и окажется полезной широкому кругу читателей. Авторы выражают глубокую благодарность коллективу отдела Ботанический сад Института биологии Коми НЦ УрО РАН, особенно старшему лаборанту-исследователю М.Г. Фоминой, лаборанту Л.В. Арихиной и ведущему инженеру А.Н. Смирновой за участие в создании и поддержании коллекций *H. perforatum* в разные годы, закладке полевых опытов, сборе и камеральной обработке полученных данных и техническую помощь при подготовке рукописи к публикации.

Глава 1. РАЙОН, УСЛОВИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Характеристика природно-климатических условий района интродукции

Республика Коми расположена на северо-востоке европейской части России между 59°12'–68°25' с.ш. и 42°25'–66°15' в.д., а г. Сыктывкар, вблизи которого находится Ботанический сад Института биологии Коми НЦ УрО РАН, на 50°37' в.д. (от Гринвича) и 61°40' с.ш. Северное положение республики определяет сравнительно низкий уровень солнечной радиации, а удаленность ее от теплого Атлантического океана и близость обширного Азиатского континента – умеренную континентальность климата. В целом Республика Коми, включая тундровую и таежную природные зоны, отличается весьма суровым климатом, ее протяженность с севера на юг более 1 тыс. км, с востока на запад 700 км обуславливает разницу в климатических условиях отдельных районов. Место проведения исследований, район г. Сыктывкара, относится к подзоне средней тайги. Климат континентальный, со сравнительно длинной и суровой зимой и коротким прохладным летом. Среднегодовая температура воздуха в г. Сыктывкаре +0.4 °С. Среднемесячная температура самого теплого месяца (июля) +16.6 °С, самого холодного (января) –15.5 °С. Период с отрицательными температурами воздуха составляет 160–180 дней. Устойчивый снежный покров устанавливается в среднем к 7 ноября и сохраняется 160–170 дней, максимальная высота снежного покрова не превышает 70 см. Весна обычно наступает в начале апреля, когда среднесуточная температура воздуха переходит через 0 °С. В это время начинается активное снеготаяние, а к концу апреля поля освобождаются от снега. Полное оттаивание почвы отмечается в первой декаде мая. В весенний период, несмотря на довольно высокие температуры днем, ночью возможны значительные заморозки с образованием инея и изморози. Часто наблюдаются возвраты холодов, задерживающие весенние процессы роста растений. Основным фактором, определяющим агроклиматические условия произрастания и урожай сельскохозяйственных культур, является тепловой режим вегетационного периода. Устойчивый пе-

реход температуры воздуха через $+5^{\circ}\text{C}$, характеризующий начало вегетационного сезона, отмечается в последней декаде апреля – начале мая, когда начинается рост озимых и многолетних растений, зимующих в открытом грунте, набухание почек кустарников и деревьев. В среднем вегетационный период продолжается 150 дней, сумма эффективных температур составляет 1800°C . Переход температуры воздуха через $+10^{\circ}\text{C}$, что характеризует начало лета, наблюдается в третьей декаде мая. Период активной вегетации растений со среднесуточными температурами выше 10°C длится 90–105 дней, а сумма активных температур достигает $1350\text{--}1500^{\circ}\text{C}$. Устойчивая теплая погода с температурами выше $+15^{\circ}\text{C}$ удерживается до 50–60 дней. Переход температуры воздуха через $+10^{\circ}\text{C}$ осенью (конец лета) начинается в первой декаде сентября. Осенью преобладает пасмурная погода с дождями и сильными ветрами. Переход средней суточной температуры воздуха через 0°C происходит в третьей декаде сентября или первой декаде октября. В период вегетации растений света на территории республики вполне достаточно. Продолжительность светлого времени суток уже в середине апреля, когда проводятся массовые посевы однолетних растений, равна 14 ч 15 мин. Затем длина дня, быстро возрастающая, в момент летнего солнцестояния достигает своего максимума – 19 ч 44 мин. В течение 89 дней (с 10 мая по 4 августа) длина светового дня в районе г. Сыктывкара составляет более 17 ч, из них 30 дней – свыше 19 ч. На широте г. Сыктывкара величина радиации за три летних месяца (июнь – август) – $40\text{ ккал}/\text{см}^2$, а в Москве – 43. В вегетационный период месячные суммы прямой радиации всего на $0.5\text{--}0.9\text{ ккал}/\text{см}^2$ меньше, чем в умеренных широтах. Таким образом, на севере в летний период создается мощный естественный фотопериодический фактор, который оказывает определенное влияние на рост и развитие растений. По количеству осадков территория относится к району достаточного увлажнения. Сумма осадков за год составляет 500–600 мм, из которых 400–450 мм выпадает в теплый период года. Количество осадков обычно удовлетворяет потребности растений во влаге и лишь в отдельные годы наблюдается избыток или недостаток влаги. Относительная влажность воздуха в течение вегетационного периода составляет 55–70%.

Ботанический сад расположен в верхней части пойменной террасы р. Сысолы. Рельеф спокойный, с небольшим склоном юго-восточной экспозиции в сторону реки. Территория относительно малоподвижная, с малыми высотами над уровнем моря, является частью огромной равнинной области. Почвы южнее г. Сыктывкара, в районе Ботанического сада, относятся к старопойменным, слабо- и среднекультуренным, среднеподзолистым суглинистого механического состава. На участках Ботанического сада они неоднородны. Поч-

ва участка, где были заложены коллекции *Hypericum perforatum*, дерново-подзолистая глееватая, среднекультуренная, суглинистая. Агрохимические показатели почвенных образцов: гумус – 4.3%; N_{общий} – 0.27%; калий обменный (по Масловой) – 10.3 мг/100 г; фосфор подвижный (по Кирсанову) – 25.3 мг/100 г почвы; рН_{сол.} – 5.1.

Климатическая характеристика района исследований дана на основе Агроклиматического справочника по Коми АССР (1961), Агроклиматических ресурсов Коми АССР (1973), Климата Сыктывкара (1986) и Атласа Республики Коми по климату и гидрологии (1997).

1.2. Метеорологические условия в годы проведения исследований

Метеорологические данные за период исследований (2004–2011 гг.) представлены на рис. 1, 2 и в приложении. Вегетационный период 2004 г. характеризовался как умеренно теплый и влажный. Средняя температура воздуха за май – сентябрь составила 13.1 °С, что выше нормы на 1.1 °С, сумма эффективных температур (выше 5 °С) за этот же период – 1979 °С. Осадков выпало за вегетационный период 402 мм, что составило 134% от нормы. 2005 год характеризовался короткой дружной весной, продолжительным летом с преобладанием прохладной погоды в первой половине и жаркой во второй и необычно теплой, затянувшейся осенью с поздним установлением снежного покрова. Вегетационный период продолжался 167 дней, что на 17 дней длиннее обычного, средняя температура воздуха – 13.7 °С, что на 1.7 °С выше нормы. Сумма эффективных температур (выше 5 °С) за этот же период – 2052 °С, что выше нормы на 210 °С и на 73 °С больше значений 2004 г. Сумма осадков с мая по сентябрь составила 79% от нормы. Необычно теплая погода в начале сезона (средняя температура воздуха в мае была на 4.6 °С выше нормы) обусловила быстрое отрастание растений и прогревание почвы. В целом преобладание теплой погоды в период вегетации было благоприятным для роста и развития растений. Вегетационный период 2006 г. продолжался 149 дней и характеризовался теплой весной, продолжительным летним периодом с контрастной погодой в середине лета и умеренно теплой, дождливой осенью. Средняя температура воздуха за май – сентябрь составила 13.5 °С, что на 1.5 °С выше средней многолетней. Осадков выпало 104% от нормы. 2007 год характеризовался ранней, с возвратами холодов, затяжной весной, коротким, умеренно-теплым летом и продолжительной теплой осенью. Вегетационный период продолжался 155 дней, что на 9 дней больше нормы. Средняя температура воздуха в этот период была на 1.1 °С выше нормы, сумма эффективных температур

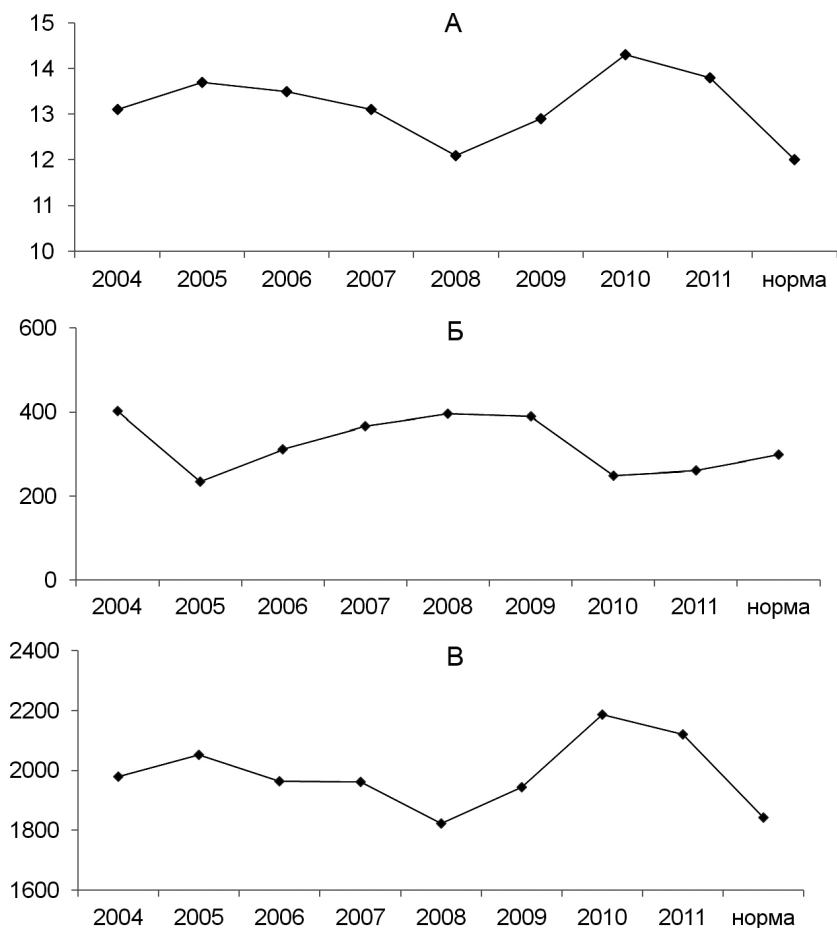


Рис. 1. Средняя температура воздуха, °С (А), сумма осадков, мм (Б), сумма эффективных температур (>5 °С) (В) за май-сентябрь.

больше средней многолетней на 120 °С. Сумма осадков с мая по сентябрь составила 366 мм, или 122% от нормы. Погодные условия в текущем году для роста и развития растений складывались не всегда благоприятно. Переувлажнение почвы в мае (202% от нормы) и холодная, с заморозками, погода в июне (на 2.4 °С ниже нормы была средняя температура воздуха) неблагоприятно сказались на растениях, которые в росте и развитии на неделю отставали от обычных сроков. Но жаркая погода последних дней июня и первой половины июля благотворно повлияла на жизненные процессы растений,

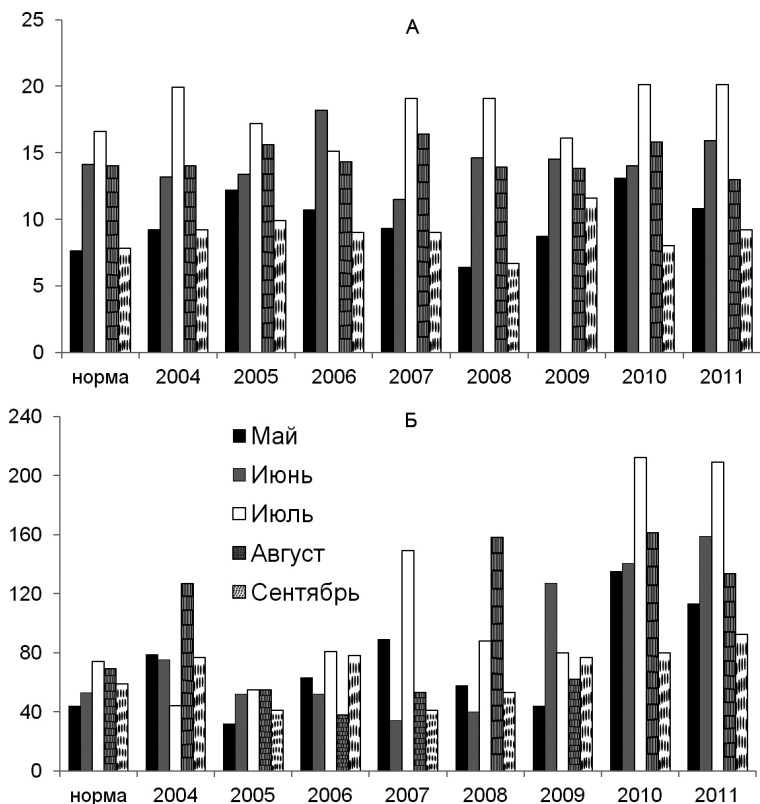


Рис. 2. Метеорологические условия в годы проведения исследований по данным Коми республиканского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды: средняя декадная температура воздуха, °С (А); сумма осадков, мм (Б).

которые затем развивались в обычные сроки. В мае 2008 г. преобладала холодная погода, на фоне которой наблюдались кратковременные потепления. Среднемесячная температура воздуха составила 6.4 °С, что на 1.2 °С ниже нормы. В начале июня сохранялась холодная погода, а со второй декады произошло постепенное повышение температуры, и с третьей декады июня установилась теплая погода. Среднемесячная температура воздуха составила 14.5 °С, что в пределах нормы. Осадки в течение весеннего периода выпадали, в основном, в умеренных количествах. В мае сумма осадков составила 131% от нормы, а в июне недобор осадков – 76% от нормы. В июле преобладала жаркая погода, среднемесячная температура воздуха на 2.5 °С превышала норму. Среднемесячная температура воздуха в

августе была в пределах нормы, но в июле и августе осадков выпало в 1.2 и 2.3 раза выше нормы и к концу августа почва находилась в избыточно увлажненном состоянии. Сентябрь характеризовался прохладной и сухой погодой. Среднемесячная температура воздуха составила 7.8°, что на 1.1 °С меньше нормы. Май 2009 г. оказался контрастным: холодную погоду в начале месяца сменила необычно теплая погода, затем снова резко похолодало. Среднемесячная температура воздуха в июне была в пределах нормы, сумма осадков за июнь – в 2.4 раза выше средне многолетних значений. Со второй декады июля и до конца месяца преобладала теплая и сухая погода. Агрометеоусловия в течение августа складывались не всегда благоприятно. В сентябре преобладала необычно теплая погода, среднемесячная температура воздуха на 3.8 °С выше нормы, осадков выпало на 18 мм больше нормы. В 2010 г. вегетационный период продолжался 160 дней. Сумма эффективных температур составила 2188 °С, что на 396° выше средних многолетних значений. В июне выпало значительное количество осадков, что в 1.8 раза превысило норму. В июне наблюдалась неустойчивая погода: на фоне умеренно-холодной погоды отмечались значительные потепления. Июль и первая декада августа характеризовались жаркой и сухой погодой. Среднемесячная температура воздуха составила 21.6 °С, что на 5.6 °С выше нормы. Температура воздуха во второй половине августа и в сентябре сохранялась в пределах нормы. В 2011 г. вегетационный период длился 153 дня, что в пределах средних многолетних значений. Переход среднесуточной температуры воздуха через 0 °С произошел в начале апреля, что на три недели раньше средних многолетних значений, через +5 °С – в начале мая, что в пределах нормы. Сумма эффективных температур составила 2121 °С, что на 329 °С выше нормы. Осадков с мая по сентябрь выпало 261 мм, что составило 87% от средних многолетних значений.

1.3. Материал и методика исследований

Интродукционные исследования проводились в 2004–2011 гг. в Ботаническом саду Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Коллекция зверобоя продырявленного формировалась постепенно. Семена исходных образцов получены в разные годы: из Саратова – в 1996 г., Барнаула – 1997, Новосибирска – 1999, Кировской области – 2000, Горного Алтая – в 2001 г. Растения поступивших образцов выращивали на разных делянках в общей коллекции лекарственных растений. В 2004 г. при закладке отдельной коллекции зверобоя продырявленного семенами местной (сыктывкарской) репродукции вышеназванных исходных популяций, многолетние растения 4–9-летнего возраста пяти образцов из общей коллекции, так-

же были пересажены на участок, где началось сравнительное изучение зверобоя. Выживаемость растений всех перенесенных образцов составила 60–70%, и в последующие годы на этих многолетних растениях регулярно проводили фенонаблюдения, промеры высоты растений, сбор и проверку посевных качеств семян.

Объектами исследований в 2004–2010 гг. стали семь, в 2009–2011 гг. – 20 образцов зверобоя продырявленного разного географического происхождения. Исходный материал (семена) получен по делектусам из ботанических садов Российской Федерации и зарубежья, а также привлечен из природы. Происхождение исходного материала в коллекции № 1: 1) сорт Золотодолинский, семена репродукции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС, г. Новосибирск); 2) природный образец из Кировской области, собран Т.Л. Егошиной, с.н.с. ВНИИОЗ; 3) Сыктывкар (вторая местная репродукция исходного образца из Ботанического сада Саратовского государственного университета); 4) Новосибирск (ЦСБС); 5) Горный Алтай (филиал ЦСБС, с. Камлак); 6) Барнаул (Южно-Сибирский ботанический сад Алтайского государственного университета); 7) Саратов (семена репродукции Ботанического сада Саратовского государственного университета).

В коллекции № 2 происхождение образцов следующее: 1) Иркутская область (природный образец, семена которого собраны с растений, произрастающих в злаково-разнотравном фитоценозе на берегу р. Мурино); 2) Йошкар-Ола, № 439 (Ботанический сад-институт Марийского государственного технического университета (МарГТУ)); 3) Казань, № 48 (Ботанический сад фармацевтического факультета Казанского государственного медицинского университета); 4) Лейпциг, № 319 (Ботанический сад университета в г. Лейпциг, Германия); 5) Лейпциг, № 898; 6) Лондон, № 70557 (Королевский ботанический сад Кью, Англия); 7) Махачкала, № 270 (Горный ботанический сад Дагестанского НЦ РАН); 8) Новосибирск, № 47 (ЦСБС); 9) Омск, № 50 (Ботанический сад Омского государственного аграрного университета); 10) Осло, № 219 (Ботанический сад университета в г. Осло, Норвегия); 11) Осло, № 220; 12) Осло, № 221; 13) Осло, № 222; 14) Петрозаводск, № 50 (Ботанический сад Петрозаводского государственного университета); 15) Рига, № 334 (Ботанический сад Латвийского государственного университета); 16) Таллин, № 749 (Таллинский ботанический сад, Эстония); 17) Таллин, № 885; 18) Таллин, № 886; 19) Таллин, № 887; 20) Таллин, № 888.

Для ускорения роста и развития растений первого года жизни семена зверобоя продырявленного без предварительной подготовки высевали в посевные ящики в условиях теплицы. В возрасте 60 дней растения переносились в открытый грунт. При проведении интродукционных исследований мы придерживались методики, рекомендованной Всероссийским институтом лекарственных и арома-

тических растений (Майсурадзе и др., 1984), и основными положениями «Проекта общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений» (Сацыперова, Рабинович, 1990). Коллекции зверобоя продырявленного закладывались в разные годы на однородном выровненном агрофоне в тщательно контролируемых условиях интродукционного питомника. В коллекцию № 1 растения высажены на делянки с площадью питания 40×40 см по 35 экз. каждого образца в двухкратной повторности. В 2004 г. для изучения ранних этапов онтогенеза на отдельные делянки растения высажены с площадью питания 10×10 см, по 60–80 шт. каждого образца. В 2006–2007 гг. был заложен опыт по изучению влияния разной площади питания на рост и развитие растений зверобоя продырявленного. Исходным материалом послужили семена зверобоя продырявленного сыктывкарской репродукции. Предварительно выращенные в теплице растения высажены на делянки с различной схемой посадки – 10×10, 20×20 и 30×30 см по 48, 30 и 20 растений соответственно.

В коллекции № 2 растения высаживались на гребни с междурядьем 70 см и расстоянием 20 см между растениями для механизированной обработки почвы. Число живых растений в образце варьировало от 5 до 40 в зависимости от количества и всхожести поступивших семян.

При изучении онтогенеза и выделении онтогенетических состояний использовали методические принципы и подходы, изложенные в работах Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1967, 1975), Л.Б. Заугольной (1988) и Л.А. Жуковой (1995). При описании онтогенетического морфогенеза придерживались методических указаний И.П. Игнатъевой (1989). При определении жизненной формы была использована классификация В.Н. Голубева (1962). Показатель зимостойкости рассчитывали как отношение числа сохранившихся к весне растений к их числу перед перезимовкой и выражали в процентах. Высоту измеряли на 20 модельных растениях каждого образца в динамике. Фенологические наблюдения проводили один раз в пять дней, а во время смены основных фаз развития – через два дня (Методика..., 1979). Выделяли следующие фазы: отрастание (начало и массовое); бутонизация (начало и массовая); цветение (начало, массовое и конец цветения); плодоношение (начало, массовое и сбор семян). Побегообразование изучали на 20 модельных растениях каждого образца. В первый год жизни подсчет побегов проводили один раз в конце вегетации, на второй – четыре раза за сезон по фазам развития: отрастание, бутонизация, цветение, плодоношение, и на третий – шестой годы жизни – два раза за сезон в фазах отрастание и цветение. Изучение индивидуальной изменчивости проводили в течение трех вегетационных сезонов на 20 модель-

ных растениях каждого образца по следующим признакам: высота растений, длина вегетативных и генеративных побегов второго порядка, длина соцветия, длина и ширина развитого стеблевого листа, диаметр цветка, число цветков на побег, число генеративных и вегетативных побегов первого порядка. Для оценки амплитуды изменчивости признаков использовали шкалу С.А. Мамаева (1973; 1975): очень низкий уровень – $C_v < 7\%$; низкий – $C_v = 7-12$; средний – $C_v = 13-20$; высокий – $C_v = 21-40$; очень высокий – $C_v > 40\%$. Морфологические и биологические особенности семян местной репродукции всех образцов изучали ежегодно весной (в марте) в лабораторных условиях, через 5–6 месяцев хранения. Линейные размеры (длина и ширина) 30 шт. семян определяли с помощью микроскопа стереоскопического МССО, массу 1 тыс. семян – путем отсчета четырех проб и взвешивания их на лабораторно-аналитических электронных весах ВЛ120. Для определения энергии прорастания и лабораторной всхожести семена проращивали на свету при температуре 18–22 °С в чашках Петри по 100 шт. в трехкратной повторности на увлажненной фильтровальной бумаге без стимулирующих веществ. Сырьевую фитомассу определяли в фазу массового цветения на растениях второго – седьмого годов жизни, срезая для каждого образца цветущую часть побега (флоральную зону), в дальнейшем для краткости именуемую соцветием. Для каждого образца анализировали по 30 соцветий. Каждое соцветие взвешивали и измеряли его длину. Одновременно отбирали по три средние пробы для определения воздушно-сухого вещества. Пробы сушили в комнатных условиях. Отбор лекарственного сырья для биохимических исследований проводили в фазе массового цветения в сухую солнечную погоду с 10 до 11 ч утра, статистическую обработку экспериментальных данных – по общепринятой методике (Зайцев, 1973). При статистической обработке данных рассчитывали среднее арифметическое (M), его ошибку (m), среднее квадратичное отклонение (σ) и коэффициент вариации (C_v , %).

Определение суммарного содержания нафтодиантроновых пигментов (гиперицина (H) и псевдогиперицина (PH)) в экстрактах из наземной части зверобоя продырявленного проводили методами спектрофотометрии и высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с использованием приборов UV1700 Shimadzu Ind. Ink. (Япония) и Милихром-5 по методике В.В. Беликова с соавторами (1990), адаптированной для применения хроматографа (Сычев, Пунегов, 2007). В работе в качестве рабочих стандартных образцов (РСО) применяли гиперидин и псевдогиперидин, выделенные нами методом двухкратной препаративной обращенно-фазовой флеш-хроматографии бутанольного экстракта *H. perforatum*. С этой целью использовали стеклянную хроматографическую колонку

длиной 300 и диаметром 35 мм, заполненную сорбентом «Диасорб 130С16Т» (ЗАО «БиоХимМакСТ»). Целевые соединения были получены в результате элюирования компонентов из колонки этанолом различной концентрации. Идентификация химической структуры полученных соединений выполнена методами УФ-, ИК-, ПМР- и ^{13}C -ЯМР-спектроскопии, а также ВЭЖХ. Расчет массовой доли Н и РН в растительных образцах осуществляли по формуле (1):

$$X(\%) = (S_i \times W_i \times R \times 100 \times 100) / (m \times V \times (100 - b)), \quad (1)$$

где S_i – площадь хроматографического пика Н или РН, мВс; W_i – калибровочная зависимость рассчитываемого пика Н или РН. В рассматриваемом случае $W_N = 0.09714$, а $W_{PN} = 0.09805$; R – кратность разбавления экстракта перед ВЭЖХ, в рассматриваемом случае $R = 3500$; m – масса навески растительного образца пробы, 1000 мг; V – объем пробы, введенной инжектором в хроматографическую колонку, 5 мкл; b – остаточная влажность растительной пробы (от 4 до 6%).

Специфичность методики оценивали по разрешению RW хроматографических пиков РН и Н, вычисленному по формуле (2):

$$RW = 2(t_{n} - t_{pn}) / (\omega_n + \omega_{pn}), \quad (2)$$

где t_n и t_{pn} – времена хроматографического удерживания Н и РН, мин; ω_n и ω_{pn} – ширина хроматографических пиков Н и РН в их основании, мин.

Время удерживания РН составляет 2.3 мин., а Н – 3.8 мин., разрешение пиков – 6.47. Указанные параметры являются свидетельством высокой специфичности методики, исключающей возможность наложения пиков определяемых компонентов, равно как и сопутствующих веществ.

Вторая важная группа фенольных экстрактивных веществ *H. perforatum* – флавоноиды. Среди них мажорными компонентами являются С-3-гликозиды кверцетина: рутин (Кв-3-О-рутинозид), кверцитрин (Кв-3-О-рамнозид), гиперозид (Кв-3-О-галактозид), изо-кверцитрин (Кв-3-О-глюкозид) и агликон кверцетин. Кроме указанных флавоноидов к мажорным фенольным соединениям растения следует отнести биапигенин I3, II8 С-С димер кверцетина. Количественное определение флавоноидов в образцах *H. perforatum* осуществляют методами ВЭЖХ и спектрофотометрии. Из них более предпочтителен метод спектрофотометрии для оценки продуктивности растения по сумме флавоноидов. При этом аналитическую аппаратуру калибруют относительно рутина (Беликов и др., 1990).

Определение флавоноидов в растительных пробах осуществляли методом спектрофотометрии с использованием спектрофотометра UV1700 Shimadzu Ind. Ink. (Япония) по методике, адаптированной для применения указанного прибора. Методика предусматривает получение окрашенных в синий цвет комплексов флавоноидов с трихлоридом алюминия в водно-спиртовой среде. Концентрации рутина (в пересчете на абсолютно сухое вещество) для построения калибровочного графика (мкг/мл): 5, 10, 15 и 18.4. В качестве рабочего стандартного образца (РСО) для калибровки спектрометра был использован тригидрат рутина Сычуаньской фармацевтической компании (Сели ЛТД, Китай).

Результаты анализа подвергали статистической обработке с помощью компьютерной программы «Биостатистика» для Windows.

ГЛАВА 2. **HYPERICUM PERFORATUM L. В СИСТЕМЕ РОДА HYPERICUM L.: ОПЫТ ОСВОЕНИЯ ЕГО РЕСУРСНОГО ПОТЕНЦИАЛА**

2.1. Ботанико-географическая характеристика *Hypericum perforatum*

Род *Hypericum* L. относится к семейству *Hypericaceae* Juss. – зверобойные, или *Guttiferae* auct. – клузиевые (Черепанов, 1995). По одним сведениям это семейство включает 47 родов и около 850 видов (Флора..., 1949. Т. 15. С. 201), по другим – около 40 родов и свыше 1 тыс. видов (Жизнь растений..., 1981. Т. 5 (2). С. 27). Большинство представителей этого большого и широко распространенного, главным образом, тропического семейства – деревья и кустарники, и лишь относительно немногие из них травы (большая часть видов рода *Hypericum* L. и виды небольшого азиатско-американского рода *Triadenum* Raf. – трижелезник). Характерной чертой деревьев и кустарников этого семейства является наличие в их вегетативных органах схизогенных вместилищ в виде каналов, реже полостей, содержащих белый, желтый или зеленоватый смолистый сок. Вместилища имеются и у травянистых представителей семейства, но здесь часто, как, например, у видов рода зверобой, их содержимое окрашено темным или красным пигментом. Семейство зверобойные или клузиевые делится на шесть подсемейств: килмейеровые (*Kielmeyeroideae*); калофилловые (*Calophylloideae*); клузиевые (*Clusioideae*); моронобеевые (*Moronobeoideae*); лоростемоновые (*Lorostemonoideae*); зверобойные (*Hypericoideae*) с родами зверобой (*Hypericum*), кратоксилум (*Cratoxylum*), висмия (*Vismia*), псороспермум (*Psorospermum*) и др. (Жизнь растений, 1981).

Число видов в роде *Hypericum* варьирует от 200 (Флора..., 1949) до 400 (Жизнь растений..., 1981). Виды рода *Hypericum* характеризуются широким, почти космополитным распространением, они растут как в субтропических областях и горных районах тропиков, так и в умеренном поясе Земли; наибольшее разнообразие видов наблюдается в Средиземноморье и Западной Азии. Виды растут как на влажных местах по лугам, болотам, маршам и даже в мелководье по краям озер и рек (зверобой элодес – *Hypericum elodes*), так и на

очень сухих – в трещинах скал, на каменистых россыпях, песках, в сосновых лесах, зарослях кустарников, саванне, обычны на пастбищах, залежах, вдоль дорог. Виды зверобоя встречаются в предгорьях и высоко в горах, заходя в альпийский пояс. При этом зверобой отличается большой пластичностью внешнего облика, варьирующего от трав до невысоких деревьев (Жизнь растений, 1981).

На территории бывшего СССР встречается 51 вид рода *Hypericum* (Флора..., 1949), в Северо-Западной России произрастает три вида: *Hypericum hirsutum* L., *H. perforatum* L. и *H. maculatum* Crantz (Щевлев, 2000), на Северо-Востоке европейской части России – два (*Hypericum perforatum* L. и *H. maculatum* Crantz), на территории Республики Коми – в основном один вид – *H. maculatum* Crantz – зверобой пятнистый (син. *H. quadrangulum* L. – зверобой четырехгранный), надземная часть которого собирается населением в качестве лекарственного сырья. *H. perforatum* L. встречается нечасто и неравномерно в западных и юго-западных районах Северо-Востока. Многие прежние данные для Архангельска, Сыктывкара, Печоры относятся к *H. quadrangulum* (Флора..., 1976). При инвентаризации флоры в равнинной части таежной зоны Республики Коми изучен видовой состав 20 локальных флор, из них *H. perforatum* отмечен для двух локальных флор – окрестностей сел Визинга и Усть-Кулом (Мартыненко и др., 2008).

В Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (г. Москва) за 60 лет интродукционных исследований испытано 12 видов кустарниковых растений из рода *Hypericum* L. в качестве декоративных (Древесные..., 2005). В условиях средней полосы России все интродуцируемые виды зверобоя плодоносили, но большинство видов оказалось неперспективными и краткие сведения о них приведены только в списке растений, выпавших из коллекций в процессе интродукции.

Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.) – южно-бореальный евразийский вид. Общее распространение: Средняя Европа, Средняя и Малая Азия, Северная Африка, Иран, Монголия, Япония, Китай и Северная Америка (как заносное) (Флора..., 1949). Вид широко распространен в европейской части России (кроме Крайнего Севера), на Кавказе, в Западной, реже Приенисейской Сибири. Северная граница ареала зверобоя продырявленного спускается южнее от 62° с.ш. и поднимается к Соловецким островам, Архангельску; на территории Сибири идет по Восточному склону Урала, пересекает Иртыш на 59° с.ш. и следует на восток до горы Тары, пересекает Енисей и достигает нижнего течения р. Ангары. Восточная граница идет от Ангары на юг через Каякск к с. Ермаковскому. Отсюда южная граница проходит по предгорьям Западного Саяна и Алтая до оз. Зайсан, где она уходит за пределы России. Затем, при

выходе р. Амударьи на равнину, она снова пересекает в Тянь-Шане и Памиро-Алае государственную границу и направляется на север, огибает с запада Сырдарьинский Каратау, следует к Алма-Ате, а далее поворачивает на запад и проходит по южным предгорьям Бектауата, Улутая, Мугоджар, на Уральск, южные склоны Общего Сырта, Новоузенск. По берегу Еруслана выходит к Волге и по ее долине – к Астрахани, а вдоль западного берега Каспийского моря – до государственной границы, которая вместе с Черным морем является южным пределом распространения зверобоя продырявленного на территории бывшего СССР. На запад граница ареала идет до границы с Беларусью и продолжается в соседних европейских странах. Изолированные участки ареала расположены в южной Туркмении (Атлас..., 1983; 2006).

Зверобой продырявленный произрастает на сухих и освещенных участках. Распространен в лесной и лесостепной зонах, поднимается в горы до 2300 м над ур.м. Редко образует крупные заросли, чаще растет узкими полосами вдоль опушек леса или небольшими куртинами. В лесной зоне растет на суходольных лугах, лесных полянах, вдоль лесных опушек, на вырубках и в разреженных сосновых или сухих хвойно-мелколиственных лесах. В лесостепной зоне встречается в дубовых рощах и березовых колках, а также луговых степях. В горных районах растет в предгорьях на каменистых склонах, редко поднимается до субальпийских лугов. Иногда растет как сорняк около дорог, среди посевов, по окраинам полей (Атлас..., 1983).

Зверобой продырявленный – в природе многолетнее травянистое растение высотой 30–100 см, стебель прямостоячий, в верхней части ветвистый, цилиндрический, с двумя продольными выдающимися гранями. Листья супротивные, овальные или эллиптические, продолговато-яйцевидные или продолговатые, цельнокрайние, сидячие, тупые, с многочисленными просвечивающимися светлыми и редкими черными железками, 0.7–3.0 см длиной и 0.3–1.5 см шириной. Цветки свободные, правильные, с пятилистной опадающей чашечкой и пятилепестным венчиком; лепестки ярко-желтые, продолговато-овальные, наверху косо срезанные, с черными точками (с нижней стороны). Тычинки (50–60 шт.) сростаются в основании в три пучка. Завязь яйцевидная, 3–5 мм длиной. Пестик с трехгнездной верхней завязью и тремя свободными отогнутыми столбиками в два раза длиннее завязи. Цветки многочисленные, собранные в широко метельчатые, почти щитковидные соцветия 7–11 см длиной, 5–11 см шириной. Прицветники ланцетные, 0.5 см длиной, острые. Чашечка глубоко раздельная, 5 мм длиной, почти в два-три раза короче венчика. Чашелистики ланцетные или узколанцетные, острые или тонко заостренные, равные или длин-

нее завязи, с редкими железистыми черными овальными точками, по краю ровные или немного зубчатые. Венчик золотисто-желтый; лепестки продолговато-эллиптические, большей частью неравнобокие, 1.2–1.5 см длиной и 0.5–0.6 см шириной, наверху косо срезанные, по краям и верхней части с многочисленными черными железками. Плод – продолговато-яйцевидная коробочка 6 мм длиной и 5 мм шириной, раскрывающаяся тремя створками. Семена многочисленные, очень мелкие, 1 мм длиной, цилиндрические, коричневые, продольно мелкоячеистые (Флора ..., 1949; Гаммерман и др., 1983). По структуре побегов зверобой продырявленный – зимнезеленый многолетник с безрозеточными зимующими побегами (побеги возобновления), которые после таяния снега трогаются в рост верхушкой и из терминальной почки возникают летние побеги (Голубев, 1965). Своеобразие популяционной модели поведения зверобой продырявленного в лесных сообществах определяется спецификой развития почек возобновления, расположенных в основании анизотропного побега. Почки могут развиваться в побеги обогащения, что обеспечивает увеличение надземных побегов, или «меристематические узлы», благодаря чему обеспечивается сохранение вида в сообществе за счет вегетативного возобновления (Дубровная, 2008).

Противоречивое мнение вызывает вопрос о жизненных формах зверобой продырявленного. При произрастании вида в разных эколого-ценотических условиях могут проявляться разные жизненные формы (Серебряков, 1962; Хржановский, Нухимовский, 1974; Игнатьева, 1989).

Подземная часть зверобой продырявленного очень развита и сложна. Растение имеет многочисленные корневища, сильно варьирующие по длине (от 3 до 15 см), толщине (от 3 до 5 мм) и глубине залегания (2–5 см на уплотненных и до 10 см на рыхлых почвах). Крупные корневища, несущие по три-пять надземных побегов, соединяются часто под землей тонкими, корневидными перемычками длиной до 15 см. От корневищ отходят многочисленные придаточные корни, помимо которых есть довольно мощные глубинные корни, проникающие на глубину до 155–160 см, хорошо развиваясь в слое лесосвидного суглинка. Глубинные корни часто разветвляются, давая крупные боковые корни первого порядка (Зозулин, 1959). По признаку возможности восстановления особи при уничтожении по какой-либо причине ее надземной части (общее вегетативное возобновление) Г.М. Зозулин (1961) относит зверобой продырявленный к типу ирруптивные растения, подтипу – периодические жизненные формы, группе – расползающиеся виды, форме – корневищные дернообразующие.

На северо-востоке Украины зверобой является многолетним гемикриптофитом с короткими корневищами (Омельчук-Мякушко,

1966). Основные способы размножения растений – семенной и вегетативный (разрастанием корневищ). Иногда зверобой может размножаться и корневыми отпрысками (Злобин, Бондарева, 2000). У вида выражена тенденция к контагиозному произрастанию, связанная с корневищным разрастанием. Однако мощных клонов растения не образуют. По типу формирования особей зверобой принадлежит к клонам-особям (Злобин, 1997).

Изучив зверобой продырявленный в различных экологических условиях центрально-черноземного заповедника (Курская обл.), В.Н. Голубев (1962) относит данный вид к группе поликарпических трав, короткокорневищных, подгруппе стержнекорневых корнеотпрысковых. На луговых участках растения зверобоя формируют глубоко идущие (до 133 см) корневые системы, но на затененной поляне основная масса корней располагается в верхнем слое почвы. Л.П. Рысин и Г.П. Рысина (1987), изучавшие системы подземных органов лесных и лугово-лесных растений в условиях Московской обл., также относят зверобой продырявленный к стержнекорневым растениям с активной корнеотпрысковой способностью, проявляющейся не факультативно, как позднее указывали Э.М. Гонтарь и В.Н. Годин (2002), а в «обязательном порядке» в тех случаях, когда растения развиваются в достаточно благоприятных для них условиях и, прежде всего, на рыхлых песчаных почвах. Этот вид обладает укороченным деревянистым корневищем (длина 3–6 см, диаметр 2–4 см), располагающимся в приповерхностном слое почвы. Корневище ветвится, каждая ветвь заканчивается наземным побегом. От корневища косо вниз уходит главный корень – в сосняках зеленомошных его длина редко превышает 50 см, а глубина проникновения – 25–30 см. От главного корня отходят несколько крупных ветвей, имеющих преимущественно приповерхностное расположение; на них и могут развиваться из почек корневые отпрыски. Длина этих боковых корней может достигать нескольких десятков сантиметров (Рысин, Рысина, 1987).

Для успешного культивирования данного вида и создания промышленных плантаций требуется детальное исследование его морфогенеза и жизненной формы в условиях культуры.

2.2. Опыт изучения биологии *Hypericum perforatum* в природе и культуре

Известен опыт изучения биологии зверобоя продырявленного в местах естественного произрастания в Сибири (Тюрина, Баяндина, 1997), Липецкой (Бубенчиков, Прокошева, 1987), Московской (Семеновичин и др., 2004) и Саратовской (Пархоменко, 2012) областях, на Алтае, в Хакасии и некоторых областях Казахстана (Гонтарь,

2000; Гонтарь, Годин, 2002, Гонтарь, Курочкина, 2005), Республике Татарстан (Дубровная, 2008), а также на юго-востоке и северо-востоке Украины (Бараева, 1999; Злобин, Бондарева, 2000).

Наблюдения за ростом и развитием зверобоя продырявленного в природных условиях Московской обл. показали, что при расселении данный вид является пионером при восстановлении нарушенных фитоценозов. Он образует заросли на сплошных лесных вырубках, молодых лесопосадках и заброшенных пахотных землях. Дикорастущие заросли зверобоя представляют собой многосинузийные фитоценозы, ведущим компонентом которых являются его генеративные растения, а содоминантными – проростки, всходы, ювенильные и имматурные растения. Накопление в зарослях большого количества генеративных растений с 2–3-летними отмершими генеративными побегами приводит к их преждевременному старению, снижению продуктивности и, в конечном итоге, смене фитоценоза (Семенихин и др., 2004).

Важной характеристикой ценопопуляций растений является возрастной (онтогенетический) спектр, который представляет собой результат внутривопуляционного распределения особей по возрастным состояниям. Определенное соотношение возрастных групп в ценопопуляциях дает достаточно четкое представление об общем жизненном состоянии популяции, ее способности к самовоспроизведению и перспективах развития. Многолетние исследования ценопопуляций зверобоя продырявленного на территории Горного Алтая, Хакасии и некоторых областей Казахстана показали, что большинство ценопопуляций зверобоя – зрелые, они встречаются в основном на остепененных лугах и луговых степях, реже – на лесных суходольных и настоящих суходольных лугах (Гонтарь, Годин, 2002; Гонтарь, Курочкина, 2005). В составе онтогенетических групп этих ценопопуляций преобладают средневозрастные генеративные особи – в среднем 53%. Молодые ценопопуляции встречались в нарушенных выпасом сообществах. Число прегенеративных особей в онтогенетическом составе этих ценопопуляций повышалось до 60–70% и связано с тем, что самоподдержание популяций происходит вегетативным путем за счет глубокоомоложенного вегетативного потомства. Для зверобоя были выделены молодые, зрелые и зреющие ценопопуляции. Оптимальным условиям для развития зверобоя продырявленного отвечают ценопопуляции разнотравно-ежового луга, овсяницево-разнотравной и караганово-осоково-разнотравной луговой степей.

Э.М. Гонтарь (1995, 2000) исследовано жизненное состояние 19 ценопопуляций зверобоя в разной степени нарушенных луговых, лугово-степных и степных сообществах Горного Алтая и Казахстана. Были изучены такие показатели, как длина побега и его фло-

ральной части (соцветия), длина и число паракладиев, число вегетативных и генеративных особей, генеративных побегов на особи, плодов и семян на побеге, масса 1 тыс. семян и надземная сырьевая фитомасса (воздушно-сухая) особи. Максимальная длина побега зверобоя продырявленного составила 62 см. Длина флоральной части побега варьировала в зависимости от популяций от 6 до 15 см. Общая длина паракладиев в разных ценопопуляциях изменялась в пределах 23–70 см, число побегов – 4–6 шт. на одно растение. Уровень возобновления оказался низким, число вегетативных особей составляло 0.2–1.5 шт./м² в большинстве ценопопуляций; число генеративных особей – 1–7 шт./м²; число генеративных побегов было также незначительным – от 1 до 3 шт. на одно растение. Число плодов значительно колебалось в популяциях от 23 до 156 шт. на особь, число семян – от 780 до 12470 шт. на особь и масса 1 тыс. семян – от 0.6 до 0.9 г. Урожайность надземной воздушно-сухой фитомассы ценопопуляций составляла от 4 до 49 г/м². Автором отмечено, что максимальным этот показатель был в луговых сообществах и численность особей зверобоя в большинстве ценозов низкая – 2–7 шт./м². Также рассмотрены изменения морфологических признаков в эколого-ценотическом ряду: луг – лесной, пойменный, остепненный; степь – луговая, кустарниковая, типчаковая, каменисто-щербнистая, агроценоз – в лесостепной зоне. Во всех изученных ценопопуляциях по структуре соцветия встречается три типа морф. «Тритирс» характеризуется тем, что парциальные соцветия (завиток) формируются на побегах третьего, иногда четвертого порядков (плейохазий). В этом случае особи наиболее продуктивны и отличаются более коротким жизненным циклом. Морфотип «дитирс» имеет цимоиды в виде завитка на побегах второго порядка, продуктивность этих особей снижается. У морфотипа «двойной дихазий» (упрощенный тирс) на побегах второго порядка образуются цимоиды в виде дихазия, продуктивность особей значительно ниже. В популяциях зверобоя продырявленного формируются все три типа: тритирс, дитирс и упрощенный тирс, соотношения частоты встречаемости морф подвержены влиянию условий среды. Нормальный спектр, вычисленный как средний показатель из всех изученных ценопопуляций, имеет в доминанте морфотип – дитирс. Отклонения от нормального спектра в различных направлениях свидетельствуют о воздействии среды на этот признак. Анализ морфологических признаков монокарпического побега зверобоя продырявленного показал, что все признаки варьируют в популяциях на высоком и очень высоком уровнях: коэффициент вариации составляет 28–110%. В результате проведенных исследований сделан вывод, что гомеостаз в популяциях зверобоя продырявленного поддерживается его полиморфизмом. Адаптивная стратегия вида выражается через полиморфизм не только жизненной формы, но и репродуктивной сферы.

Исследования сотрудников ЦБС им. Н.Н. Гришко АН Украины показывают, что зверобой продырявленный в местах естественно-го произрастания на юго-востоке Украины (Днепропетровская обл.) встречается по всей области, но в результате массовых заготовок сырья и сокращения мест обитания становится редким. Растет в основном по степным склонам, в зарослях кустарников и по лесополосам. Монодоминантные куртины встречаются редко. При наличии выпаса сырьевая ценность участков снижается, поскольку зверобой отрицательно реагирует на уплотнение почвы и выглатывание, а естественное возобновление резко ослабевает. При разрастании высокотравья, кустарников и усилении задерненности зверобой постепенно выпадает из растительных сообществ (Бараева, 1999).

Анализ состояния шести ценопопуляций зверобоя продырявленного на северо-востоке Украины (Сумская область) и оценка их устойчивости в условиях сенокоса и постоянного или случайного выпаса показали, что численность растений в популяции составляла 3–12 шт./м², но иногда достигала 40–50 шт./м². Средняя сырая фитомасса надземной части генеративных растений изменялась от 3 до 10 г на одно растение, а высота растений – от 35 до 76 см. Минимальными эти показатели были в популяциях, находящихся в условиях сенокоса и выпаса, а максимальными – в популяциях, не подвергающихся антропогенным воздействиям. Среднее число семян в одной коробочке зверобоя составляло 34 шт. Число цветков на особи в зависимости от популяции изменялось от 18 до 67 шт., масса цветков – от 1 до 2 г. На лесной поляне в популяциях зверобоя представлены все возрастные группы растений и имеется 20–25% ювенильных и имматурных растений. В остальных популяциях возрастные спектры правосторонние, что свидетельствует о неблагоприятных условиях существования растений. В данной работе показано, что по виталитетной структуре в зависимости от уровня антропогенной нагрузки популяции варьируют от процветающих до депрессивных. На сенокосах и пастбищах доля особей малого размера, вклад которых в продукцию сырья незначителен, возрастает до 60–70% (Злобин, Бондарева, 2000).

Впервые в Саратовской области проведено комплексное исследование *H. perforatum* (охвачены все природные зоны и подзоны области). Было изучено 44 его ценопопуляции степных, луговых, лесных, экотонных и антропогенно-трансформированных (на залежах и в молодых лесопосадках) местообитаний. Большинство ценопопуляций *H. perforatum* неустойчивы к природным и антропогенным факторам: нормальное состояние имели 30% от числа изученных, 16% ценопопуляций погибли в результате естественных процессов, 20% – от антропогенного влияния. В остальных (34%) ценопопуляциях вид был близок к выпадению (Пархоменко, 2012).

В Липецкой обл. в результате обследования природных популяций установлено, что зверобой продырявленный встречается рассеянно, редко образуя крупные заросли (Бубенчиков, Прокошева, 1987). Высота растений варьировала от 28 до 55 см, проективное покрытие – от 3 до 15%. Обнаружено уменьшение запаса травы зверобоя продырявленного за 10 лет на 25 т в связи с нерациональной эксплуатацией его зарослей заготовительными организациями, а также бесконтрольным сбором его населением. Несмотря на большие площади, занятые зверобоем, средняя урожайность его надземной части очень низкая (от 14 до 43 г/м²). Авторы указывают, что централизованные заготовки зверобоя проводить затруднительно в связи со значительной рассеянностью вида на больших площадях.

На территории южных районов Пермского края заросли травы зверобоя занимают 120 га, а возможный ежегодный объем заготовки составлял 2.5 т (Курицын и др., 2007).

Изучение зверобоя продырявленного в условиях культуры проводили в Западной Сибири (Тюрина и др., 1983, 1992; Тюрина, Баяндина, 1997), на Среднем Урале (Васфилова, 1991), в Украине (Маковецкая, 1992), Эстонии (Раал и др., 2004), Московской обл. (Семенихин и др., 2004; Семенихин 2007). Агротехника возделывания зверобоя продырявленного для средней полосы России разработана в ВИЛАР (Федоренко, Конон, 1978), где методом массового отбора из культивируемой популяции создан высокопродуктивный сорт Солнечный (Атлас..., 2006), для Западной Сибири – в ЦСБС, где создан сорт Золотодолинский (Тюрина, Баяндина, 1987, 1992), а также в Волго-Вятском регионе (Егошина и др., 2003).

На основании первичной интродукции в ботанических садах и коллекционных питомниках научно-исследовательских институтов зверобой продырявленный рекомендовался для производственного выращивания в Белоруссии (Кондратенко и др., 1968), Литве (Ражинскайте, 1970), Молдавии (Бодруг, 1976), Казахстане (Синицин, 1977), Таджикистане (Чукавин, 1977), Украине (Слепченко, 1981; Интродуцированные..., 1983).

Исследования зверобоя продырявленного в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (окрестности г. Новосибирска) начаты в 1968 г. с изучения его в природе. При этом исходили из основного положения эволюционной теории Н.И. Вавилова о внутривидовой дифференциации вида как сложной системы наследственных форм, связанных в своем генезисе с определенной средой и ареалом. Для изучения привлечен генофонд 38 географически отдаленных популяций данного вида. Методами массового и индивидуального отбора в культуре получен сорт-стандарт Золотодолинский (Тюрина и др., 1987). На основании первичной интродукции отобрана популяция из окрестностей с. Чемал (Северный Алтай), выде-

лившаяся по урожайности надземной фитомассы. Исследованы биологические особенности зверобоя и разработаны приемы интенсивной технологии его возделывания в условиях Западной Сибири. Авторы отмечают, что в условиях Новосибирской обл. именно на третий и четвертый годы жизни зверобой продырявленный дает устойчивый высокий урожай (19–29 ц/га) при рассадном и семенном способах возделывания; на пятый год жизни урожай снижается почти вдвое. Рекомендованный срок использования плантации – четыре года. Проверка способов возделывания зверобоя продырявленного показала возможность промышленной культуры этого растения в Новосибирской обл. (Тюрина и др., 1983).

Сравнительное изучение образцов зверобоя продырявленного, выращенных из семян, которые были получены из ботанических садов Алма-Аты, Москвы (ВИЛАР), Памира (Хорог), Чехии (Брно), Венгрии (Вацратота), а также лучших растений, выделенных из чемальской и памирской популяций с растениями сорта-стандарта Золото долины показало, что средние, максимальные и минимальные значения морфологических признаков у растений сорта-стандарта и почти всех изучаемых образцов на второй год повышаются. По средним показателям числа генеративных органов сорт-стандарт превосходит остальные образцы. При сравнительном изучении 50 лучших растений из чемальской и памирской популяций выделены номерные растения, балл которых был выше среднепопуляционного. Высокие урожаи имели популяции из ботанических садов Алма-Аты и Памира. Остальные образцы по урожайности значительно уступали сорту-стандарту. Сделан вывод, что для получения высокопродуктивной интродукционной популяции интерес представляют популяции из Памирского и Алма-Атинского ботанических садов, имеющие в своем составе ценные высокоурожайные формы с повышенным содержанием биологически активных веществ (Тюрина, Баяндина, 1997).

Наблюдения за ростом и развитием зверобоя продырявленного в посевах проводились в условиях Московской обл. (Семенихин и др., 2004). Растения в период начальных онтогенетических фаз имеют очень замедленные темпы роста и развития, вследствие чего сильно зарастают быстрорастущими сорняками и не выдерживают конкуренции за условия существования. Поэтому предлагается создавать агроценозы зверобоя посевом его семян под покров быстрорастущих с коротким вегетационным периодом однолетних сельскохозяйственных и лекарственных культур. Способы и средства борьбы с сорной растительностью в посевах зверобоя, связанные с многократным боронованием и культивациями междурядий в годы многолетнего использования плантаций приводят к сокращению ярусности агроценоза и старению его растений. Постоянное подкаши-

вание плантаций с конца августа до середины сентября приводит к омоложению генеративных растений и сохранению их высокой продуктивности. Также Д.И. Семенихиным (2007) были проведены исследования, целью которых стало изучение биологических и экологически безопасных способов снижения трудоемкости возделывания многолетних лекарственных культур (в том числе зверобоя продырявленного) на основе их совместного произрастания под покровом однолетних сельскохозяйственных и лекарственных культур в первый год создания промышленной плантации. Изучались вопросы онтогенеза в чистых посевах и при совместном произрастании с зерновыми, зернобобовыми и лекарственными культурами, сравнительные учеты урожайности по итогам трех лет культивирования растений в чистых и совместных посевах. Установлено, что в чистых и совместных посевах до уборки однолетних культур при высеве 1200 семян зверобоя на метр погонный (м.п.) показатели укоренения всходов составили в чистых посевах 82 и 60 шт./м.п. – в совместных посевах. Гибель проростков составила 94% от общего числа всхожих семян. Ко времени уборки однолетних сельскохозяйственных культур растения зверобоя чистых посевов завершали ювенильную фазу виргинильного периода развития и, минуя имматурное онтогенетическое состояние, вступали в генеративный период. В первый год вегетации зацветали и формировали плоды до 30–45% растений. В период совместного произрастания с викоовсяной смесью, люпином безалкалоидным, озимыми пшеницей, ячменем и ромашкой аптечной до 95–97% растений находились в фазе проростков и к концу первого года вегетации не успевали завершить ювенильную фазу развития. Лишь у некоторых растений до ухода в зиму отмечалось начало ветвления главного побега (имматурное онтогенетическое состояние). Со второго года вегетации до 40–50% растений совместных посевов переходило в генеративный период, тогда как в чистых посевах зверобоя этот показатель был выше в 1.5–2.0 раза. С третьего года вегетации происходило выравнивание чистых и совместных посевов по урожайности растительного сырья. Со второго года вегетации чистые посевы зверобоя обеспечивали два укуса травы. Совместные посевы на второй год давали только один урожай травы более низкого качества. В среднем, чистые посевы зверобоя продырявленного второго года вегетации превосходили совместные посевы того же возраста по продуктивности лекарственного сырья в три-четыре раза; семян – в восемь-девять раз. На третий и последующие годы вегетации совместные и чистые посевы зверобоя обеспечивали два укуса лекарственного сырья или один урожай семян с близкими по величине и качеству показателями.

Для повышения энергии прорастания семян и усиления ростовых процессов для зверобоя продырявленного рекомендуется пред-

посевная обработка семян регулятором роста Крезацин, КРП, 950 г/кг (торговое название: Ортокрезоксиуксусной кислоты триэтаноламмониевая соль) из расчета 2 мг/кг семян. Известно, что семенные плантации зверобоя поражаются гусеницами всеядной листовертки. Чтобы уберечь растения от листоверток, сотрудники ВИЛАР рекомендуют до начала периода цветения однократно опрыскивать семенные плантации инсектицидом Конфидор, ВРК, 200 г/л (торговое название: Имидаклоприд) из расчета 0.3 л/га. Все рекомендуемые пестициды входят в «Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации» (Защита..., 2006).

Разработка методов возделывания зверобоя продырявленного проводилась и на Среднем Урале (Васфилова, 1991). В данном регионе зверобой продырявленный находится на грани перехода в категорию редких видов. В работе был использован семенной способ посева в разные сроки (весной и осенью). Изучали растения, выращенные из семян репродукции Ботанического сада Уральского отделения (УрО) РАН и из семян, полученных из Берлина. Показано, что в первый год жизни растения достигают незначительной высоты (около 25 см) и, как правило, не вступают в генеративный период. Однако у некоторых образцов наблюдалось массовое (хотя и не очень обильное) цветение уже на первом году жизни. Сырая масса надземной части побегов длиной до 30 см одной особи на первом году жизни невелика – 4 г у растений берлинского происхождения и 10 г у растений репродукции Ботанического сада УрО. На втором году жизни этот показатель резко возрастает – соответственно в 20 и 35 раз. Сильно увеличиваются число побегов, их длина, размеры листьев. Изучались различные способы заготовки сырья зверобоя продырявленного – однократный и двукратный укосы надземной части. В варианте с двукратным скашиванием отмечено, что масса сырья во втором укосе в два-три раза превосходит таковую в первом, при этом число побегов в период с конца июня до конца августа достоверно не увеличивалось. В результате двухлетних наблюдений за ростом и развитием растений зверобоя продырявленного в культуре на Среднем Урале установлено, что на втором году жизни надземную часть можно собирать для практического использования, так как все растения вступают в генеративный период и накапливают довольно значительную массу. При этом более перспективен двукратный укос надземной массы, поскольку в данном варианте на 13–18% сбор сырья был выше, чем в варианте с однократным скашиванием.

При изучении зверобоя продырявленного, высаженного с различной густотой на опытной базе Института фармации Тартусского университета, показано, что при густоте посадки растений 30×30 и

40×40 см фитомасса надземной части 15 растений составляет 734 и 1187 г, что почти в два раза превышает таковой показатель у растений в варианте опыта с более плотной посадкой растений (20×20 см) (Раал и др., 2004). Максимальное число вегетативных побегов у растений наблюдалось при густоте посадки 40×40 см. Наиболее интенсивное образование генеративных побегов происходило у растений в вариантах опыта с густотой посадки 30×30 и 40×40 см. К концу вегетационного периода наибольшую среднюю высоту имели растения при схеме посадки 30×30 и 40×40 см, которая составляла 49 см. Авторы рекомендуют для получения максимального выхода лекарственного сырья зверобоя продырявленного высаживать растения на расстоянии 40 см друг от друга.

Известен опыт выращивания зверобоя продырявленного на Украине (г. Киев) (Маковецкая, 1992). Автором было проведено изучение особенностей развития данного вида в первый год вегетации, использовался рассадный способ выращивания растений. При изучении морфологических признаков учитывались следующие показатели: высота побега, наличие ответвлений, величина, форма и число листьев на побегах первого и других порядков, длина побегов первого и второго порядков, число плодов на побег. Наиболее активный рост побегов наблюдался в период бутонизации. Плодов на одном побеге насчитывалось 320 шт. Сырая масса одного растения в конце вегетации была 15, сухая – 5 г. Отмечено, что в условиях Украины зверобой продырявленный зацветает в первый год жизни, но продуктивность его незначительна.

В условиях Волго-Вятского региона изучались вопросы биологии и морфологии зверобоя продырявленного, агротехники возделывания, семеноводства (Егошина и др., 2003). Наилучшие результаты получены при выращивании сорта Золотодолинский селекции ЦСБС (г. Новосибирск). Урожайность воздушно-сухого сырья этого сорта за два сбора на втором году достигает 1–2 т/га, в последующие годы – 2.5–3.0 т/га, в то время как урожайность плантаций, созданных из семян природных форм, почти втрое ниже. Разработана технологическая схема возделывания зверобоя продырявленного в условиях Волго-Вятского региона.

Работа Л.П. Худяковой (1989) посвящена исследованию цветения, опыления и семенной продуктивности природной популяции зверобоя продырявленного, культивируемой в ботаническом саду Саратовского госуниверситета (1986–1987 гг.). Автор отмечает, что соцветие зверобоя продырявленного сложное метельчатое, относится к цимойдным соцветиям и представляет двойной дихазий с осями нескольких порядков. Оно достигает 69–222 (в среднем 145) мм длины и насчитывает 46–205 (в среднем 114) цветков. Через 13–15 дней после образования первых бутонов начинается цветение, ко-

торое осуществляется в три этапа: цветение основного верхушечного соцветия, дополнительных боковых осей генеративного побега и плагиотропных побегов. Раскрывание цветков на осях всех порядков происходит в акропетальном направлении (центральные – средние – верхние), сначала на верхних ярусах, затем на более нижних, спускаясь по ярусам соцветия в базипетальном направлении. Цветение популяции нарастает в течение двух-четырех дней, когда цветет лишь 10–15% соцветий. Начиная с четвертого-пятого дня цветет 100% соцветий популяции, и за последние три дня количество цветущих соцветий сокращается с 60 до 5%. Цветение основных соцветий при прохладной погоде продолжается почти месяц, в очень жаркую погоду ускоряется до 10–12 дней. После окончания цветения основного верхушечного соцветия в продолжение его через несколько дней начинается раскрывание цветков на дополнительных цветоносных осях генеративного побега, образующихся в пазухах листьев ниже и позже основного соцветия. Они бывают меньшего размера и цветут менее продолжительное время. Созревание плодов происходит через 45–50 дней после цветения, т.е. в конце июля–начале августа у ортотропных побегов. В одном соцветии зверобоя образуется от 31 до 193 (в среднем 103) плодов, что составляет 90% от общего числа цветков (процент плодоцветения).

Рост спроса на лекарственное сырье зверобоя продырявленного требует быстрого увеличения его производства при соблюдении требований к качеству сырья. Во время заготовок в период цветения большие запасы зверобоя уничтожаются, а вместе с ними снижаются потенциальные возможности естественного возобновления. Последнее обстоятельство и заставляет решать вопросы восстановления запасов в природе и искусственного выращивания на специальных плантациях (Интродуцированные..., 1983). Массовое производство зверобоя продырявленного высокого качества может быть достигнуто с использованием сочетания микроразмножения элитных клонов, массового клонального размножения и контролируемых систем выращивания. В последние годы много внимания уделяется вопросу микроразмножения зверобоя продырявленного (Соу, Самрег, 2002; Pawelczak et al., 2004). При использовании данного метода появляется возможность получать не только здоровый и выравненный полноценный посадочный материал зверобоя продырявленного как лекарственного сырья, но и вторичные метаболиты из каллуса и культуры клеток. Установлено, что для микроразмножения в качестве эксплантов могут быть использованы сегменты побегов с пазушными или верхушечными почками, заготовленными в апреле-мае. Кроме того, необходимо выведение новых элитных сортов зверобоя продырявленного с оптимизированными химическими свойствами и высоким урожаем, разработка техноло-

гий массового клонального размножения с обеспечением генетического постоянства, разработка технологий выращивания с обеспечением качества сырья, уборки урожая и первичной его переработки (Murch, Saxena, 2006).

В коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН зверобой продырявленный выращивается с 1994 г., семена получены по делектусам из ВИЛАР (Москва) и ботанического сада Саратовского госуниверситета. Первичное изучение вида в культуре в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми выявило перспективность его выращивания на Севере и необходимость дальнейших исследований биологии вида с целью введения его в культуру в северном регионе (Мишуров и др., 1999, 2003). В дальнейшем к изучению привлечены образцы из ботанических садов, находящихся в регионах с более суровыми климатическими условиями: Барнаула (1997 г.), Новосибирска (2000 г.), Горного Алтая (2001 г.), а также природного образца зверобоя продырявленного из пограничной Кировской обл. (Портнягина и др., 2007; Эчишвили, 2007, 2010; Эчишвили и др., 2007, 2008, 2009).

2.3. Химический состав и практическое использование

Представители семейства *Hypericaceae* Juss. имеют большое практическое значение прежде всего как плодовые растения. Едят и высоко ценят в тропиках плоды маммеи американской (*Mammea americana*), или «американского абрикоса». Употребляют в пищу в сыром виде или в компотах, сиропах плоды видов ридии (*Rheedia*), платонии замечательной (*Platonia insignis*), гарцинии и др. Хозяйственное значение видов данного семейства не исчерпывается съедобностью их плодов. Большую ценность имеют их смолы и камеди, применяемые в кораблестроении, при изготовлении всевозможных инструментов, а также в медицине. Под названием такамахака, или бальзам Марии, известна желто-зеленая смола из коры александрийского лавра, и как бурбонский такамахака – смола калофиллума такамахака (*Calophyllum takamahaka*). Смолу экономического значения дает симфония шариконосная (*Symphonia globulifera*). Источником коммерческого гуммигута (смеси смолы и камеди), используемого для производства акварельных красок и лаков и применяемого в медицине как сильно действующее слабительное, является индокитайская гарциния Ханбери (*Garcinia hanburyi*) и в меньшей степени другие виды гарциний. Ценные свойства гуммита, легко образующего водную эмульсию, были известны уже старым мастерам восточной живописи. Семена многих видов являются источником жиров. Африканское сальное дерево (*Pentadesma hutyracea*) дает жир, используемый как пищевой, для освещения, в производ-

стве маргарина, мыла и свечей. Получают жиры из семян африканской алланблэкии Штульмана (*Allanblackia stuhlmannii*), видов калофиллума, мезуи и др. Из семян гарцинии индийской (*Garcinia indica*) и гарцинии морелла (*G. morella*) добывают известный в Индии пищевой, технический и медицинский жир «kokambutter». Очень популярны виды *Hypericaceae* Juss. у населения тропиков как лекарственные растения. В Индии медицинские использование многих из них восходит к очень древним временам. Некоторые виды, как александрийский лавр, гарциния морелла, используются в народной медицине столь широко, что они могут быть названы «средством от всех болезней». Представляет ценность древесина многих видов: железного дерева, калофиллумов, гарциний и др., находящая локальное применение как строевая, поделочная, идущая на шпалы, столбы, корабельные мачты, сельскохозяйственный инвентарь и пр. В отличие от тропиков, в умеренных теплых и субтропических странах немногочисленные виды семейства не имеют большого практического значения. Например, некоторые кустарниковые виды зверобоя с красивыми желтыми цветками выращивают как декоративные растения.

Надземная часть зверобоя продырявленного применяется в ликеро-водочном производстве, а также для ароматизации некоторых виноградных вин. Верхушечные части цветущих растений используются как пряность в рыбной промышленности, в рецептах новых тонизирующих напитков, для окрашивания шерсти и шелка в золотистые и зеленые тона (Растительные..., 1986). Растение медоносное, является перганосом (Интродукция..., 1965; Куликов, 1975; Машанов, Покровский, 1991).

Химический состав растений из рода *Hypericum* L. сложен и разнообразен по типу структур биологически активных соединений. Ведущую роль в терапевтических свойствах видов этого рода играют нафтодиантроны (антрахиноны), флавоноиды и производные гиперфорина (Минаева, 1991; Беленовская, Буданцев, 2004). Содержание этих веществ не является постоянным, однако стандартом предусматривается, чтобы сырье содержало не менее 25% экстрактивных веществ, извлекаемых 40%-ным спиртом (Государственная фармакопея..., 1989). Нафтодиантроны – природные пигменты красного цвета, обладающие фотодинамической активностью, в целом характерны для рода *Hypericum*. Содержание гиперидина и его структурных аналогов определяется колориметрическими и спектрофотометрическими методами, а также различными видами хроматографии: тонкослойной, газо-жидкостной и жидкостной (Беликов и др., 1990; Маковецкая и др., 1991; Вайнштейн и др., 2004).

Hypericum perforatum L. – древнейшее и широко применяемое в настоящее время в научной и народной медицине растение (Лекар-

ственное..., 1991; Махлаюк, 1993; Государственный..., 1995). В качестве лекарственного сырья используются верхушечные, облиственные цветоносные стебли растения (*Herba Hyperici*). Сырье заготавливают в фазу цветения до появления незрелых плодов, срезая облиственные верхушки побегов длиной до 25–30 см без грубых оснований стеблей (Современная..., 1988; Растения..., 1996). Согласно требованиям Государственной фармакопеи, цельное сырье зверобоя состоит из стеблей длиной до 30 см с листьями, цветками и недозрелыми плодами. Измельченное сухое сырье включает кусочки стеблей, листьев (серовато-зеленого цвета), цветков (желтого цвета) различной формы и недозрелых плодов, проходящих сквозь сито с отверстиями диаметром 7 мм. Запах слабый, своеобразный. Вкус горьковатый, слегка вяжущий. Срок годности сырья три года (Государственная фармакопея..., 1989). Проведено морфолого-анатомическое изучение свежесобранной травы зверобоя продырявленного. Обнаружены диагностические признаки надземной части (травы), которые могут быть использованы в качестве характеристик подлинности сырья. Результаты проведенного исследования использованы для разработки проекта Фармакопейной статьи на свежесобранное сырье зверобоя продырявленного, применяемого в гомеопатии (Цветаева и др., 2006; Фролова и др., 2009).

Сравнительное изучение химического состава травы зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.), пятнистого (*H. maculatum* Crantz.), жестковолосистого (*H. hirsutum* L.) и изящного (*H. elegans* Steph.) выявило отличия в содержании основных групп действующих веществ. Наиболее высокий уровень содержания флавоноидов и антраценпроизводных установлен в траве зверобоя продырявленного (Правдивцева, Куркин, 2009).

Содержание эфирного масла является характерным признаком видов рода *Hypericum* и составляет от 0.01 до 1.75%. Оно локализуется в секреторных канальцах плодов и стеблей, в многочисленных эндогенных образованиях листьев и цветков. В медицине эфирное масло зверобоя продырявленного не нашло самостоятельного применения, но не исключено его комплексное действие в спиртовых и масляных экстрактах, применяемых в лечебных целях (Чаплинская, 1985). Исследование содержания и компонентного состава эфирного масла зверобоя продырявленного подробно проведено на растениях, собранных на территории Башкортостана (Жудашкина и др., 2006). Эфирное масло представляет собой жидкость светло-желтого цвета со специфическим запахом. Количественное содержание эфирного масла в траве зверобоя продырявленного, собранного на анализ в фазу цветения, составило 0.13–0.17%. В составе эфирного масла обнаружено 148 соединений, из них идентифицировано 85 компонентов. В составе эфирного масла преобладают сесквитерпе-

новые углеводороды (69%), из которых в максимальном количестве содержится кариофиллен оксид. На долю монотерпенов приходится 20% от состава эфирного масла. Основным компонентом является б-пинен. Содержание насыщенных углеводов и высших жирных кислот составило 9% от состава эфирного масла. Преобладающими соединениями являются пальмитиновая кислота и докозан.

В результате фармакологических исследований показано, что в спиртовой фракции экстракта зверобоя рутина содержится 2.3 мг/мл. Изучение масляной фракции экстракта зверобоя показало наличие девяти индивидуальных веществ, среди которых идентифицированы кислота хлорогеновая, биапигенин и гиперидин. Содержание этих веществ в масляной фракции оказалось несколько ниже, чем в спиртовой. Результаты работы свидетельствуют о том, что спиртовая и масляная фракции могут быть включены в наружные лекарственные формы – гидрогели и олеогели. На основании полученных данных сделано заключение о возможности применения разработанного состава для коррекции лучевого ожога (Москаленко и др., 2006). Проведено изучение влияния 2%-ного раствора карбамида и растворов сульфата кобальта на накопление суммы флавоноидов в сырье при внекорневой подкормке растений в фазу бутонизации, что позволило увеличить содержание суммы флавоноидов в листьях и цветках в среднем на 1.5%, в стеблях – на 0.9% (Бабаева и др., 2008).

Обнаружение антидепрессантной активности экстракта зверобоя продырявленного вызвало большой интерес к исследованию химического состава и биологической активности его компонентов. В последние годы выявлены новые компоненты химического состава этого вида и изучена их биологическая активность (Беленовская, Буданцев, 2004). Надземная часть зверобоя продырявленного содержит (%) конденсированные производные антрацена: гиперидин (0.1–0.4), псевдогиперидин, протопсевдогиперидин, гиперикодегидродиантрон, франгулаэмодинантронол; катехиновые дубильные вещества (до 10); флавоноиды (2–5): кверцетин, рутин (0.5–0.7), кверцитрин (0.4–0.5), изокверцитрин (1.2), гиперин (0.6–1.8); углеводы и родственные соединения: маннит (1.1–2.0); эфирное масло (0.01–1.25), в его составе мирцен, цинеол, лимонен и др. (Baser et al., 2002; Smelcerovic et al., 2007); стероиды: в-ситостерин; сапонины тритерпеновые; алкалоиды (0.31); холин; витамины: С, Р и РР; фенолкарбоновые кислоты и их производные: кофейная (0.1), хлорогеновая; кумарины; катехины; дубильные вещества (2.8–12.4); антоцианы (5.7); лейкоантоцианидины; высшие алифатические углеводороды: октакозан, триаконтан; высшие алифатические спирты; каротиноиды: каротин, виолаксантин и др.; смолистые вещества (17); никотиновая кислота (Растительные..., 1986); 14.9% протеина, 15

важнейших аминокислот (Шейна, 2008). При изучении экстрактов зверобоя продырявленного гексаном и метил-*трет*-бутиловым эфиром методом хроматомасс-спектрометрии обнаружены ранее не идентифицированные кислые и нейтральные компоненты: алифатические кислоты с длиной цепи от 12 до 18, дегидроабиетиновая кислота, гентриаконтан, метилтетраконазол, пентаконазол, в-амирин, метилолеонолат, кампестерин, стигмастерин, сквален. Основными тритерпеновыми компонентами зверобоя продырявленного являются в-ситостерин и метилолеонолат. Определены содержание и компонентный состав полипренолов, обнаруженных в свободном и ацелированном виде. Полипренолы и долихолы вызывают пристальный интерес ученых всего мира, так как проявляют разнообразные виды физиологической активности при почти полном отсутствии побочных эффектов (Баяндина, Кукина, 2003; Кукина и др., 2007; Bayandina, Kukina, 2004). **Зверобой продырявленный** накапливает в своем составе наряду с биологически активными веществами и минеральные вещества: натрий, калий, кальций, марганец, железо, цинк, медь, свинец, а также следы (менее 0.001 мг/кг) кадмия, мышьяка и ртути (Ефремов и др., 2002). В зверобое найдены бифлавоновые соединения, главное из которых – аментофлавоны – обладает противовоспалительной и противоязвенной активностью (Zdunic et al., 2009).

Главными антрахиноновыми (нафтодиантроновыми) компонентами надземной части зверобоя продырявленного являются гиперин и псевдогиперин (Brockmann et al., 1939, 1974; Barnes et al., 2001). Непосредственными предшественниками гиперинов считаются протогиперин и протопсевдогиперин – нестабильные соединения, которые при воздействии света легко превращаются в стабильные компоненты гиперин и псевдогиперин соответственно (цит. по: Беленовская, Буданцев, 2004). Гиперин – красный пигмент, локализован в железках цветков, листьев и стеблей. Это соединение, близкое к гематопорфиру, характеризуется широким спектром биологической активности. Особо обращает внимание антивирусная активность гиперина – против дитомегаловируса, вирус папилломы человека, гриппа, гепатита В, СПИДа и др. (Ломаченко и др., 1998; Meruelo et al., 1988; Mahady et al., 2001). Гиперин играет роль катализатора некоторых внутриклеточных реакций и фактора, регулирующего важные жизненные процессы организма. Кроме того, является фотодинамическим веществом, повышающим поглощение ультрафиолетовых лучей кожей. Высокое содержание фенольных соединений, обладающих выраженной противогрибковой активностью, наряду с другими лекарственными растениями, наблюдается и в зверобое продырявленном (Морозова, Благоразумная, 2008). Антимикробные действия определены содержа-

нием гиперфорина. Он, обладая бактерицидной активностью, подавляет рост и размножение грамположительной флоры, в том числе золотистого стафилококка (Давыденков, 2003; Шеина, 2008). Большое внимание уделяется изучению содержания и закономерностей накопления гиперидина, флавоноидов, дубильных веществ и эфирного масла в надземных частях зверобоя продырявленного как отечественными, так и зарубежными исследователями. Гиперидин, его производные и гиперфорин являются одними из важнейших фармакологически активных компонентов зверобоя продырявленного (Albert et al., 2002; Soelberg et al., 2007). **Препараты зверобоя продырявленного** – лидеры среди антидепрессантов растительного происхождения. Эффект препаратов на основе экстракта зверобоя обусловлен сложным биохимическим составом и сочетанием нескольких механизмов действия: ингибированием моноаминоксидазы, ингибированием обратного захвата серотонина и норадреналина. Эффективность лекарственных средств на основе экстракта зверобоя в лечении депрессии легкой и умеренной степени тяжести доказана результатами многочисленных клинических испытаний, а также мета-анализом более 20 исследований, в которых принимали участие более 1500 чел. Хороший клинический эффект и безопасность приема позволяют широко применять препараты на основе экстракта зверобоя, в особенности в тех случаях, когда прием синтетических антидепрессантов противопоказан (Ломаченко, 1999; Горьков и др., 2000; Соколов, 2000; Морозова и др., 2001; Стаценко, Тыщенко, 2007; Табеева, Азимова, 2008; Шеина, 2008; Симуткин, 2009; Wenzel, 1959; Soelberg et al., 2007).

Установлено, что нейротропная активность лекарственных средств из сырья фармакопейных видов рода *Hypericum* обусловлена комплексом биологически активных соединений, среди которых главными являются флавоноиды и антраценпроизводные (Куркин и др., 2005; Куркин, Правдивцева, 2008; Куркин и др., 2009; Butterweck et al., 1998, 2000; Patoika, 2003). Выявлено, что содержание гиперидина, флавоноидов и дубильных веществ выше в соцветиях, чем в остальной надземной части растений, и не зависит от густоты посадки растений (Раал и др., 2004). Большая часть гиперидинов (88%) и половина флавоноидов (51%) находятся в генеративных органах, особенно в цветках и бутонах (Баяндина, 2003). Изучение антиоксидантных свойств настоя из листьев зверобоя продырявленного показало высокую антиоксидантную активность листьев данного вида (Шутова, 2007). Выявлено ингибирующее действие экстракта из семян зверобоя продырявленного на ряд органических веществ. Установлено, что в низких концентрациях гиперидин обладает свойствами антиоксиданта, при высоких концентрациях это соединение выступает в роли прооксиданта (Варданян и др., 2007).

Исследования, проведенные в Башкортостане (Ломаченко, 1999), выявили, что количество флавоноидов в листьях и цветках зверобоя продырявленного возрастает при продвижении с юга на север республики. Количество же гиперидина, напротив, выше у растений из южных районов. Учитывая ценность гиперидина, представляет интерес изучение закономерностей его накопления непосредственно в растениях-продуцентах, что позволило бы оптимизировать технологию его получения (Ломаченко и др., 1998). Авторами установлено, что при интродукции с увеличением возраста растений содержание гиперидина возрастает как в цветках, так и в листьях зверобоя продырявленного. Отмечено, что индивидуальная изменчивость состава фенольных соединений в большей степени проявляется в природных местообитаниях по сравнению с условиями культуры, что объясняется выравненностью экологических условий, в которых произрастают растения-интродуценты, а также практическим отсутствием межвидовой конкуренции на опытных участках (Ломаченко и др., 2001). В настоящее время показано, что содержание гиперидинов в культивируемых растениях выше в шесть раз (до 1.4% на сухое вещество) в сравнении с дикорастущими растениями, однако содержание гиперидина ниже (Kirakosyan et al., 2003).

Разнообразие биологически активных веществ в зверобое продырявленном обуславливает разностороннее применение его препаратов. Трава зверобоя продырявленного входит в фармакопеи России, Чехии, Польши, Франции, Болгарии и других стран. Во Франции получен препарат, стимулирующий деятельность сердца и регенерацию тканей; в Чехии – препарат «Флорестин» для лечения гинекологических заболеваний; в Болгарии – катехиновый препарат «Пефлавит», обладающий Р-витаминной активностью, используется при капилляротоксикозах, атеросклерозе и др.; в Италии – препарат для лечения желчнокаменной болезни. В России – препарат «Новоиманин» для лечения инфицированных ран, ожогов, гайморитов в виде аэрозолей при пневмониях, туберкулезе легких, острых катарах верхних дыхательных путей. Препарат «Гифларин» применяется при лечении острых и хронических нефритов, неврозов. Экстракт зверобоя входит в состав препарата «Фитолитум», способствующего растворению мочевых камней. За рубежом трава зверобоя продырявленного служит сырьем для получения антидепрессантных препаратов, таких как «Деприм» и «Негрустин», разрешенных для применения на территории РФ (Правдивцева, Куркин, 2007).

Установлено местноанестезирующее, бактериостатическое действие препаратов из зверобоя, способность очищать рану от некротических тканей и гнойного содержимого, активировать процесс ее заживления. Применяют препараты зверобоя при гастритах с се-

креторной недостаточностью, холециститах, гепатитах, дискинезиях желчных путей, застое желчи в желчном пузыре, метеоризме. Препараты зверобоя действуют на сердечно-сосудистую систему, увеличивают амплитуду сердечных сокращений, и умеренно повышают артериальное давление, улучшают венозное кровообращение и кровоснабжение жизненно важных органов, снимают спазм кровеносных сосудов, особенно капилляров, и оказывают капиллярорекрепляющее действие. Они назначаются при нарушениях периферического кровообращения с явлениями застоя, при микроциркуляторных расстройствах. Зверобой обладает диуретическим действием путем увеличения клубочковой фильтрации, уменьшения напряжения стенок мочеточников и улучшения гемодинамики в почках. В связи с этим препараты зверобоя назначаются при снижении фильтрационной способности почек, функциональной недостаточности почечных клубочков как вспомогательное средство при мочекаменной болезни. Пигмент гиперидин повышает чувствительность кожи человека к действию солнечного света. С целью устранения депигментированных (белых) пятен на коже при витилиго используется сгущенный экстракт зверобоя.

Проведено сравнительное изучение водно-спиртовых препаратов травы зверобоя и импортных лекарственных средств, содержащих сухой экстракт зверобоя: «Деприм», «Негрустин» и «Гелариум гиперикум». Показано, что содержание суммы флавоноидов и антраценпроизводных существенно отличается в различных лекарственных формах, однако их соотношение между собой достаточно стабильно, за исключением настойки зверобоя на 40%-ном этиловом спирте. В случае препарата «Зверобоя настойка» наибольшее содержание биологически активных соединений, особенно антраценпроизводных, отмечается в образцах, экстрагентом в которых служил 70%-ный этиловый спирт. Проведенные исследования свидетельствуют о возможности создания отечественных антидепрессантных лекарственных средств, близких по химическому составу зарубежным препаратам из травы зверобоя. Обоснована целесообразность стандартизации лекарственных средств на основе травы зверобоя по содержанию суммы флавоноидов (в пересчете на рутин) и суммы антраценпроизводных (в пересчете на гиперидин) (Куркин, Правдивцева, 2008). Лечебные свойства зверобоя сочетаются с нерезким горьковато-вяжущим бальзамическим запахом. Наличие витаминов дополняет лечебный эффект (Современная фитотерапия, 1988).

Разработаны состав и технология геля с экстрактом зверобоя на 70%-ном этиловом спирте, который «изотоничен» коже, в сочетании с антиоксидантом феруловой кислотой, применяемой как защитный фильтр в связи со светочувствительностью извлечений травы зверобоя. Сделано заключение о возможно-

сти применения разработанного состава для лечения лучевого ожога (Москаленко и др., 2006).

Зверобой продырявленный является сильным адаптогеном, т.е. действует подобно женьшеню, элеутерококку и другим аралиевым. Благодаря воздействию зверобоя повышается выносливость к физическим и нервным нагрузкам, значительно усиливается сопротивляемость организма инфекциям. Зверобой мягко повышает артериальное давление, особенно он показан женщинам с вегето-сосудистой дистонией по гипотоническому типу. Зверобой продырявленный обладает сильным противовоспалительным действием, в том числе улучшает микроциркуляцию и рассасывает инфильтраты, что не только само по себе способствует излечиванию от тяжелых заболеваний, но и способствует проникновению антибиотиков к очагу инфекции. Получено подтверждение его противоглистных и мочегонных свойств. В гомеопатической практике используется как все растение зверобоя, так и его отдельные части как обезболивающее, кровоостанавливающее и регенерирующее средство, а также при поражениях центральной и периферической нервных систем (Горьков и др., 2000; Давыденков, 2003).

Зверобой продырявленный слаботоксичен. По токсико-фармакологическому эффекту относится к группе «б», включающей в себя растения, которые могут быть использованы при фитотерапии хронических заболеваний, но с ограничением дозы и сроков их назначения не более пяти-семи дней, с обязательным введением этих растений в сборы в соотношении 1:4–1:5 (Колесова и др., 1998). При длительном применении в чистом виде может вызвать неприятные ощущения в области печени и чувство горечи во рту (Соколов, Замотаев, 1993). Изучение лечебных свойств зверобоя продырявленного продолжается.

Глава 3.

ВНУТРИВИДОВАЯ ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *HYPERICUM PERFORATUM*

Важнейшими задачами повышения эффективности интродукционных исследований являются познание закономерностей изменчивости признаков и свойств растений в популяциях, установление причин, определяющих изменчивость, выявление связей между признаками (Мишуров, 1984; Скворцов, 1986, Мишуров, Зайнуллина, 1998; Harper, 1977).

Определение степени изменчивости признаков, представление об амплитуде их варьирования при интродукции растений имеет большое значение для понимания процессов морфогенеза и приспособления к новой среде, понимания роли тех или иных экологических факторов, приводящих к изменчивости растений. С практической точки зрения познание закономерностей внутривидовой изменчивости позволяет рационально использовать генофонд, результативно вести селекционную и семеноводческую работу (Интродукция..., 2008).

Под внутривидовой изменчивостью понимают проявление разноразличности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов одного вида, фиксируемое в один и тот же отрезок времени (Мамаев, 1973). Разнообразие особей внутри вида отражает термин «внутривидовая изменчивость» (внутрипопуляционная, или индивидуальная, и межпопуляционная – географическая, или экологическая) (Зайцева, 1975; Яблоков, 1987). Индивидуальная изменчивость понимается как проявление генотипической дифференциации особей в пределах популяции (Мамаев, 1973).

Сравнительный анализ индивидуальной изменчивости по 10 количественным морфологическим признакам побега проводили у семи образцов зверобоя продырявленного разного географического происхождения в течение трех лет (2005–2007 гг.) в фазе массового цветения растений. Результаты исследований представлены в табл. 1, 2 и на рис. 3, 4.

Высота растений. На второй год жизни (2005 г.) высота растений разных образцов в фазе массового цветения составляла 46–54 см, на третий (2006 г.) – 74–89, четвертый (2007 г.) – 53–71 см.

Таблица 1
Морфологическая характеристика растений *H. perforatum* разного возраста в 2005* (первая строка), 2006 (вторая строка) и 2007 (третья строка) гг., М±m (Сv, %)

| I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----------------|----------------|---------------|------------------------------|---------------|---------------|---------------|-------------|
| 53.8±0.98 (3) | 24.6±0.52 (4) | – | Образец из Новосибирска | 2.0±0.05 (9) | 0.9±0.05 (11) | 2.8±0.09 (11) | 244±16 (15) |
| 74.3±0.9 (5) | 29.6±1.08 (16) | 7.2±0.4 (27) | 14.0±0.7 (28) | 3.0±0.09 (9) | 1.3±0.03 (7) | 2.8±0.05 (6) | 248±7 (5) |
| 64.5±1.1 (8) | 22.8±0.4 (9) | 7.3±0.5 (36) | 18.8±0.8 (25) | 3.0±0.02 (4) | 1.3±0.02 (6) | 3.0±0.05 (6) | 294±20 (11) |
| 52.0±1.04 (11) | 28.1±1.37 (2) | – | Сорт Золотополинский | 2.7±0.08 (9) | 0.9±0.03 (9) | 2.6±0.08 (10) | 364±33 (23) |
| 73.5±1.5 (9) | 33.5±1.22 (16) | 7.7±0.6 (40) | 23.0±1.0 (24) | 2.9±0.06 (12) | 1.6±0.06 (19) | 2.9±0.02 (3) | 444±12 (4) |
| 64.0±1.4 (10) | 23.9±0.3 (7) | 7.1±0.4 (31) | 19.1±0.8 (24) | 3.0±0.04 (6) | 1.5±0.02 (8) | 2.9±0.03 (4) | 245±10 (7) |
| 48.7±1.3 (6) | 29.7±0.72 (4) | – | Образец из Кировской области | 2.1±0.09 (15) | 1.1±0.05 (14) | 2.8±0.08 (9) | 257±55 (48) |
| 88.7±1.2 (6) | 44.5±1.28 (13) | 7.7±0.6 (43) | 22.0±1.5 (38) | 3.5±0.04 (7) | 1.5±0.03 (12) | 3.0±0.03 (3) | 375±6 (3) |
| 71.3±1.4 (9) | 24.3±0.5 (11) | 7.0±0.5 (38) | 15.8±1.25 (44) | 2.7±0.03 (6) | 1.2±0.09 (8) | 2.8±0.04 (5) | 267±20 (13) |
| 52.2±1.05 (5) | 28.0±2.06 (16) | – | Образец из Сыктывкара | 2.0±0.05 (8) | 1.0±0.04 (5) | 2.8±0.05 (5) | 222±43 (61) |
| 74.8±0.9 (6) | 33.4±1.19 (16) | 7.9±0.5 (32) | 17.6±0.7 (21) | 3.1±0.11 (11) | 1.6±0.08 (16) | 2.7±0.06 (7) | 279±9 (5) |
| 62.0±1.1 (8) | 22.5±0.4 (11) | 7.4±0.4 (28) | 18.0±1.0 (29) | 3.1±0.04 (7) | 1.6±0.03 (9) | 2.8±0.05 (6) | 340±54 (27) |
| 46.0±1.33 (7) | 25.7±0.83 (6) | – | Образец из Саратова | 2.2±0.05 (7) | 0.8±0.03 (10) | 2.7±0.08 (10) | 293±32 (25) |
| 80.8±1.03 (6) | 31.5±0.9 (13) | 8.2±0.4 (27) | 19.0±1.1 (30) | 3.5±0.08 (8) | 1.8±0.11 (19) | 2.6±0.04 (5) | 400±1.2 (2) |
| 67.7±1.4 (9) | 23.0±0.4 (10) | 10.1±0.3 (16) | 16.6±0.8 (28) | 3.4±0.07 (5) | 1.7±0.03 (9) | 3.1±0.05 (5) | 320±28 (15) |
| 46.8±0.89 (4) | 24.2±0.36 (3) | – | Образец из Горного Алтая | 2.2±0.05 (8) | 0.8±0.03 (8) | 2.4±0.06 (8) | 313±20 (14) |
| 76.0±0.8 (4) | 36.3±1.27 (16) | 9.1±0.5 (31) | 19.0±1.14 (33) | 4.2±0.15 (11) | 1.5±0.10 (21) | 2.5±0.03 (4) | 384±7 (3) |
| 53.0±1.3 (11) | 22.8±0.4 (10) | 10.5±0.4 (23) | 26.3±1.8 (37) | 4.0±0.2 (4) | 1.5±0.07 (24) | 2.9±0.04 (4) | 540±47 (9) |
| 48.3±0.68 (3) | 24.4±0.57 (4) | – | Образец из Барнаула | 2.1±0.06 (9) | 0.7±0.02 (8) | 2.9±0.08 (8) | 300±31 (23) |
| 75.3±1.45 (9) | 33.6±0.81 (11) | 8.0±0.5 (36) | 15.0±0.9 (32) | 3.4±0.10 (10) | 1.7±0.07 (13) | 2.8±0.04 (5) | 276±12 (7) |
| 71.0±2.16 (5) | 24.2±0.40 (9) | 9.4±0.5 (29) | 16.7±0.8 (25) | 3.6±0.03 (4) | 1.8±0.03 (9) | 2.9±0.07 (7) | 274±30 (19) |

Примечание: * в 2005 г. – растения второго, в 2006 г. – третьего и в 2007 г. – четвертого годов жизни; I – высота растений, II – длина соцветия, III – длина вегетативных побегов второго порядка, см; IV – длина генеративных побегов второго порядка, см; V и VI – соответственно длина и ширина развитого стеблевого листа, см; VII – диаметр цветка, см; VIII – число цветков, шт./побеги; прочерк – нет данных.

Таблица 2

**Уровень изменчивости числа побегов *H. perforatum* разных лет жизни
в фазе массового цветения**

| Побеги | Год жизни | № образца | | | | | | |
|--------------|-----------|-----------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| Генеративные | 2 | 8±0.5* | 7±0.4 | 6±0.4 | 9±0.6 | 7±0.6 | 6±0.4 | 3±0.3 |
| | | 32** | 36 | 33 | 33 | 39 | 40 | 69 |
| Вегетативные | | 18±1.3 | 55±3.0 | 19±1.5 | 24±2.4 | 36±3.1 | 25±1.7 | 12±1.4 |
| | | 40 | 30 | 40 | 50 | 45 | 44 | 46 |
| Генеративные | 3 | 52±1.3 | 182±1.5 | 69±1.4 | 74±0.9 | 51±0.6 | 77±0.8 | 76±0.9 |
| | | 11 | 4 | 9 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| Вегетативные | | 8±0.4 | 7±0.6 | 5±0.4 | 7±0.4 | 4±0.2 | 6±0.3 | 6±0.2 |
| | | 20 | 37 | 30 | 23 | 26 | 21 | 18 |
| Генеративные | 4 | 27±4.2 | 41±7.7 | 18±1.9 | 34±3.2 | 29±4.4 | 12±1.2 | 25±2.4 |
| | | 27 | 33 | 18 | 16 | 26 | 18 | 17 |
| Вегетативные | | 7±0.9 | 8.7±1.3 | 5±0.7 | 4±0.7 | 9±1.3 | 4±0.7 | 7±1.7 |
| | | 21 | 27 | 25 | 31 | 27 | 27 | 43 |
| Генеративные | 6 | 15±2.1 | 12±2.1 | 13±2.5 | 19±2.9 | 13±2.9 | 15±3.2 | 12±1.5 |
| | | 43 | 53 | 61 | 49 | 71 | 68 | 39 |
| Вегетативные | | 3±0.9 | 5±1.0 | 3±0.7 | 6±1.3 | 3±0.6 | 2±0.3 | 1±0.3 |
| | | 80 | 71 | 85 | 72 | 66 | 56 | 85 |

Примечание: * число побегов первого порядка, шт./особь; ** коэффициент вариации, Cv %; 1, 2, 3...7 – происхождение образцов, см. на рис. 3.

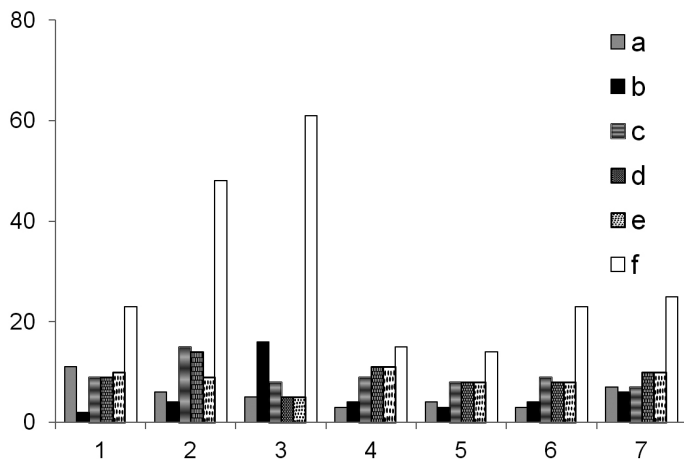


Рис. 3. Коэффициенты изменчивости (Cv, %) признаков генеративного побега у растений *H. perforatum* второго года жизни (2005 г.)

По оси абсцисс – образцы; по оси ординат – Cv, %. Признаки: а – высота растений; б – длина соцветия; с, d – соответственно длина и ширина развитого стеблевого листа; е – диаметр цветка и f – число цветков на побег; происхождение образцов: 1 – сорт Золото долинский, 2 – Кировская обл., 3 – Сыктывкар, 4 – Новосибирск, 5 – Горный Алтай, 6 – Барнаул, 7 – Саратов.

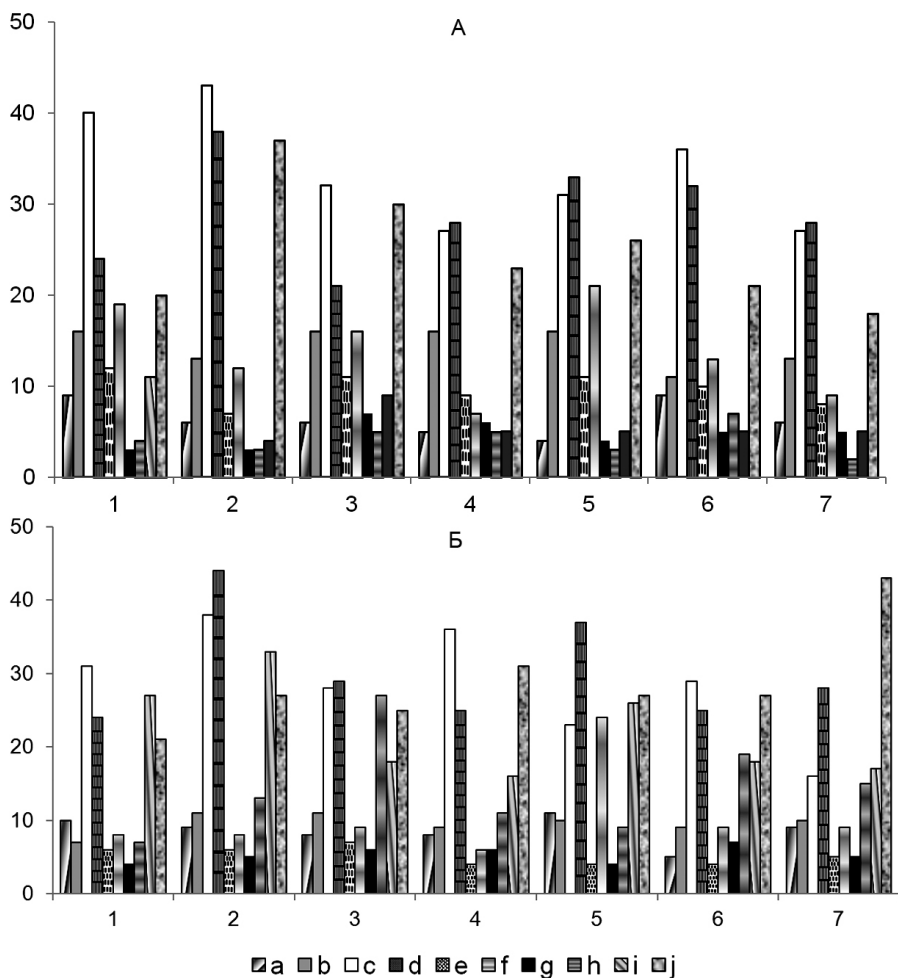


Рис. 4. Коэффициенты изменчивости (C_v , %) признаков генеративного побега *H. perforatum*: А – данные 2006 г.; Б – 2007 г.

По оси абсцисс – образцы; по оси ординат – C_v , %.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 3.; признаки: а – высота растений; б – длина соцветия; с, d – соответственно длина вегетативных и генеративных побегов второго порядка; е, f – соответственно длина и ширина развитого стеблевого листа; g – диаметр цветка; h – число цветков на побег; i, j – соответственно число генеративных и вегетативных побегов первого порядка.

Годы исследований отличались между собой по метеорологическим условиям, однако высота растений варьировала незначительно. Для этого признака характерны очень низкий и низкий уровни изменчивости во все годы наблюдений по шкале С.А. Мамаева (1975). Коэффициент вариации (C_v) изменялся от 3 до 11% (табл. 1). Итак, высота растений является стабильным признаком, что согласуется с данными Е.В. Тюриной и др. (1983).

Длина соцветия. Минимальное значение признака отмечено у образца из Сыктывкара (23), максимальное – у образца из Кировской обл. (45 см). Данный признак варьировал по годам от очень низкого до среднего уровня изменчивости. Так, для 2005 г. характерен очень низкий уровень ($C_v = 2-6\%$), кроме образца из Сыктывкара, у которого данный признак варьировал на среднем уровне ($C_v = 16\%$) (рис. 3); для 2006 г. – средний ($C_v = 11-16\%$) (рис. 4А) и для 2007 г. – низкий ($C_v = 7-11\%$), что отмечено для всех образцов (рис. 4Б).

Длина вегетативных побегов второго порядка. В 2006 и 2007 гг. для всех образцов отмечены высокий и очень высокий уровни изменчивости данного признака ($C_v = 23-43\%$) и только в 2007 г. для образца из Саратова – средний уровень ($C_v = 16\%$).

Длина генеративных побегов второго порядка. Значения признака изменялись от 14 (образец из Новосибирска) до 26 см (с Горного Алтая). Данный признак характеризовался высоким уровнем изменчивости во все годы наблюдений ($C_v = 21-38\%$), только для образца из Кировской обл. в 2007 г. был отмечен очень высокий уровень этого признака ($C_v = 44\%$).

Длина развитого стеблевого листа. Значения признака варьировали у образцов от 2 до 4 см в зависимости от возраста растений. Максимальные значения данного признака отмечены в 2006 и 2007 гг. (3–4 см) для растений третьего и четвертого годов жизни, минимальные – в 2005 г. (2–3 см) – для растений второго года жизни. Во все годы наблюдений этот признак характеризовался низким уровнем изменчивости ($C_v = 7-12\%$), только для образца из Кировской обл. в 2005 г. отмечался средний уровень ($C_v = 15\%$), а в 2007 г. – очень низкий уровень для образцов из Новосибирска, Кировской обл., Саратова, Горного Алтая и Барнаула ($C_v = 4-6\%$).

Ширина развитого стеблевого листа. Для данного признака, который варьировал от 0.7 до 1.8 см, отмечен размах изменчивости от очень низкого до высокого. В 2005 г. образцы характеризовались в основном низким уровнем изменчивости ($C_v = 7-12\%$), кроме образца из Кировской обл., для которого отмечен средний уровень ($C_v = 14\%$), и образца из Сыктывкара – очень низкий ($C_v = 5\%$). В 2006 г. у большинства образцов наблюдался средний уровень изменчивости этого признака ($C_v = 13-19\%$), только для образцов из Новосибирска

и Кировской обл. – низкий уровень ($C_v = 7-12\%$). В 2007 г. шесть образцов характеризовались очень низким и низким уровнями изменчивости данного признака ($C_v = 6-9\%$), кроме образца из Горного Алтая ($C_v = 21-24\%$).

Диаметр цветка. Значения признака находились в пределах 2.4–3.0 см и не зависели от возраста растений. По годам исследований отмечается стабильное варьирование диаметра цветка на очень низком и низком уровнях изменчивости ($C_v = 3-11\%$), которое не зависело от происхождения исходного материала.

Число цветков на побег. Этот признак изменялся от 222 (образец из Сыктывкара) до 540 шт./побег (с Горного Алтая), что подтверждается исследованиями других авторов (Тюрина, Баяндина, 1997), которые отмечают, что алтайские популяции отличаются большим числом генеративных органов. Для числа цветков на побег характерен диапазон изменчивости от очень низкого до очень высокого. Так, в 2005 г. для двух образцов из Новосибирска и Горного Алтая характерен средний уровень изменчивости ($C_v = 14-15\%$), для остальных образцов – высокий и очень высокий уровни ($C_v = 23-61\%$). В 2006 г. данный признак был стабилен у всех образцов и характеризовался очень низким уровнем изменчивости ($C_v = 2-7\%$). В 2007 г. данный признак имел низкий (сорт Золотодолинский, образцы из Новосибирска и Горного Алтая), средний (из Кировской обл., Саратова и Барнаула) и высокий (из Сыктывкара) уровни изменчивости ($C_v = 7-27\%$).

Число генеративных побегов первого порядка. Этот показатель, а также число вегетативных побегов первого порядка, в отличие от других показателей, изучали в течение четырех лет (2005–2007 и 2009 гг.) В 2005 г., на втором году жизни растений, данный показатель составлял 3–9 шт./особь в зависимости от образца и характеризовался высоким ($C_v = 32-39\%$) уровнем изменчивости, а у образцов из Барнаула и Саратова – очень высоким (40–69%) (табл. 2).

В 2006 г., когда растения максимально реализовали свои потенциальные возможности, данный признак отличался стабильностью у всех образцов и характеризовался очень низким и низким уровнями изменчивости ($C_v = 4-11\%$), значения признака по образцам изменялись от 51 (Горный Алтай) до 182 (Кировская обл.) шт./особь. В 2007 г. данный показатель находился в пределах 12–33 шт./особь и варьировал на среднем и высоком уровнях (сорт Золотодолинский и образцы из Кировской обл. и Горного Алтая). В 2009 г. у шестилетних растений зверобоя продырявленного, показатель этого признака составлял от 12 (Саратов) до 19 (Новосибирск) шт./особь и был самым нестабильным по сравнению с предыдущими годами, уровень изменчивости очень высокий у всех образцов ($C_v = 43-71\%$), только для образца из Саратова – высокий ($C_v = 39\%$).

Итак, можно отметить нестабильность данного признака у всех образцов во все годы исследований, кроме 2006 г.

Число вегетативных побегов первого порядка. В 2005 г. средние значения признака изменялись от 12 до 55 шт./особь, уровень изменчивости признака очень высокий у всех образцов ($C_v = 40\text{--}50\%$), у образца из Кировской обл. – высокий ($C_v = 30\%$). В 2006 и 2007 гг. данный показатель составил от 4 до 9 шт./особь и характеризовался средним и высоким уровнями изменчивости ($C_v = 20\text{--}37\%$), образец из Саратова в 2007 г. имел очень высокий уровень изменчивости по данному признаку ($C_v = 43\%$). В 2009 г. этот признак характеризовался очень высоким уровнем изменчивости у всех образцов ($C_v = 56\text{--}85\%$).

Таким образом, сравнительный анализ внутривидовой изменчивости признаков побега показал, что уровень изменчивости в основном определялся характером признака, и в меньшей мере зависел от биопотенциала образца. Высокий и очень высокий уровни изменчивости ($C_v = 21\text{--}61\%$) характерны для признаков: длина вегетативных и генеративных побегов второго порядка (2006, 2007 гг.), число цветков на побег (2005 г.), число генеративных и вегетативных побегов первого порядка (2005, 2007, 2009 гг.). Следует отметить также высокий уровень изменчивости для признака ширина развитого стеблевого листа у образца с Горного Алтая ($C_v = 21\text{--}24\%$). Наименее вариабельными были признаки: длина соцветия ($C_v = 2\text{--}16\%$), длина развитого стеблевого листа ($C_v = 4\text{--}15\%$) и диаметр цветка ($C_v = 3\text{--}11\%$). На невысокую степень полиморфизма генеративных органов у зверобоя продырявленного указывает и Е.Ю. Маковецкая (1992). Длина соцветия зверобоя продырявленного – один из основных показателей продуктивности сырьевой фитомассы, характеризующийся низким уровнем изменчивости, может служить опосредованным признаком при отборе образцов.

Результаты анализа внутривидовой индивидуальной изменчивости морфологических признаков побега семи образцов зверобоя продырявленного разного географического происхождения при выращивании в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми показали их достаточно высокую приспособляемость к новым условиям произрастания и перспективность их культивирования. Все образцы в той или иной степени обладают изменчивостью изучаемых признаков, что позволит в дальнейшем вести отбор форм по хозяйственно ценным показателям и формировать устойчивые популяции в условиях культуры.

Глава 4.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *HYPERICUM PERFORATUM* В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Интродукция инорайонных растений в том или ином регионе играет огромную роль в обогащении культурного генофонда. Некоторые интродуценты в новых условиях оказываются более жизнеспособными и продуктивными по сравнению с распространенными в культуре видами. В обширной литературе по интродукции хозяйственно ценных видов освещаются в основном вопросы их естественного распространения, биохимического состава, сырьевой продуктивности, сезонного ритма развития или агротехники возделывания; в меньшей степени – изучения онтогенеза растений и формирования их жизненных форм (Интродукция и акклиматизация..., 1987). Несомненный теоретический интерес имеет изучение онтогенеза и жизненных форм, вводимых в культуру растений, что позволяет оценить приспособительные возможности видов и прогнозировать их поведение в новых условиях выращивания. Полный онтогенез растения – это генетически обусловленная, полная последовательность всех этапов развития одной или ряда поколений особей от диаспоры до естественной смерти вследствие старения (Жукова, 1995). Интродукция может быть успешной лишь в том случае, когда внутренне обусловленная ритмика жизненных процессов будет соответствовать годичной ритмике климатических факторов данной местности (Скрипчинский и др., 1973). В процессе индивидуального развития, т.е. онтогенеза, морфологическая структура всего растения и формы его органов не остаются постоянными (Серебряков, 1952).

Исследователи, работы которых посвящены изучению продолжительности жизни травянистых многолетников в естественных ценозах и в культуре (Работнов, 1950, 1960; Голубев, 1962), считают, что благоприятные условия произрастания содействуют быстрому развитию и меньшей долговечности растений, неблагоприятные – замедляют развитие и увеличивают продолжительность жизни. Однако причины этой закономерности не устанавливаются. В условиях культуры продолжительность жизненного цикла растений определяется в основном биологическими особенностями данного вида,

которые реализуются в оптимальных условиях и при отсутствии конкуренции (Игнатьева, 1965).

Как уже было отмечено, онтогенез *Hypericum perforatum* в природе и культуре изучен недостаточно. В естественных местообитаниях на Алтае он описан в работе Э.М. Гонтарь, В.Н. Година (2002), которые у зверобоя продырявленного, произрастающего на территории Алтая, выделяют три жизненных формы: 1 – безрозеточная стержнекорневая, когда особь проходит следующие фазы морфогенеза: первичный побег – первичный куст – плотный куст; 2 – безрозеточная корневищно-стержнекорневая, когда у средневозрастных генеративных особей из придаточных почек подземных побеговых органов развиваются плагиотропные корневища (6–12 см длины), т.е. происходит вегетативное разрастание, и вегетативные особи формируют вторичную стержневую корневую систему; 3 – безрозеточная стержнекорневая корнеотпрысковая, обнаруженная на участках ценоза, подверженных сильной деградации. У таких особей из придаточных почек главного или боковых корней формируются корневые отпрыски, из придаточных почек которых в свою очередь образуются косые ортотропные корневища (3–5 см длины), переходящие в надземные побеги. Авторы отмечают, что онтогенез зверобоя продырявленного в местах естественного произрастания на территории Алтая длится 10–15 лет, растения проходят следующие основные фазы морфогенеза: первичный вегетативный побег; формирование симподиально нарастающей системы побегов возобновления (замещения); фаза плотного куста, соответствующая генеративному периоду (зацветают растения только на седьмой год жизни) и характеризующаяся увеличением числа и мощности побегов возобновления и окончательным формированием жизненной формы.

Онтогенез зверобоя продырявленного в культуре описан нами на примере образца, полученного по делектусу из Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского госуниверситета (г. Барнаул). В большом жизненном цикле *Hypericum perforatum* первого – шестого годов жизни, культивируемого в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми, выделено три периода и шесть возрастных состояний (рис. 5).

Латентный период. Семена (*se*). Плод – трехгнездная продолговато-яйцевидная многосемянная коробочка 0.5–0.8 см длиной и 0.3–0.5 см в диаметре. На одном генеративном побеге к концу сентября зафиксировано от 51 до 136 завязавшихся плодов. В одном плоде содержится 84–107 шт. семян. Семена коричневые, продолговатые, мелкие, 0.9–1.1 мм длиной и 0.4–0.5 мм шириной, с массой 1 тыс. семян – 0.1–0.12 г. При проращивании семян местной репродукции в лабораторных условиях при постоянной температуре 22 °C на свету энергия прорастания составила 60–72%, всхожесть – 80–

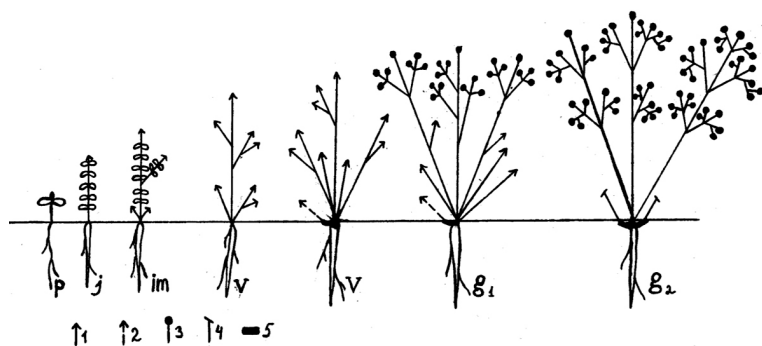


Рис. 5. Схема онтогенеза растений *H. perforatum*.

Онтогенетические состояния: *p* – проростки; *j* – ювенильное; *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g₁* – молодое генеративное; *g₂* – средневозрастное генеративное. 1 – вегетативные побеги; 2 – отмершие вегетативные побеги; 3 – генеративные побеги; 4 – отмершие генеративные побеги; 5 – многолетняя часть побега.

95%. В районе проведения исследований семена созревали в конце августа–сентябре. Естественная стратификация семян при пониженных температурах способствует формированию в некоторые годы в начале лета достаточно большого самосева, который засоряет посадки на соседних делянках.

Прегенеративный (виргинильный) период. Проростки (*p*) в посевных ящиках появились на 12 день, массовое прорастание семян отмечалось на 25 день после посева. Тип прорастания семян надземный. Семядоли яйцевидные 0.1–0.3 см длиной (с черешком) и 0.1–0.1 см шириной, на верхушке округлые, при основании усеченные. Четко выражен гипокотиль длиной 0.5 см, нитевидный, розовато-фиолетовый и главный корень 1.5–3.5 см длиной, нитевидный, несущий один – три боковых корешка (рис. 6а). Удлиненный побег имеет эпикотиль 0.2–0.3 см длиной. Первая пара настоящих листьев по форме похожа на семядоли. Листья супротивные, яйцевидные, голые, цельнокрайние, до 0.4 см длиной (с черешком 0.2 см) и 0.5 см шириной. По краю настоящего листа в один ряд редко расположены темные точки. **Ювенильные растения (*j*)** описаны на 18-й день после массового прорастания семян (рис. 6б, в). Средняя высота растений составила 5 см (табл. 3), семядоли сохраняются. С переходом в это состояние у растений появляется в среднем четыре пары настоящих листьев ювенильного типа. Они крупнее, чем первая пара настоящих листьев, их длина составляет 0.7 см (с черешком 0.1 см), ширина – 0.4 см. По краю листа в один ряд равномерно расположены темные точки. Стержневой корень с двумя-пятью бо-

ковыми корнями проникает в почву в среднем на глубину 3 см. Начало ветвления главной оси побега характеризует переход растений в **имматурное онтогенетическое состояние (im)**. 20 июля зверобой продырявленный был высажен из посевных ящиков в открытый грунт. Перед пересадкой, на 58-й день вегетации, зафиксированы имматурные растения, у которых семядоли отмирают. На главном побеге высотой 13 см и диаметром 0.1 см формируются шесть пар супротивных листьев, в пазухах видны зачатки боковых побегов 0.4 см длиной. Длина развитого листа – 1.2 см, ширина – 0.6 см. Стержневой корень проникает в почву на глубину 6 см (табл. 3). В этот период у зверобоя продырявленного отмечено начало формирования корневища: надземный побег изгибается в области гипокотыля и принимает горизонтальное положение, при этом происходит втягивание нижней части побега с почками возобновления в почву за счет сокращения главного и боковых корней. В природе продолжительность имматурного возрастного состояния составляет два – три года (Гонтарь, Годин, 2002). В наших условиях его продолжительность сокращается до 20–25 дней. 11 августа, на 82-й день вегетации, для зверобоя продырявленного описано **виргинильное онтогенетическое состояние (v)** (рис. 6г). В этом состоянии растения пребывают до конца первого вегетационного сезона и в следующем году до перехода их в генеративный период. Виргинильные растения имеют характерные для



Рис. 6. Онтогенетические состояния прегенеративного периода *H. perforatum*:
а – проросток; б, в – ювенильные растения; г – виргинильное растение (на втором году жизни).

вида взрослые листья, побеги и корневую систему, генеративные органы еще не сформированы, процессы отмирания не выражены (Заугольнова и др., 1988). Надземная часть молодых виргинильных растений представлена монокарпическим побегом 20–27 см высотой и 0.2 см в диаметре с 14 парами продолговатых листьев, расположенных супротивно. Листья сидячие (черешок не выражен), длиной 2.6 см, шириной 1.3 см, с темными точками по всей листовой поверхности. В пазухах листьев идут побеги второго порядка 3.1 см длиной. На базальной части развиваются до восьми пар побегов возобновления 1.5–4 см длиной. Подземная часть представлена корневищем 0.3 см в диаметре и хорошо разветвленным стержневым корнем, проникающим в почву на глубину до 13 см.

Перед уходом в зиму, на 140-й день вегетации, виргинильные растения 29 см высотой и диаметром побега 0.4 см имеют в среднем до 19 пар листьев, с побегами второго порядка, у которых, в свою очередь, в пазухах листьев начинают развиваться побеги третьего порядка (табл. 3). Корневая система формирует большую массу боковых корней, проникающую в почву в среднем на глубину 15 см, укороченное деревянистое корневище располагается в приповерхностном слое почвы, его высота – 2 см, диаметр – до 1 см. На базальной части побега (между укороченными первым и четвертым междоузлиями) развиваются четыре пары побегов возобновления 3–6 см длиной и образуются придаточные корни. Зона возобновления втягивается в почву. При наступлении холодов надземная часть растений отмирает, в первой декаде мая следующего года отмечалось

Таблица 3

Морфологические показатели растений *H. perforatum* в виргинильном периоде

| Онтогенетическое состояние | Высота растений, см | Число пар листьев, шт./побег | Размеры стеблевого листа, см | | Длина побегов, см | | | Длина главного корня, см |
|----------------------------|---------------------|------------------------------|------------------------------|---------|-------------------|------------------|---|--------------------------|
| | | | Длина | Ширина | Второго порядка | Третьего порядка | | |
| j | 5±0.8 | 4±0.6 | 0.7±0.1 | 0.4±0.1 | – | – | – | 3±0.3 |
| im | 13±0.8 | 6±0.3 | 1.2±0.1 | 0.6±0.1 | 0.4±0.02 | – | – | 6±0.7 |
| v | 29±1.5 | 19±0.3 | 2.2±0.2 | 0.9±0.1 | 5±0.5 | 0.6±0.1 | – | 15±1.2 |

Примечание: j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное онтогенетическое состояние (перед уходом в зиму); про- черк – побеги отсутствуют.

начало отрастания новых монокарпических побегов. У безрозеточных растений, к которым относится зверобой продырявленный, возобновление только симподиальное – из почек возобновления на базальной части побегов (Игнатьева, 1989). 1 июня 2005 г., на 27-й день вегетации зверобоя продырявленного второго года жизни, сделано третье описание виргинильных растений (рис. 6г). На особи достаточно компактно развивалось от 14 до 21 побега, их высота варьировала от 10 до 43 см. У наиболее развитых побегов средние показатели диаметра побега составляли 0.6 см, числа стеблевых листьев – 18 шт., длины стеблевого листа – 2.6 см и ширины – 1.2 см, длины побегов второго порядка – 4 см. Корневая система хорошо развита, формирует корневище высотой 3–3.5 см и до 0.9 см в диаметре, сохраняет стержневой корень с большим числом боковых корней, который проникает в почву на глубину 17–22 см.

Генеративный период. На втором году жизни, на 40–50 день вегетации, зверобой продырявленный вступает в генеративный период. В природе растения зверобоя продырявленного зацветают на седьмой год жизни (Гонтарь, Годин, 2002). 14 июня 2005 г. была зафиксирована фаза начала бутонизации, 24 июня – массовой бутонизации растений. Подробное описание **молодых генеративных растений** (g_1) проведено 23 июля в фазе цветения. На особи в этот период развивалось в среднем 6 шт. генеративных побегов высотой 48 см (табл. 4) и большое число (25) вегетативных побегов высотой 10–25 см. Генеративный побег диаметром у основания 0.4–0.5 см формировал 16–20 пар продолговатых листьев 2.1 см длиной и 0.7 см шириной. В пазухах пяти–семи листьев развивались генеративные побеги второго, а затем и третьего порядков. В результате на побеге формировалось разветвленное соцветие длиной 24 см, несущее 300–360 цветков и бутонов. Соцветие зверобоя – метелка, состоящая из главной оси, завершающейся цветком, и некоторого числа боковых осей (паракладиев), которые также заканчиваются цветками и могут иметь боковые разветвления (Кузнецова и др., 1992). На третий год жизни зверобой продырявленный переходит в **средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние** (g_2) и достигает максимального развития. В фазе массового цветения на особи развивалось в среднем 77 генеративных побегов 81 см высотой (табл. 4) и небольшое число (четыре–восемь) вегетативных побегов. В структуре генеративного побега отчетливо прослеживаются три морфофизиологические зоны: возобновления (базальная), торможения (префлоральная) и обогащения (флоральная) (Troll, 1964). Базальная часть побега состоит из трех–пяти укороченных междоузлий, префлоральная – собственно стеблевая часть длиной 36–48 см, – из 7–11 удлинённых междоузлий, флоральная – зона соцветия со средней длиной 34 см, – из семи пар боковых осей (паракладиев). Под-

земные органы представлены коротким деревянистым корневищем высотой 4–6 см и 0.9–1.5 см в диаметре и главным стержневым корнем с большим числом боковых корней, проникающих в почву на глубину 35–40 см.

На четвертый, пятый и шестой годы жизни растения зверобоя продырявленного продолжали находиться в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии, но у них в два-три раза снижалось число побегов на особь. Возможно, это связано с особенностями биологии данного вида при возделывании в культуре. Например, в условиях Саратовской обл. первые три года зверобой продырявленный дает максимальное количество семян, затем растения стареют и к пятому году жизни, как правило, не дают семян или погибают (Шилова и др., 2007). В условиях средней тайги Республики Коми во второй декаде июля средневозрастные генеративные растения четвертого-шестого годов жизни были представлены достаточно компактным кустом 15–25 см в диаметре (в нижней части) и формировали в среднем 12–27 генеративных побегов 73–81 см высотой, в том числе длина флоральной части побега составляла 25–31 см. Такие признаки, как длина и ширина листа на главном побеге, диаметр цветка и их число на один побег, а также длина и число паракладиев на одно соцветие у средневозрастных генеративных растений на третий, четвертый и пятый годы жизни имели близкие значения и составляли соответственно: длина листа – 3.4, 3.6, 3.2 см, ширина листа – 1.7, 1.8, 1.9 см, диаметр цветка – 2.8, 2.9, 3.3 см, число цветков – 276, 274, 350 шт., длина паракладиев – 15, 17, 15 см и

Таблица 4
Морфометрические показатели растений *H. perforatum* в генеративном периоде

| Онтогенетическое состояние | Год жизни | Высота растений, см | Число генеративных побегов на особь, шт. | Число паракладиев на побег, шт. | Длина паракладиев, см | Размеры стеблевого листа, см | | Длина соцветия, см |
|----------------------------|-----------|---------------------|--|---------------------------------|-----------------------|------------------------------|----------|--------------------|
| | | | | | | Длина | Ширина | |
| g_1 | 2 | 48±0.7 | 6±0.4 | 9±0.6 | 8±0.5 | 2.1±0.06 | 0.7±0.02 | 24±0.6 |
| g_2 | 3 | 81±0.8 | 77±0.8 | 7±0.98 | 15±1.0 | 3.4±0.03 | 1.7±0.06 | 34±0.8 |
| g_2 | 4 | 81±1.5 | 27±4.2 | 10±1.2 | 17±1.0 | 3.6±0.02 | 1.8±0.10 | 29±0.8 |
| g_2 | 5 | 73±2.2 | 12±1.2 | 10±1.2 | 15±0.1 | 3.2±0.05 | 1.9±0.08 | 31±1.2 |
| g_2 | 6 | 77±1.4 | 15±3.2 | 7±0.2 | 11±0.6 | 2.7±0.08 | 1.5±0.09 | 25±0.7 |

Примечание: g_1 – молодое генеративное; g_2 – средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние.

их число – 7, 10, 10 пар на одно соцветие. На шестой год жизни наблюдались некоторое снижение значений вышеперечисленных показателей (табл. 4) и признаки разрушения старых частей корневища. При выкопке и подготовке растения к описанию оно разделялось на шесть – семь самостоятельных частей. По определению И.П. Игнатьевой (1965), партикуляция – это процесс разделения растения на части (партикулы) в конце жизненного цикла в результате отмирания тканей в стебле вегетативной части побегов, в утолщенной подземной части растения и корнях. Автор считает, что существующее в литературе определение партикуляции как явления расщепления главного корня, при котором боковые ветви обособляются от главного стержня вместе с боковыми и придаточными корнями (Казакевич, 1922) является неточным. Исследованиями И.П. Игнатьевой (1965; 1989) показано, что началом процесса партикуляции у растений становится отмирание репродуктивной части побегов первой генерации. Партикулы стержнекорневых и кистекорневых видов не развиваются как новые молодые организмы, а продолжают жизнь материнского растения как его части. Отмиранием партикул заканчивается жизнь растения. У растений, произрастающих в условиях средней лесостепи, В.Н. Голубев (1962) отмечает, что более типичной и широко распространенной формой у стержнекорневых растений является неполная партикуляция, ведущая к образованию партикул из участков корневища и стержневого корня, соединенных ниже вместе посредством непартикулирующей части главного корня. При неполной партикуляции не происходит увеличения числа особей и вегетативного размножения, отсутствует придаточное корнеобразование. При описании пяти – шестилетних особей зверобоя продырявленного мы не наблюдали придаточных корней, что характерно для данной формы партикуляции. Подземная часть растений зверобоя продырявленного была компактна. После промывания корневой системы и аккуратного разбора растение распадалось на части. Возможно, здесь имеет место неполная партикуляция особи и при разборе мы искусственно способствовали расчленению растения. Исходя из наших описаний, можно предположить, что и в наших исследованиях у растений пятого и шестого годов жизни отмечается явление неполной партикуляции. Строение партикул зверобоя продырявленного, изученных нами, неодинаково. Более старая часть имеет хорошо сохранившийся стержневой корень 50 см длиной и 0.7 см в диаметре и несколько боковых корней, наиболее развитые из которых имеют диаметр 0.4 см и длину 46–56 см. Базальная часть главного корня на протяжении 10 см утолщена и достигает диаметра 3 см. Надземные органы представлены 10 развитыми побегами текущего сезона и 12 побегами возобновления 1–3 см длиной. Другие партикулы формируют от двух до шести генеративных побегов и 5–15 побегов возобновления 1–5 см

высотой. Всего же на особи зафиксировано 26 развитых побегов генеративных и вегетативных и 62 побега, развившихся из почек возобновления к концу лета. Подобный характер партикуляции описан авторами и для других видов растений (*Rhaponticum serratuloides*, *Valeriana tiliifolia*, *Asclepias rubra* и др.) четырех – пятилетнего возраста в условиях Молдавии (Интродукция..., 1987). В исследованиях Л.П. Рысина и П.П. Рысиной (1987) в качестве отдельной подгруппы среди стержнекорневых растений выделены несколько видов с активной корнеотпрысковой способностью, проявляющихся не факультативно, а в «обязательном порядке», в тех случаях, когда растения развиваются в достаточно благоприятных для них условиях и прежде всего на рыхлых песчаных почвах. В эту подгруппу отнесен наряду с цмином песчаным (*Helichrysum arenarium* L.) и льнянкой обыкновенной (*Linaria vulgaris* L.) и зверобой продырявленный – изучаемый нами вид. В конце сезона при описании двух и трехлетних особей зверобоя продырявленного, развившихся из самосева, мы отмечали слабые корнеотпрысковые растения высотой 2–6 см и диаметром побега до 0.1 см, которые в количестве двух – четырех формировались из придаточных почек на боковых корнях, располагающихся в приповерхностном слое почвы. Единичные надземные корнеотпрысковые побеги до 15 см высотой, которые развивались на горизонтальных боковых корнях на расстоянии 5–20 см от главного корня мы наблюдали в конце сезона и на растениях пятого года жизни.

Таким образом, в условиях культуры на среднеокультуренных дерново-подзолистых глееватых почвах суглинистого механического состава зверобой продырявленный развивается как поликарпическое короткокорневищно-стержнекорневое травянистое растение с симподиальной системой безрозеточных побегов возобновления. В первый год жизни в процессе онтогенеза он проходит последовательно все онтогенетические состояния прегенеративного периода: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное. В условиях культуры на второй год жизни, на 40–50 день вегетации, происходит переход особей в генеративный период. Максимального развития зверобой продырявленный достигает на третий год и находится в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии. Растения зверобоя продырявленного четвертого – шестого годов жизни мы также относим к средневозрастным генеративным растениям, хотя у них резко снижается число генеративных побегов на особь по сравнению с растениями третьего года жизни. Морфометрические же показатели, характеризующие генеративную сферу, не уступают показателям растений третьего года. На протяжении шести лет стационарных онтогенетических исследований зверобоя продырявленного нами не зафиксированы старые генеративные, субсенильные и сенильные растения с прекращением образования генеративных органов.

Глава 5. БИОЛОГИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ *HYPERICUM PERFORATUM*

5.1. Зимостойкость

Одним из важнейших показателей успешности введения растений в культуру, особенно в северном регионе, служит такой показатель, как зимостойкость (Интродукция..., 1987). Он характеризует устойчивость растений ко всему комплексу неблагоприятных условий зимнего периода. Зимостойкость как природных, так и интродуцируемых растений не является постоянным свойством и зависит от условий вегетационного периода, биологических особенностей растений, подготовки их к зиме, обеспеченности растений влагой и питательными веществами в предыдущий летне-осенний период. Первичный опыт интродукции зверобоя продырявленного в среднетаежную подзону Республики Коми выявил достаточно высокую зимостойкость и устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды, но в некоторые годы отмечались выпадения растений первого года жизни после перезимовки (Мишуров и др., 1999; 2003). Аналогичные результаты были получены нами при изучении зимостойкости однолетних растений. Так, при перезимовке растений первого года жизни в период 2004/05 г. и 2009/10 г. этот показатель составил 44–68 и 35–72% соответственно. Более высокая зимостойкость (60–90%) однолетних растений шести образцов зверобоя продырявленного отмечалась нами в 2010/11 гг. (табл. 5). Для растений второго, четвертого, пятого и шестого годов жизни характерна высокая зимостойкость. У всех семи образцов наблюдался довольно большой выпад трехлетних растений. Увеличение числа погибших растений с третьего на четвертый год жизни можно объяснить аномальными климатическими условиями, сложившимися в осенне-зимний период 2006/07 г., а именно дождливой осенью, холодной погодой в ноябре и повышенным температурным режимом (на 6–8 °С выше нормы) в декабре и первой – второй декадах января, что вызвало слабое промерзание почвы и мешало установлению устойчивого снежного покрова. Резкое снижение зимостойкости у растений зверобоя продырявленного третьего и четвертого годов жизни мы наблюдали в наших исследованиях в 2013 г.

Таблица 5

Зимостойкость растений *H. perforatum* разных лет жизни

| Происхождение образцов | Зимостойкость, % | | | | | | | | |
|------------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | 2004/ 05 гг. | 2005/ 06 гг. | 2006/ 07 гг. | 2007/ 08 гг. | 2008/ 09 гг. | 2009/ 10 гг. | 2010/ 11 гг. | 2011/ 12 гг. | 2012/ 13 гг. |
| Сорт Золотодолинский | 65 | 97 | 72 | 100 | 100 | 100 | – | – | – |
| Кировская область | 44 | 100 | 70 | 87 | 100 | 100 | – | – | – |
| Сыктывкар | 53 | 100 | 79 | 89 | 100 | 100 | – | – | – |
| Новосибирск | 52 | 97 | 74 | 100 | 100 | 100 | – | – | – |
| Горный Алтай | 63 | 97 | 68 | 87 | 100 | 100 | – | – | – |
| Барнаул | 48 | 100 | 75 | 100 | 100 | 100 | – | – | – |
| Саратов | 68 | 100 | 74 | 91 | 97 | 100 | – | – | – |
| Иркутская область | – | – | – | – | – | – | 76 | 92 | 67 |
| Йошкар-Ола, № 439 | – | – | – | – | – | 60 | 100 | 100 | 0 |
| Казань, № 48 | – | – | – | – | – | 64 | 82 | 100 | 78 |
| Лейпциг, № 319 | – | – | – | – | – | 44 | 95 | 100 | 0 |
| Лейпциг, № 898 | – | – | – | – | – | 48 | 80 | 100 | 50 |
| Лондон, № 70577 | – | – | – | – | – | – | 78 | 100 | 0 |
| Махачкала, № 270 | – | – | – | – | – | – | 65 | 91 | 0 |
| Новосибирск, № 47 | – | – | – | – | – | – | 85 | 100 | 54 |
| Омск, № 50 | – | – | – | – | – | – | 60 | 100 | 0 |
| Осло, № 219 | – | – | – | – | – | 52 | 78 | 94 | 47 |
| Осло, № 220 | – | – | – | – | – | 68 | 100 | 100 | 100 |
| Осло, № 221 | – | – | – | – | – | 62 | 92 | 88 | 0 |
| Осло, № 222 | – | – | – | – | – | 56 | 68 | 82 | 71 |
| Петрозаводск, № 50 | – | – | – | – | – | – | 100 | 81 | 43 |
| Рига, № 334 | – | – | – | – | – | 65 | 90 | 100 | 0 |
| Таллин, № 749 | – | – | – | – | – | 70 | 100 | 88 | 86 |
| Таллин, № 885 | – | – | – | – | – | 63 | 100 | 100 | 80 |
| Таллин, № 886 | – | – | – | – | – | 71 | 100 | 100 | 75 |
| Таллин, № 887 | – | – | – | – | – | 65 | 100 | 100 | 100 |
| Таллин, № 888 | – | – | – | – | – | 51 | 91 | 97 | 55 |

Примечание: прочерк – отсутствие данных.

Трехлетние растения пяти образцов (Лондон, № 70557; Махачкала, № 270; Новосибирск, № 47; Омск, № 50; Рига, № 334), произрастающие в коллекции № 2, в зимний период 2012/13 г. выпали полностью. Только зимостойкость трехлетних растений природного образца из Иркутской обл. была достаточно высокой и составила 67%.

Наблюдения за ростом и развитием зверобоя продырявленно-го в вариантах опыта с разной схемой посадки показали, что зимостойкость растений первого года жизни при схемах посадки 10×10, 20×20 и 30×30 см не зависела от площади питания и составила 100, 96 и 94% соответственно (табл. 6).

Таблица 6
Зимостойкость растений *H. perforatum* в опыте с разной площадью питания

| Схема посадки, см | Высажено 10.07.06 г. | Зимостойкость 2006/07 г., % | Число побегов на второй год жизни, шт. | | | |
|-------------------|----------------------|-----------------------------|--|--------------|---------------|--------------|
| | | | 16.07.2007 г. | | 16.07.2007 г. | |
| | | | вегетативных | генеративных | | вегетативных |
| 10×10 | 48 | 100 | 14.2±0.5 | 16.1±2.8 | 7.1±1.9 | 1.3±0.5 |
| 20×20 | 30 | 96 | 21.0±3.5 | 22.0±4.1 | 9.4±1.6 | 1.0±0.3 |
| 30×30 | 20 | 94 | 15.0±1.7 | 12.3±1.8 | 6.0±0.6 | 1.0±0.3 |

На четвертый год жизни высокая зимостойкость (100%) растений отмечалась только у двух образцов (Осло, № 222; Таллин, № 887). На 71–86% зимостойкими оказались растения пяти образцов (Казань, № 48; Таллин, № 749; Таллин, № 885; Таллин, № 886; Осло, № 222), на 43–55% – четыре образца (Лейпциг, № 898; Осло, № 219; Петрозаводск, № 50; Таллин, № 888) и полностью погибли четырехлетние растения трех образцов (Йошкар-Ола, № 439; Лейпциг, № 319; Осло, № 221).

Таким образом, в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми зимостойкость культивируемых многолетних растений зверобоя продырявленного зависит от метеоусловий осенне-зимнего периода. При рассадном способе выращивания на второй год жизни, с переходом растений в генеративный период зимостойкость высокая: 2005/06 г. – 97–100%, 2006/07 – 68–79, 2007/08 – 87–100, 2008/09 – 97–100%, 2009/10 г. – 100%. Увеличение числа погибших растений на третий год жизни можно объяснить аномальными климатическими условиями, сложившимися в осенне-зимний период 2006/07 г. Возможно, это связано и с особенностями биологии данного вида при выращивании в культуре. Частое выпадение растений зверобоя продырявленного с третьего года жизни отмечено и при культивировании его в Новосибирской обл. (Баяндина, 1995). Снижение зимостойкости зверобоя продырявленного сорта Золотодолинский на пятый год жизни при рассадном способе выращивания растений с площадью питания 50×50 см и последующем уменьшении продуктивности сырьевой фитомассы в 2.2 раза отмечается в работе Е.В. Тюриной с соавторами (1983). На Украине в условиях культуры зверобоя продырявленного развивается как двухлетний монокарпик (Интродуцированные..., 1983). И только по данным некоторых авторов этот вид может расти на одном месте до 10 лет (Интродукция..., 1965).

5.2. Сезонный ритм развития

Сезонный ритм развития растений является выражением их экологических потребностей и во многом связан с их фитоценотическим происхождением. В задачу изучения ритма сезонного развития (смен фенологических фаз) входит установление сроков прохождения фенофаз растений за вегетационный сезон и установление их взаимосвязи с метеорологическими факторами, а также использование материалов фенологических наблюдений для определения оптимальной зоны возделывания культуры, сроков посева и посадки, сбора сырья и семян. Многолетние периодические фенологические наблюдения за растениями одних и тех же видов, но разного географического происхождения, выращиваемых в одинаковых условиях, дают возможность установить спектр ритмологических групп изучаемых видов, определить амплитуду изменения фенологических показателей в культуре по сравнению с природой, в зависимости от географического происхождения образца, выявить связь этих изменений с конкретными климатическими факторами (Майсурадзе и др., 1984; Данилова, 2002).

Растения зверобоя продырявленного в год посева отличаются замедленными темпами роста. На данный факт указывают и другие исследователи (Тюрина и др., 1983; Семенихин, 2007). Единичные всходы отмечены через 12, массовые – через 25 дней после посева. В возрасте 60–70 дней растения зверобоя высаживались в открытый грунт на делянки. На 20-й день после высадки растений приживаемость образцов была высокой – 86–100%. К концу первого года жизни (8.10.2004 г.) средняя высота растений, высаженных в коллекции № 1, варьировала от 15 до 31 см, на главном побеге формировалось от 10 до 27 пар листьев, в пазухах которых развивались боковые побеги второго порядка длиной от 1.6 до 10 см. Длина главного корня с большим числом корней второго и третьего порядков варьировала от 12 до 18 см (табл. 7). Наиболее были развиты растения из Новосибирска, наименее – из Кировской обл. и Саратова. В 2009 г. средняя высота однолетних растений, находящихся в основном в иммагурном онтогенетическом состоянии, варьировала у разных образцов от 3.2 до 10 см. На главном побеге формировалось 3.5–8.6 пар листьев, в пазухах которых начали развиваться побеги второго порядка от 0.5 до 1.9 см длиной. У растений пяти образцов отмечены зачатки побегов третьего порядка. Длина главного корня варьировала от 1.8 до 6.2 см. Приживаемость растений на 20-й день после посадки была высокой – 93–100%.

Рост и развитие многолетних растений зверобоя продырявленного в культуре на Севере в связи с метеорологическими условиями года рассмотрены подробно на примере семи образцов *Hypericum*

Таблица 7
Морфометрическая характеристика растений *H. perforatum* первого года жизни перед уходом в зиму

| Происхождение образцов | Высота растений, см | Число пар листьев, шт. | Размеры листа, см | | Длина побегов, см | | Длина главного корня, см |
|-----------------------------|---------------------|------------------------|-------------------|---------|-------------------|------------------|--------------------------|
| | | | длина | ширина | второго порядка | третьего порядка | |
| Коллекция № 1, 8.10.2004 г. | | | | | | | |
| Сорт Золотодолинский | 24.0±1.0 | 18.0±0.5 | 3.8±0.3 | 2.2±0.2 | 3.5±0.2 | нет | 18.5±1.0 |
| Кировская область | 16.5±0.8 | 12.0±0.3 | 2.2±0.3 | 1.1±0.1 | 1.6±0.2 | нет | 11.5±1.3 |
| Сыктывкар | 27.0±1.2 | 13.0±0.4 | 2.5±0.1 | 1.4±0.2 | 10.0±0.1 | 0.9±0.2 | 15.0±1.6 |
| Новосибирск | 31.0±2.5 | 27.0±0.5 | 2.4±0.3 | 0.9±0.1 | 4.8±0.9 | нет | 18.0±1.5 |
| Горный Алтай | 24.0±0.9 | 18.0±0.4 | 2.1±0.4 | 1.0±0.2 | 5.2±0.5 | 2.6±0.5 | 15.0±1.0 |
| Барнаул | 29.0±1.3 | 19.0±0.3 | 2.2±0.2 | 0.9±0.1 | 4.7±0.5 | 0.6±0.1 | 15.0±1.2 |
| Саратов | 15.0±0.7 | 10.0±0.2 | 2.1±0.3 | 1.1±0.1 | 6.5±1.9 | 0.4±0.1 | 12.5±1.3 |
| Коллекция № 2, 9.09.2009 г. | | | | | | | |
| Йошкар-Ола, № 439 | 7.6±0.7 | 6.7±0.7 | – | – | 1.5±0.3 | нет | 3.2±0.7 |
| Казань, № 48 | 9.8±0.8 | 7.9±0.5 | – | – | 1.6±0.4 | зачатки | 6.2±0.8 |
| Лейпциг, № 319 | 10.0±0.8 | 8.6±0.5 | – | – | 1.5±0.3 | зачатки | 5.8±0.7 |
| Лейпциг, № 898 | 7.0±0.8 | 6.9±0.7 | – | – | 1.7±0.3 | 0.8±0.1 | 3.1±0.7 |
| Осло, № 219 | 7.2±0.5 | 5.5±0.2 | – | – | 1.3±0.2 | зачатки | 3.3±0.9 |
| Осло, № 220 | 3.2±1.4 | 4.0±0.3 | – | – | 0.5±0.04 | нет | 1.8±0.3 |
| Осло, № 221 | 9.2±0.4 | 5.4±0.3 | – | – | 1.6±0.3 | нет | 5.4±0.7 |
| Осло, № 222 | 9.0±0.7 | 8.1±0.7 | – | – | 1.5±0.4 | зачатки | 5.6±0.8 |
| Петрозаводск, № 50 | 7.6±0.8 | 6.1±0.4 | – | – | 1.9±0.3 | зачатки | 4.5±0.9 |
| Таллинн, № 749 | 4.6±0.8 | 5.9±0.6 | – | – | 0.8±0.03 | нет | 2.1±0.4 |
| Таллинн, № 886 | 3.2±0.6 | 3.5±0.3 | – | – | 0.5±0.04 | нет | 1.9±0.4 |
| Таллинн, № 887 | 3.4±0.6 | 4.2±0.6 | – | – | 0.7±0.04 | нет | 2.1±0.3 |
| Таллинн, № 888 | 6.8±0.3 | 6.4±0.3 | – | – | 0.6±0.02 | нет | 4.2±0.6 |

Примечание: прочерк – отсутствие данных.

cum perforatum, изучаемых в коллекции № 1 на протяжении 2005–2010 гг. Начало вегетации зверобоя продырявленного на второй и последующие годы отмечено в мае, сразу после схода снега. Даты наступления основных фенологических фаз по годам приведены в табл. 8. В 2005 и 2006 гг. отмечено раннее отрастание растений всех образцов зверобоя продырявленного, обусловленное теплой погодой в начале вегетационного периода (средняя температура воздуха в мае была на 4.6 °С выше нормы). Вегетативная фаза продолжалась 30–43 дня. В фазу бутонизации все изучаемые образцы зверобоя продырявленного вступали во второй-третьей декадах июня, в фазу цветения – в первой-второй декадах июля. Фаза массового цветения отмечалась в конце второй-третьей декадах июля, на 62–85 день после начала отрастания растений. Период цветения у растений второго года жизни продолжался до конца сентября и составлял в среднем 70–75 дней. Наиболее растянутым периодом цветения (86 дней) характеризовался образец из Кировской обл. На третий год жизни растения этого образца вступали в фазу цветения на 8–11 дней позже и формировали самые крупные соцветия по сравнению с растениями других образцов (рис. 7). В последующие годы растения исследуемых образцов отличались стабильным периодом цветения (53–59 дней) и заканчивали его в конце августа – начале сентября (рис. 8, табл. 8). Период плодоношения изменялся по годам от 69 до 76 дней. Семена зверобоя продырявленного, неравномерно созревающие с середины августа в трехгнездных многосемянных коробочках, формируются в соцветиях как на главном, так и боковых побегах, долго не осыпаются. Период формирования семян по годам исследований 135–148 дней при накоплении сумм положительных температур 1881–2002 °С и сумм осадков 228–338 мм, что существенно не отличается от среднемноголетних значений этого периода для подзоны средней тайги Республики Коми (1800 °С и 299 мм осадков). Исключением стал 2010 г., который отличался жарким и сухим летом (прилож.). Период от начала отрастания до сбора семян у растений зверобоя продырявленного значительно сократился и составил 111 дней.

Таким образом, по результатам наблюдений за сезонным ритмом развития растений зверобоя продырявленного разного возраста при выращивании в среднетаежной подзоне Республики Коми выявлено, что сроки наступления фенологических фаз и их продолжительность характеризуются достаточно стабильными показателями. Выявлено, что метеорологические условия сезона могут сдвигать сроки вступления растений в ту или иную фазу на 1–14 дней. Все изучаемые образцы растений зверобоя продырявленного со второго года жизни достигают генеративной фазы развития и регулярно плодоносят, что говорит о соответствии ритма развития растений данного вида новым условиям среды.

Таблица 8
Фенология растений *H. perforatum* в коллекции № 1 (2005–2010 гг.)

| Происхождение образцов | Год жизни | Отрастание | | Бутонизация | | Цветение | | | Плодоношение | | |
|------------------------|-----------|------------|----------|-------------|----------|----------|----------|-------|--------------|----------|------------|
| | | Начало | Массовое | Начало | Массовая | Начало | Массовое | Конец | Начало | Массовое | Сбор семян |
| 1 | 2 | 6.05 | 19.05 | 14.06 | 24.06 | 4.07 | 28.07 | 12.09 | 30.07 | 12.09 | 30.09 |
| | 3 | 2.05 | 7.05 | 13.06 | 19.06 | 3.07 | 17.07 | 28.08 | 17.07 | 28.08 | 24.09 |
| | 4 | 16.05 | 30.05 | 18.06 | 2.07 | 11.07 | 21.07 | 4.09 | 6.08 | 22.08 | 4.10 |
| | 5 | 13.05 | 30.05 | 23.06 | 30.06 | 13.07 | 18.07 | 8.09 | 11.08 | 8.09 | 24.09 |
| | 6 | 12.05 | 18.05 | 22.06 | 29.06 | 13.07 | 18.07 | 2.09 | 10.08 | 28.08 | 23.09 |
| | 7 | 12.05 | 21.05 | 15.06 | 23.06 | 28.06 | 12.07 | 26.08 | 25.07 | 25.08 | 30.08 |
| | 2 | 2 | 6.05 | 19.05 | 14.06 | 24.06 | 4.07 | 30.07 | 28.09 | 30.07 | 28.09 |
| 3 | | 2.05 | 7.05 | 13.06 | 19.06 | 11.07 | 17.07 | 2.09 | 17.07 | 2.09 | 24.09 |
| 4 | | 16.05 | 30.05 | 18.06 | 2.07 | 10.07 | 21.07 | 4.09 | 6.08 | 22.08 | 4.10 |
| 5 | | 13.05 | 30.05 | 23.06 | 30.06 | 11.07 | 18.07 | 31.08 | 11.08 | 20.08 | 24.09 |
| 6 | | 12.05 | 18.05 | 22.06 | 29.06 | 13.07 | 18.07 | 31.08 | 10.08 | 31.08 | 23.09 |
| 7 | | 12.05 | 21.05 | 15.06 | 23.06 | 28.06 | 12.07 | 26.08 | 25.07 | 25.08 | 30.08 |
| 3 | | 2 | 6.05 | 19.05 | 14.06 | 24.06 | 4.07 | 28.07 | 12.09 | 30.07 | 12.09 |
| | 3 | 2.05 | 7.05 | 13.06 | 19.06 | 3.07 | 17.07 | 28.08 | 17.07 | 28.08 | 24.09 |
| | 4 | 16.05 | 30.05 | 18.06 | 2.07 | 11.07 | 21.07 | 4.09 | 6.08 | 22.08 | 4.10 |
| | 5 | 13.05 | 30.05 | 23.06 | 30.06 | 13.07 | 18.07 | 8.09 | 11.08 | 8.09 | 24.09 |
| | 6 | 12.05 | 18.05 | 22.06 | 29.06 | 13.07 | 18.07 | 2.09 | 10.08 | 31.08 | 23.09 |
| | 7 | 12.05 | 21.05 | 15.06 | 23.06 | 28.06 | 12.07 | 26.08 | 25.07 | 25.08 | 30.08 |
| | 4 | 2 | 6.05 | 19.05 | 14.06 | 24.06 | 4.07 | 28.07 | 12.09 | 30.07 | 12.09 |
| 3 | | 2.05 | 7.05 | 13.06 | 19.06 | 3.07 | 17.07 | 28.08 | 17.07 | 28.08 | 24.09 |
| 4 | | 16.05 | 30.05 | 18.06 | 2.07 | 11.07 | 21.07 | 4.09 | 6.08 | 22.08 | 4.10 |
| 5 | | 13.05 | 30.05 | 23.06 | 30.06 | 13.07 | 18.07 | 8.09 | 11.08 | 8.09 | 24.09 |
| 6 | | 12.05 | 18.05 | 22.06 | 29.06 | 13.07 | 18.07 | 2.09 | 10.08 | 28.08 | 23.09 |
| 7 | | 12.05 | 21.05 | 15.06 | 23.06 | 28.06 | 12.07 | 26.08 | 25.07 | 25.08 | 30.08 |
| 5 | | 2 | 6.05 | 19.05 | 14.06 | 24.06 | 4.07 | 28.07 | 12.09 | 30.07 | 12.09 |
| | 3 | 2.05 | 7.05 | 13.06 | 19.06 | 3.07 | 17.07 | 28.08 | 17.07 | 28.08 | 24.09 |
| | 4 | 16.05 | 30.05 | 18.06 | 2.07 | 11.07 | 21.07 | 4.09 | 6.08 | 22.08 | 4.10 |
| | 5 | 13.05 | 30.05 | 23.06 | 30.06 | 13.07 | 18.07 | 8.09 | 11.08 | 8.09 | 24.09 |
| | 6 | 12.05 | 18.05 | 22.06 | 29.06 | 13.07 | 18.07 | 2.09 | 10.08 | 28.08 | 23.09 |
| | 7 | 12.05 | 21.05 | 15.06 | 23.06 | 28.06 | 12.07 | 26.08 | 25.07 | 25.08 | 30.08 |
| | 6 | 2 | 6.05 | 19.05 | 14.06 | 24.06 | 4.07 | 28.07 | 12.09 | 30.07 | 12.09 |
| 3 | | 2.05 | 7.05 | 13.06 | 19.06 | 3.07 | 17.07 | 28.08 | 17.07 | 28.08 | 24.09 |
| 4 | | 16.05 | 30.05 | 18.06 | 2.07 | 11.07 | 21.07 | 4.09 | 6.08 | 22.08 | 4.10 |
| 5 | | 13.05 | 30.05 | 23.06 | 30.06 | 13.07 | 18.07 | 8.09 | 11.08 | 8.09 | 24.09 |
| 6 | | 12.05 | 18.05 | 22.06 | 29.06 | 13.07 | 18.07 | 2.09 | 10.08 | 28.08 | 23.09 |
| 7 | | 12.05 | 21.05 | 15.06 | 23.06 | 28.06 | 12.07 | 26.08 | 25.07 | 25.08 | 30.08 |
| 7 | | 2 | 6.05 | 19.05 | 14.06 | 24.06 | 4.07 | 28.07 | 12.09 | 30.07 | 12.09 |
| | 3 | 2.05 | 7.05 | 13.06 | 19.06 | 3.07 | 17.07 | 28.08 | 17.07 | 28.08 | 24.09 |
| | 4 | 16.05 | 30.05 | 18.06 | 2.07 | 11.07 | 21.07 | 4.09 | 6.08 | 22.08 | 4.10 |
| | 5 | 13.05 | 30.05 | 23.06 | 30.06 | 13.07 | 18.07 | 8.09 | 11.08 | 8.09 | 24.09 |
| | 6 | 12.05 | 18.05 | 22.06 | 29.06 | 13.07 | 18.07 | 2.09 | 10.08 | 28.08 | 23.09 |
| | 7 | 12.05 | 21.05 | 15.06 | 23.06 | 28.06 | 12.07 | 26.08 | 25.07 | 25.08 | 30.08 |

Примечание: 1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 3.

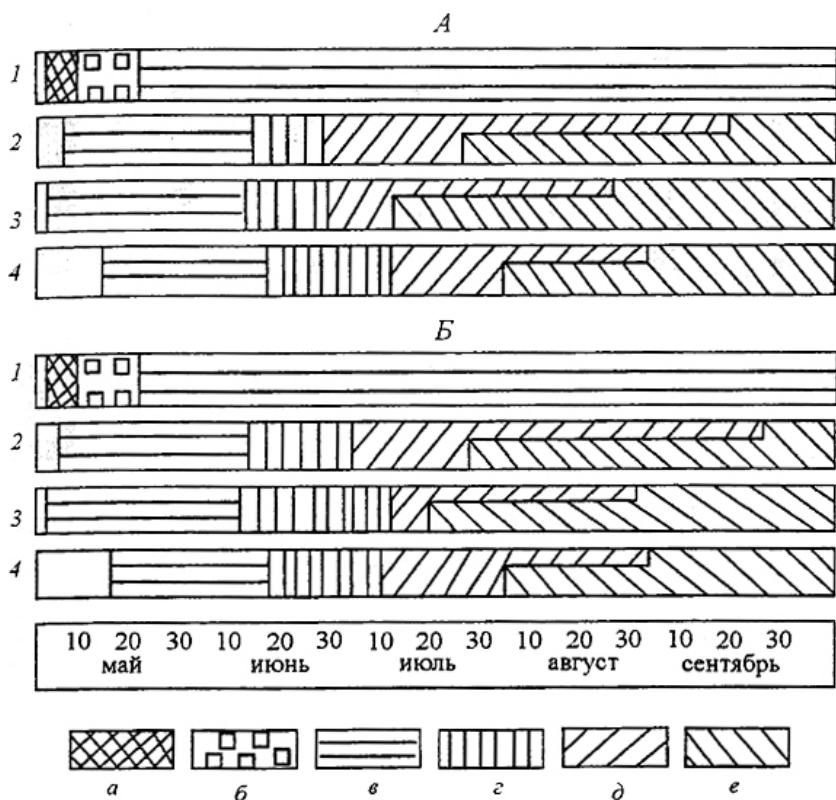


Рис. 7. Фенологический спектр растений *H. perforatum*, интродуцируемых в среднетаежную подзону Республики Коми

А – образец 3 из г. Сыктывкар; Б – образец 2 из Кировской обл. Фазы развития: а – период от посева до начала появления всходов; б – массовые всходы; в – вегетативная; г – бутонизация; д – цветение; е – плодоношение. Год жизни: 1 – первый (2004 г.); 2 – второй (2005 г.); 3 – третий (2006 г.); 4 – четвертый (2007 г.).

5.3. Динамика роста

Ритм роста побегов растений зверобоя продырявленного первого – седьмого годов жизни разных образцов изучали в зависимости от фазы развития и возраста. В первый год жизни после пересадки растений в открытый грунт их высота варьировала от 11 до 24 см. Наибольшей высотой отличались растения образцов из Сыктывкара, Новосибирска и Барнаула, наименьшей – сорт Золотодлинский и образец из Саратова (рис. 9). К концу вегетационного сезона минимальную высоту имели растения из Кировской обл. и Са-

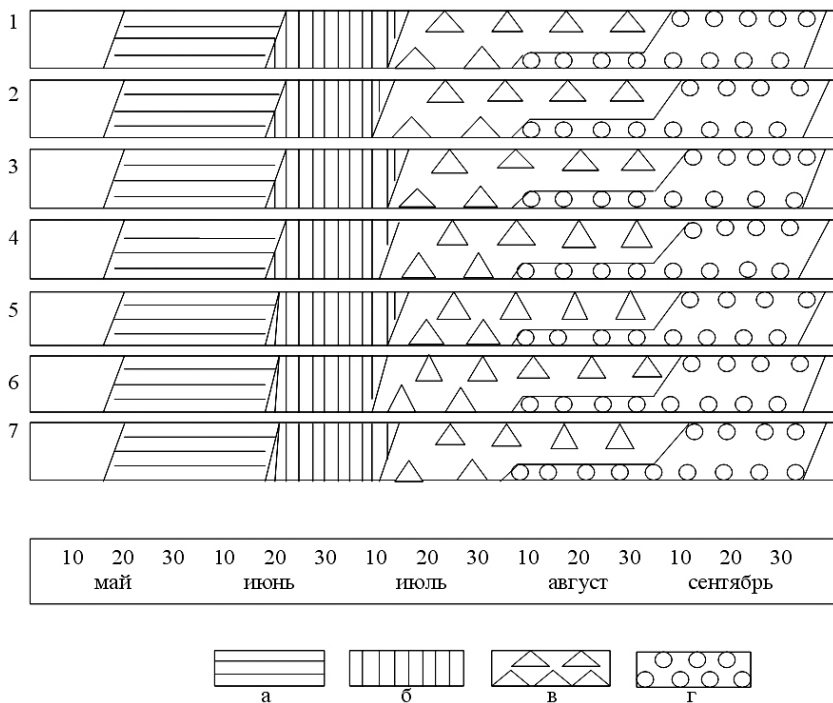


Рис. 8. Фенологический спектр растений *H. perforatum* четвертого года жизни. Происхождение образцов: 1, 2, 3...7 – см. на рис. 3. Фазы развития: а – вегетативная; б – бутонизация; в – цветение; г – плодоношение.

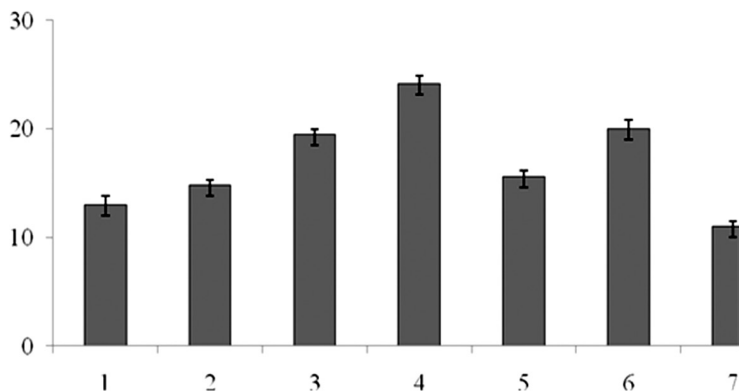


Рис. 9. Высота растений *H. perforatum* после высадки в открытый грунт (на 20.07.2004 г.), см.
1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 3.

ратова, максимальную – из Сыктывкара, Новосибирска и Барнаула (рис. 10).

На второй год жизни отмечено, что высота растений во все фазы развития незначительно варьировала у образцов и составляла 15–22 см в фазе вегетации, 26–34 см в фазе массовой бутонизации и 46–52 см в фазе массового цветения (рис. 11–13). Только растения образца из Кировской обл. в вегетативной фазе имели минимальную высоту – 15 см, однако к фазам массовой бутонизации и массового цветения их высота достигала уровня данного показателя у растений других образцов.

Погодные условия 2006 г. (третий год жизни) были благоприятны для роста и развития растений. В мае средняя температура воздуха составила 10.7 °С, осадков выпало 63 мм (выше нормы на 3.1 °С и 19 мм соответственно), что благоприятствовало раннему отрастанию растений (2 мая). Высота растений в начале июня в фазе вегетации варьировала от 31 (сорт Золотодолинский) до 40 см (образец из Барнаула), в фазе бутонизации – от 48 до 64 см, в фазе массового цветения – от 73 до 89 см. В конце августа образец из Кировской обл. имел максимальную высоту (98 см), а самыми низкорослыми оказались образцы из Саратова (80 см) и Горного Алтая (82 см) (рис. 14). Следует отметить, что на третий год жизни все образцы имели максимальное значение высоты во все фазы развития, в сравнении с данным показателем в другие годы жизни. Очевидно, существенное увеличение данного признака в 2006 г. объясняется тем, что на третий год жизни растения зверобоя продырявленного максимально реализуют свои потенциальные возможности в условиях средне-таежной подзоны Республики Коми.

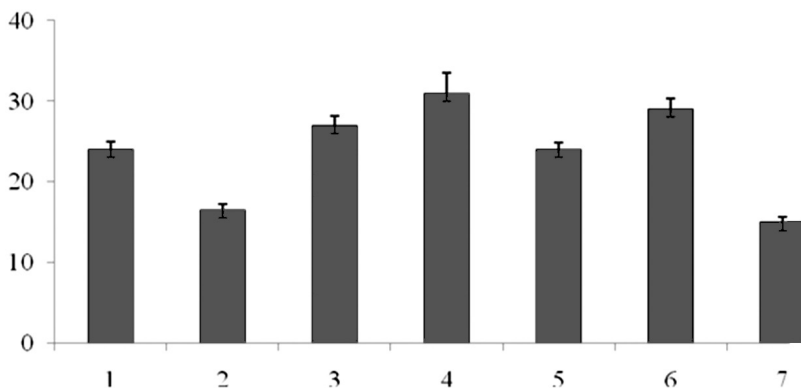


Рис. 10. Высота однолетних растений *H. perforatum* перед уходом в зиму (8.10.2004 г.), см.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 3.

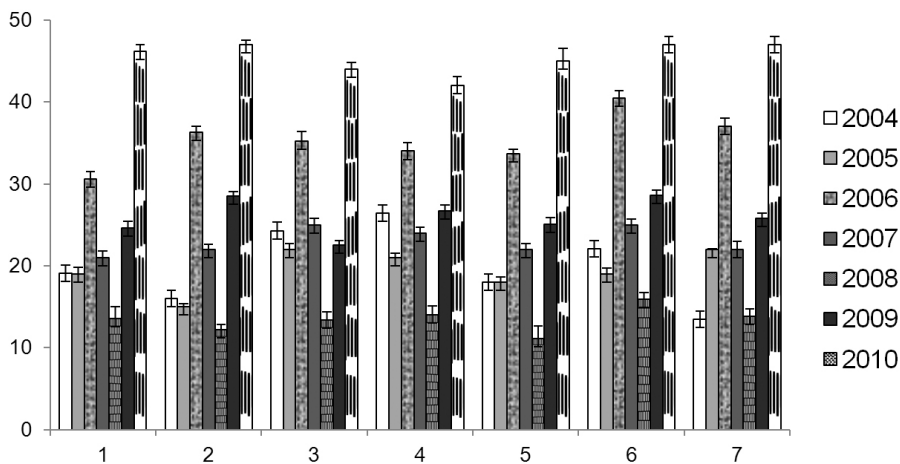


Рис. 11. Высота растений *H. perforatum* первого-седьмого годов жизни в фазе вегетации, см.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 3.

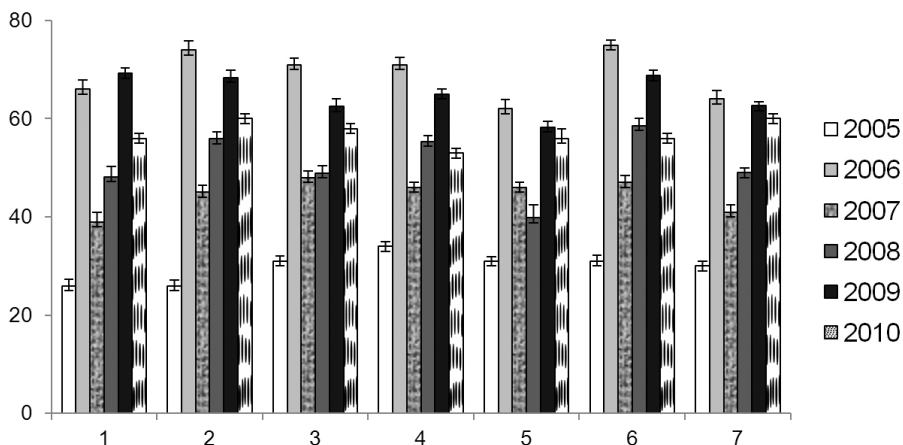


Рис. 12. Высота растений *H. perforatum* второго-седьмого годов жизни в фазе массовой бутонизации, см.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 3.

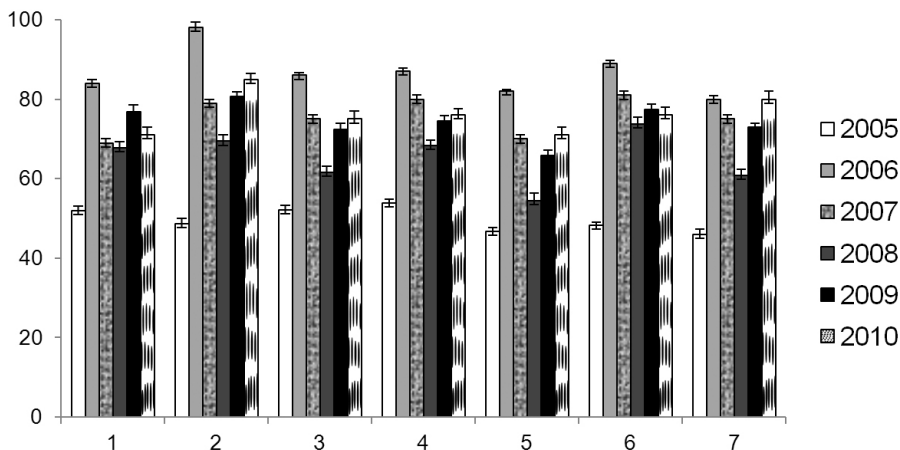


Рис. 13. Высота растений *H. perforatum* второго-седьмого годов жизни в фазе массового цветения, см.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 3.

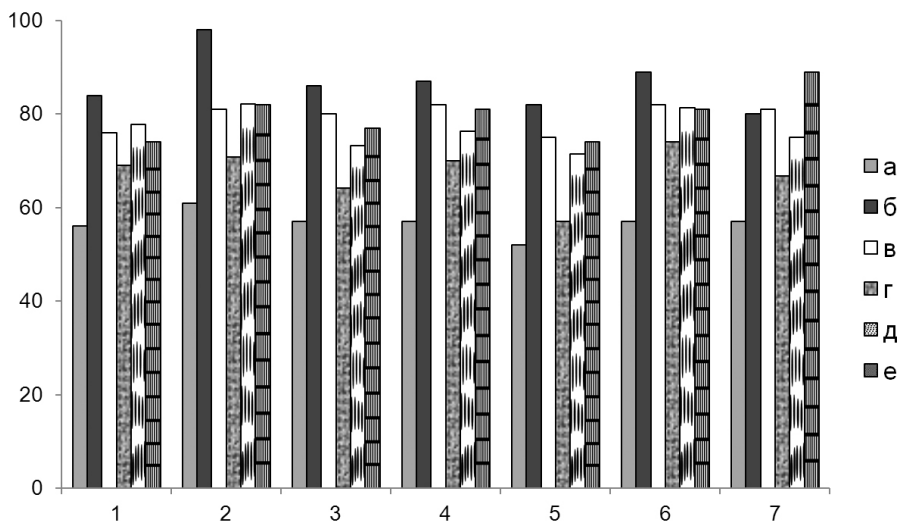


Рис. 14. Высота растений *H. perforatum* на 30 августа, 2005–2010 гг.

По оси абсцисс – номер образца, по оси ординат – высота растений, см.

Происхождение образцов: 1 – сорт Золотодолинский; 2 – Кировская обл.; 3 – Сыктывкар; 4 – Новосибирск; 5 – Горный Алтай; 6 – Барнаул; 7 – Саратов. Последовательность расположения образцов на рисунке соответствует расположению делянок в полевом опыте. Год жизни растений: а – второй; б – третий; в – четвертый; г – пятый; д – шестой; е – седьмой.

В 2007 г. отмечено более позднее отрастание растений (16 мая) из-за затяжной, с возвратами холодов весны. Кроме того, неблагоприятные погодные условия в осенне-зимний период 2006/07 г. отрицательно сказались на росте и развитии растений четвертого года жизни. Растения отрастали слабо по сравнению с предыдущим годом, высота их в вегетативной фазе варьировала от 21 (сорт Золото-долинский) до 25 см (образцы из Сыктывкара и Барнаула) (см. рис. 11). В фазе массовой бутонизации данный показатель изменялся незначительно – от 41 до 48 см у шести образцов, и только сорт Золото-долинский несколько отставал в росте (39 см) (см. рис. 12). В фазе массового цветения высота растений составляла 69–81 см (см. рис. 13). Наибольшей высоты в эту фазу достигали растения трех образцов: из Кировской обл., Новосибирска и Барнаула, а наименьшей – сорта Золото-долинский и образца из Горного Алтая.

В мае 2008 г. преобладала холодная погода, поэтому отрастание растений пятого года жизни шло медленно. Растения в вегетативной фазе имели минимальную высоту 11–16 см в сравнении с другими годами (см. рис. 11). С приходом теплой (со второй декады июня), а потом жаркой (в начале июля) погоды жизненные процессы растений активизировались и отставание в росте и развитии сократилось. К фазе массовой бутонизации растения достигли высоты 40–59 см, к фазе массового цветения – 54–74 см. Максимальной высотой в эти фазы отличались растения образцов из Кировской обл., Новосибирска и Барнаула (см. рис. 12, 13).

В 2009 г. отрастание растений зверобоя продырявленного шестого года жизни отмечено в обычные сроки. Холодная погода в начале мая сменилась необычно теплой, что благоприятно сказалось на дальнейшем росте растений, и их высота в фазе вегетации составила 22–29 см (см. рис. 11). В начале июня в условиях очередного похолодания растения развивались и росли медленно, отставая в развитии на одну – две недели. Но со второй декады июля установилась высокая температура воздуха (максимум достигал 29–30 °С) и отставание в росте растений сократилось. У изучаемых образцов в фазе массовой бутонизации высота варьировала в пределах 58–69 см, массового цветения – 66–81 см (см. рис. 12, 13). Благоприятные погодные условия, сложившиеся в конце вегетационного периода, также способствовали дальнейшему росту и развитию растений. И в конце вегетационного сезона растения шестого года жизни по высоте не уступали растениям четвертого года. Так, высота растений образца с Горного Алтая, который значительно отставал в росте в начале и середине вегетации, значительно увеличилась в конце августа и составила 71 см (см. рис. 14).

В 2010 г. семилетние растения зверобоя продырявленного начали отрастать 12 мая и в первой декаде июня (фаза вегетации) опе-

режали по высоте растения предыдущих лет (см. рис. 11), это связано с теплой и влажной погодой в конце мая – июне. Затем темпы роста растений стабилизировались и в фазе бутонизации составляли 53–60 см, в фазе массового цветения растений – 71–85 см, в фазе плодоношения – 71–85 см (рис. 12, 13).

В табл. 9 приведены сравнительные показатели высоты многолетних растений разного возраста: исходного материала и растений, выращенных из семян сыктывкарской репродукции этих же образцов. В фазу цветения многолетние растения зверобоя продырявленного (7–15 лет) вступали в те же сроки (28.06–16.07), что и более молодые растения (четыре-семь лет), и по высоте побегов они не уступали более молодым растениям.

В опыте с разной схемой посадки растения зверобоя продырявленного, выращенные рассадным способом, были высажены в открытый грунт со средней высотой побегов 7 см, с четырьмя – семью парами настоящих листьев, у некоторых образцов было отмечено начало ветвления побега. Наблюдения показали, что к концу первого года жизни высота растений с площадью питания 10×10 см была выше в 1.1–1.5 раза по сравнению с вариантами опыта 20×20 и 30×30 см соответственно (табл. 10). Число побегов возобновления к концу вегетации в разных вариантах оказалось практически одинаковым и составило 4–4.5 шт./особь, тогда как их длина в варианте 20×20 см была ниже в 1.8–2.3 раза, чем в вариантах 10×10 и 30×30 см соот-

Таблица 9

Высота растений *H. perforatum* разного возраста в фазе массового цветения, 2007–2010 гг.

| Год наблюдений | Кировская обл. | | Сыктывкар | | Новосибирск | | Горный Алтай | | Барнаул | |
|----------------|----------------|------------|-----------|------------|-------------|------------|--------------|------------|-----------|------------|
| | Год жизни | Высота, см | Год жизни | Высота, см | Год жизни | Высота, см | Год жизни | Высота, см | Год жизни | Высота, см |
| 2007 | 4 | 79±1 | 4 | 75±1 | 4 | 80±1 | 4 | 66±2 | 4 | 81±2 |
| | 8 | 74±2 | 12 | 69±1 | 9 | 60±1 | 7 | 71±1 | 11 | 79±1 |
| 2008 | 5 | 69±2 | 5 | 62±2 | 5 | 68±1 | 5 | 54±2 | 5 | 74±2 |
| | 9 | 67±2 | 13 | 67±2 | 10 | 52±2 | 8 | 64±1 | 12 | 55±2 |
| 2009 | 6 | 81±2 | 6 | 72±2 | 6 | 74±1 | 6 | 66±1 | 6 | 77±1 |
| | 10 | 67±2 | 14 | 70±1 | 11 | 63±1 | 9 | 68±1 | 13 | 70±2 |
| 2010 | 7 | 85±2 | 7 | 75±2 | 7 | 76±2 | 7 | 71±2 | 7 | 76±2 |
| | 11 | 67±2 | 15 | 68±14 | 12 | 57±1 | 10 | 64±2 | 14 | 72±2 |

Таблица 10

Морфологические признаки растений *H. perforatum* первого года жизни при разной площади питания (6.09.2006 г.)

| Показатель | Схема посадки, см | | |
|---|-------------------|----------|----------|
| | 10×10 | 20×20 | 30×30 |
| | M±m | M±m | M±m |
| Высота растений, см | 26.4±0.9 | 23.1±1.2 | 17.4±1.5 |
| Число побегов возобновления, шт./особь | 4.4±0.3 | 4.0±0.4 | 4.5±0.5 |
| Длина побегов возобновления, см | 9.1±0.7 | 5.1±0.7 | 11.8±0.9 |
| Длина побегов второго порядка, см | 5.1±0.2 | 8.0±0.5 | 7.4±0.8 |
| Число пар стеблевых листьев на побег, шт. | 15.8±0.5 | 14.8±1.0 | 16.2±1.0 |
| Размеры развитого стеблевого листа, см: | | | |
| Длина | 2.8±0.06 | 2.9±0.05 | 3.0±0.06 |
| Ширина | 1.2±0.02 | 1.3±0.02 | 1.3±0.02 |

ветственно. Число пар стеблевых листьев на побег и размеры развитого стеблевого листа существенно не изменялись при разных схемах посадки. На второй год жизни растения во всех вариантах опыта отрастали во второй декаде мая. Разная площадь питания оказывала некоторое влияние на сроки прохождения фаз бутонизации и цветения растений зверобоя продырявленного. Массовая бутонизация у растений с большей площадью питания (30×30 см) наступала на четыре дня позднее, чем при посадке 20×20 см и 10×10 см. В последнем варианте на 9 июля зацвело 6% растений, при посадке 20×20 см – 8%, 30×30 см – цветущих растений не было. 16–18 июля отмечалось массовое цветение растений в вариантах опыта при схемах посадки 10×10 и 20×20 см, тогда как в варианте 30×30 см в эти даты только начиналось цветение. Сравнение морфометрических показателей побега показало, что с увеличением площади питания почти не изменялись: высота растений, ширина листа, длина вегетативных побегов второго порядка и число генеративных побегов на особь, но значительно увеличивались такие признаки, как число цветков на побег, длина соцветия и длина генеративных побегов второго порядка (табл. 11).

В 2010–2012 гг. проводили наблюдения за динамикой роста растений зверобоя продырявленного 20 новых образцов, из которых семена 14 образцов были высеяны в 2009 г., шесть – в 2010 г. Результаты исследований нарастания в высоту двух и трехлетних растений 14 образцов представлены на рис. 15 и 16. Высота и среднесуточный прирост растений в высоту шести образцов приведены в табл. 12. Нарастание побегов в высоту происходило на протяжении всего вегетационного сезона. На высоту растений оказывали влияние как возраст, так и происхождение образцов. Особенно заметно разделение разных образцов по высоте побегов на втором году жизни растений

Таблица 11

Морфологические признаки растений *H. perforatum* второго года жизни при разной схеме посадки (20.07.07 г.)

| Признаки | Схема посадки, см | | |
|---|-------------------|-----------|-----------|
| | 10×10 | 20×20 | 30×30 |
| | M±m | M±m | M±m |
| Длина главного побега, см | 60.3±3.3 | 59.0±2.2 | 64.2±3.1 |
| Длина соцветия, см | 22.0±0.14 | 31.0±1.51 | 46.0±4.48 |
| Размеры развитого листа, см: | | | |
| длина | 2.7±0.05 | 2.9±0.07 | 3.1±0.03 |
| ширина | 1.2±0.03 | 1.4±0.06 | 1.2±0.02 |
| Диаметр цветка, см | 2.9±0.04 | 3.0±0.04 | 3.1±0.03 |
| Диаметр основания побега, см | 0.4±0.05 | 0.6±0.03 | 0.6±0.07 |
| Число бутонов и цветков, шт./побег | 160±23 | 330±24 | 617±73 |
| Число пар боковых побегов второго порядка, шт./побег: | | | |
| генеративных | 6.7±0.27 | 8.7±0.72 | 13.3±1.51 |
| вегетативных | 8.0±0.8 | 7.7±0.27 | 5.7±1.1 |
| Длина вегетативных побегов, см: | | | |
| второго порядка | 6.1±0.14 | 7.8±0.56 | 7.5±0.7 |
| третьего порядка | зачатки | зачатки | зачатки |
| Длина генеративных побегов, см: | | | |
| второго порядка | 12.0±0.21 | 17.4±0.64 | 25.3±2.49 |
| третьего порядка | 5.9±0.29 | 5.8±0.09 | 7.0±0.79 |
| четвертого порядка | 3.1±0.14 | 1.9±0.07 | 3.6±0.13 |

(в 2010 г.), когда их высота была ниже, чем в последующие годы. Наиболее низкорослыми (22–23 см) оказались растения образцов из Таллинна № 885, 886 и 749, их средняя высота к концу августа составляла 22, 23 и 32 см соответственно, наиболее высокорослыми – образцы из Казани (61 см) и Петрозаводска (51 см). Высота растений большинства образцов характеризовалась средними значениями и варьировала от 38 до 49 см (рис. 15). Растения третьего года жизни этих же образцов к концу сезона были на 10–26 см выше, чем двухлетние, их высота варьировала от 45 до 72 см (рис. 16).

В табл. 12, наряду с показателями линейного роста двух- и трехлетних особей, приведены значения среднесуточного прироста растений зверобоя продырявленного в высоту. Высота двухлетних растений шести новых образцов зверобоя продырявленного к концу вегетационного сезона 2011 г. составляла 62–67 см и на 6–35 см была выше по сравнению с растениями других образцов этого же возраста (в 2010 г.) (см. рис. 15, табл. 12). Нарастание побегов растений зверобоя продырявленного в высоту происходило до фазы массового плодоношения (конец августа). Наиболее высокие среднесуточные приросты в высоту (1.9–2.2 см) во второй декаде июня отме-

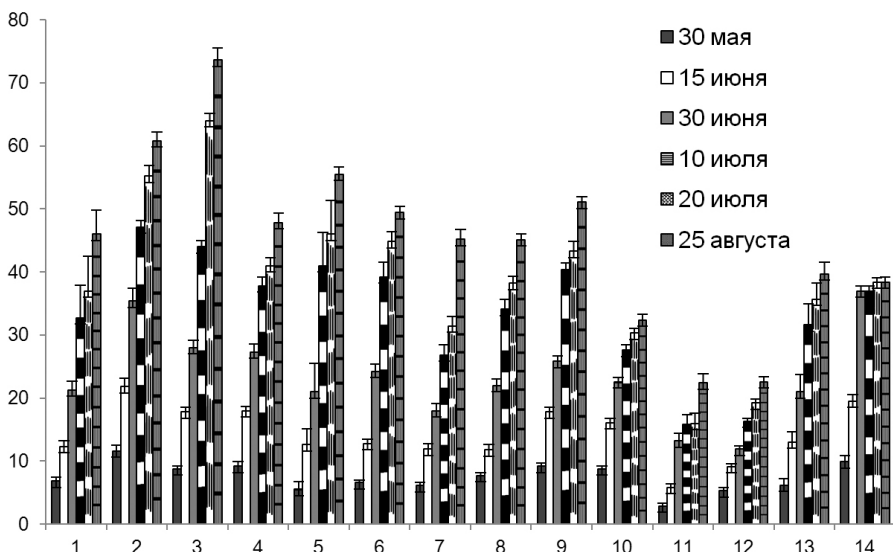


Рис. 15. Динамика линейного роста *H. perforatum* второго года жизни (2010 г.), см.
Происхождение образцов: 1 – Йошкар-Ола, № 439; 2 – Казань, № 48; 3 – Лейпциг, № 319; 4 – Лейпциг, № 898; 5 – Осло, № 220; 6 – Осло, № 221; 7 – Осло, № 222; 8 – Осло, № 219; 9 – Петрозаводск, № 50; 10 – Таллин, № 749; 11 – Таллин, № 885; 12 – Таллин, № 886; 13 – Таллин, № 887; 14 – Таллин, № 888.

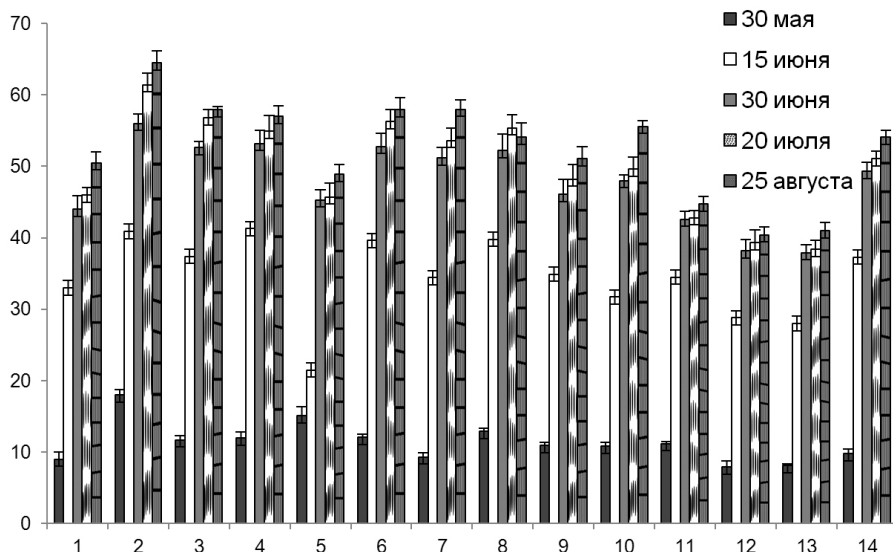


Рис. 16. Динамика линейного роста растений *H. perforatum* третьего года жизни (2011 г.), см.
1, 2, 3...14 – происхождение образцов см. на рис.15.

Таблица 12

**Динамика линейного роста растений *H. perforatum* в коллекции № 2
(2011/12 г.), см**

| Происхождение образца | Год жизни | Дата наблюдений | | | | |
|-----------------------|-----------|-----------------|---------------|---------------|-------------|-------------|
| | | 30.05 | 15.06 | 30.06 | 20.07 | 25.08 |
| Иркутская обл. | 2 | 15±1 | 35±2 1.2* | 51±2 1.2 | 55±2 0.2 | 67±2 0.3 |
| | 3 | 24±1 | 57±1 2.1 | 71±1 1.0 | 90±1 1.0 | 93±1 0.1 |
| Лондон, № 70577 | 2 | 15±2 | 44±0.9 1.8 | 58±2 1.0 | 58±2 0 | 65±1 0.2 |
| | 3 | 25±1 | 55±2 1.9 | 69±0.7 1.0 | 83±2 0.7 | 86±1 0.1 |
| Махачкала, № 270 | 2 | 14±1 | 31±1 1.1 | 42±2 0.8 | 56±1 0.7 | 64±1 0.2 |
| | 3 | 20±1 | 50±1 1.9 | 62±1 0.9 | 76±1 0.7 | 80±1 0.1 |
| Новосибирск, № 47 | 2 | 15±1 | 32±1 1.1 | 50±1 1.3 | 56±2 0.3 | 62±1 0.2 |
| | 3 | 18±1 | 51±2 2.1 | 67±1 1.1 | 75±1 0.4 | 78±1 0.1 |
| Омск, № 50 | 2 | 19±1 | 39±3 1.2 | 54±3 1.1 | 59±2 0.2 | 63±1 0.1 |
| | 3 | 21±1 | 52±1 1.9 | 61±1 0.6 | 79±1 0.8 | 81±1 0.1 |
| Рига, № 334 | 2 | 20±1 | 44±2 1.6 | 60±1 1.1 | 64±1 0.2 | 67±1 0.1 |
| | 3 | 23±1 | 58±1 2.2 | 69±1 0.8 | 81±1 0.6 | 83±1 0.1 |

Примечание: * среднесуточный прирост растений в высоту.

чены у растений третьего года жизни. Эти же показатели у растений второго года жизни ниже и составляют 1.1–1.8 см.

Таким образом, наблюдения за ростом растений зверобоя продырявленного разных лет жизни в динамике показали, что рост побегов в высоту продолжается до конца августа. Интенсивный рост растений зверобоя продырявленного приходится на фазы вегетации и бутонизации (среднесуточный прирост в высоту до 2.2 см). Затем, с фазы массового цветения до конца вегетации, нарастание растений в высоту незначительно. Высота растений зависела как от биопотенциала образцов, возраста растений и погодных условий вегетационного сезона. Благоприятствующим фактором, влияющим на высоту растений, является температурный режим, складывающийся в период вегетации. Максимальной высоты и среднесуточного прироста растения всех исследуемых образцов достигали на третий год жизни. Наиболее высокорослыми на протяжении всех исследуемых лет были растения образцов из Кировской, Иркутской областей и Барнаула.

5.4. Побегообразование

Особенно важно изучение возможности побегообразования растений данного вида при выращивании в культуре, так как число побегов оказывает существенное влияние на продуктивность лекарственного сырья. Число побегов на особи зависело от возраста и биопотенциала образцов. К концу вегетации у растений зверобоя продырявленного первого года жизни формируется один разветвленный вегетативный побег. Первый подсчет побегов на растениях второго года жизни показал, что в фазе массового отрастания все образцы зверобоя формировали 4–10 побегов на особь (рис. 17). К фазе массовой бутонизации число побегов у образцов возрастало в 1.1–4.7 раза и варьировало от 5.9 до 18.7 шт./особь. К этому моменту впервые было подсчитано и число генеративных побегов, которое составило у разных образцов 2.6–8.8 шт./особь и не менялось до конца вегетационного сезона (рис. 18). Как показывают наши данные, число вегетативных побегов в процессе вегетации увеличивалось: в фазе цветения у большинства образцов оно составляло 11.9–54.8, в фазе плодоношения (конец сезона) – 27.9–101 шт./особь. Наибольшей побегообразовательной способностью характеризовался образец из Кировской обл., наименьшей – образец из Сыктывкара. К концу вегетации число генеративных побегов у большинства образцов составляло 15–25% от общего числа побегов на особь, за исключением двух образцов (Кировская обл. и Саратов) – 6–7%.

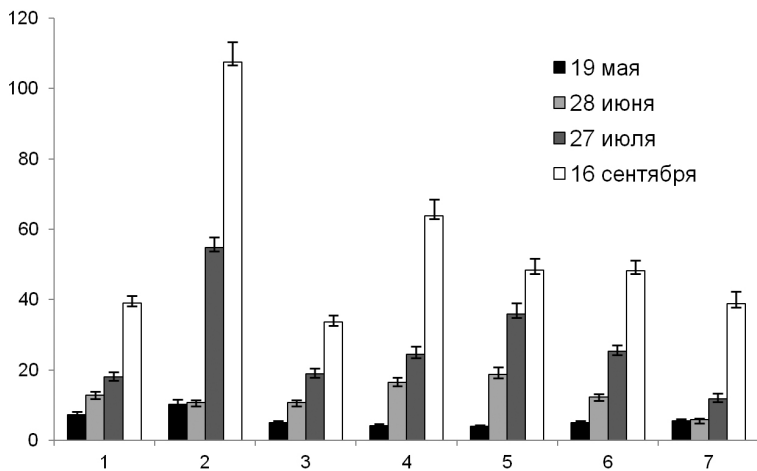


Рис. 17. Динамика побегообразования у растений *H. perforatum* второго года жизни в процессе вегетации, шт./особь.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

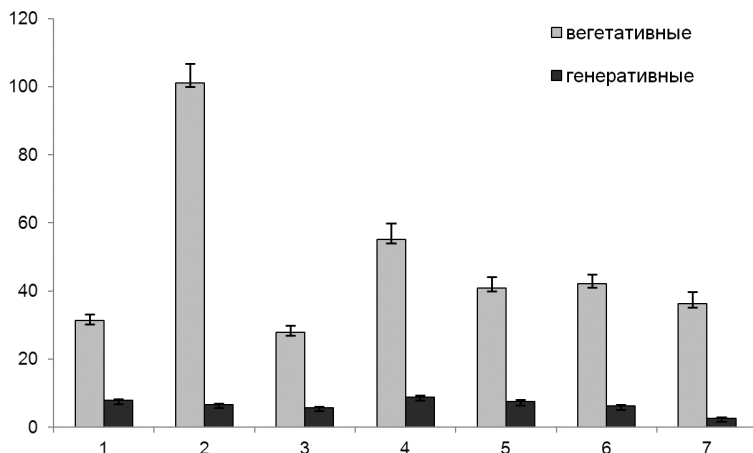


Рис. 18. Число вегетативных и генеративных побегов у растений *H. perforatum* на второй год жизни в конце вегетации (сентябрь 2005 г.), шт./особь.
1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

Как видно на рис. 19, на третий год жизни число генеративных побегов в фазе цветения возросло (в 9–27 раз) и варьировало у образцов от 51 до 182 шт./особь. Наибольшим показателем отличался образец из Кировской обл., наименьшим – из Горного Алтая. Веге-

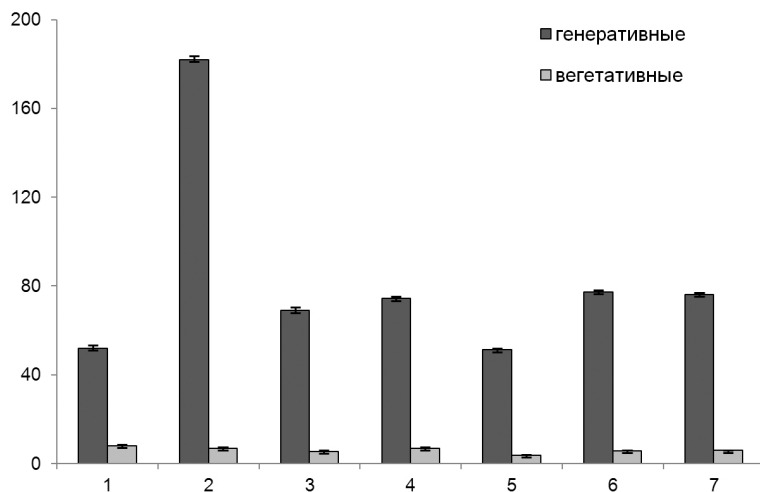


Рис. 19. Число генеративных и вегетативных побегов у растений *H. perforatum* на третий год жизни в фазе массового цветения, шт./особь.
1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

тативные побеги были малочисленны, 3.7–8 шт./особь, что в среднем в 6.1 раза ниже по сравнению со вторым годом жизни.

На четвертый год жизни число генеративных побегов на особи у всех образцов снизилось в среднем в три раза по сравнению с предыдущим годом (рис. 20), что возможно связано с биологией данного вида, такая закономерность отмечалась и другими авторами при изучении зверобоя продырявленного в культуре (Тюрина и др., 1983). Также возможна другая причина, связанная с плохой перезимовкой растений в связи с резкими перепадами температуры в осенне-зимний период. Число генеративных побегов варьировало от 11.7 до 40.7 шт./особь. Наименьшим этот показатель был у растений образцов из Сыктывкара и Барнаула, а наибольшим – из Кировской обл. и Новосибирска. Число вегетативных побегов увеличилось незначительно по сравнению с предыдущим годом. Данный показатель немного вырос у образцов из Кировской обл. и Саратова, у образца из Горного Алтая – в 2.4 раза, у остальных образцов – уменьшился в 1.1–1.2 раза. Число генеративных побегов на особи на пятый год жизни в среднем сократилось в 1.1–1.7 раза (рис. 21). У образца из Барнаула данный показатель не изменялся. Максимальное число генеративных побегов было у образцов из Кировской обл., Новосибирска, Саратова и сорта Золото долинский, минимальное – у образцов из Барнаула, Горного Алтая. Число вегетативных побегов у пя-

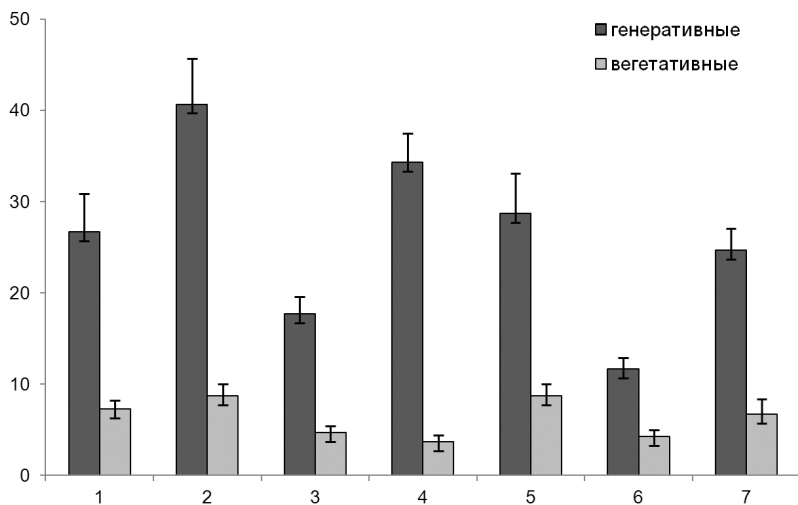


Рис. 20. Число генеративных и вегетативных побегов у растений *H. perforatum* на четвертый год жизни в фазе массового цветения, шт./особь.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

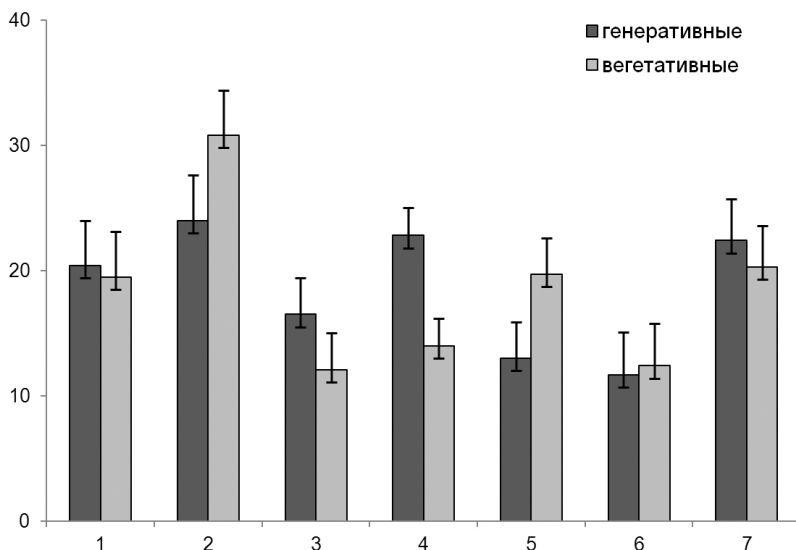


Рис. 21. Число генеративных и вегетативных побегов у растений *H. perforatum* на пятый год жизни в фазе массового цветения, шт./особь.
1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

тилетних растений, напротив, выросло у всех образцов в 2.3–3 раза, а у образцов из Кировской обл. – в 3.5, Новосибирска – в 3.8 раза и составило 12.1–30.8 шт./особь.

Число генеративных побегов на шестой год жизни уменьшилось в 1.3–2 раза по сравнению с предыдущим годом у большинства растений, за исключением образца из Горного Алтая, у которого этот показатель был стабилен (рис. 22). Отмечено увеличение числа побегов на растении в 1.3 раза у образца из Барнаула по сравнению с предыдущим годом. Число генеративных побегов варьировало у образцов от 11.7 (Саратов) до 18.8 шт./особь (Новосибирск). Максимальными показателями этого признака характеризовались образец из Новосибирска и сорт Золотодолинский. Образец из Кировской обл., который на протяжении пяти лет жизни отличался наибольшим числом генеративных побегов, на шестой год уступал другим образцам по данному признаку. Число вегетативных побегов у всех образцов снизилось в 2.4–15.6 раза по сравнению с предыдущим годом и варьировало от 1.3 до 5.7 шт./особь.

На седьмой год жизни растений число генеративных побегов вновь возросло по сравнению с растениями шестого года (табл. 13). Незначительно (в 1.1–1.2 раза) оно увеличилось у растений сорта Золотодолинский и образцов из Сыктывкара и Новосибирска, в 1.5–

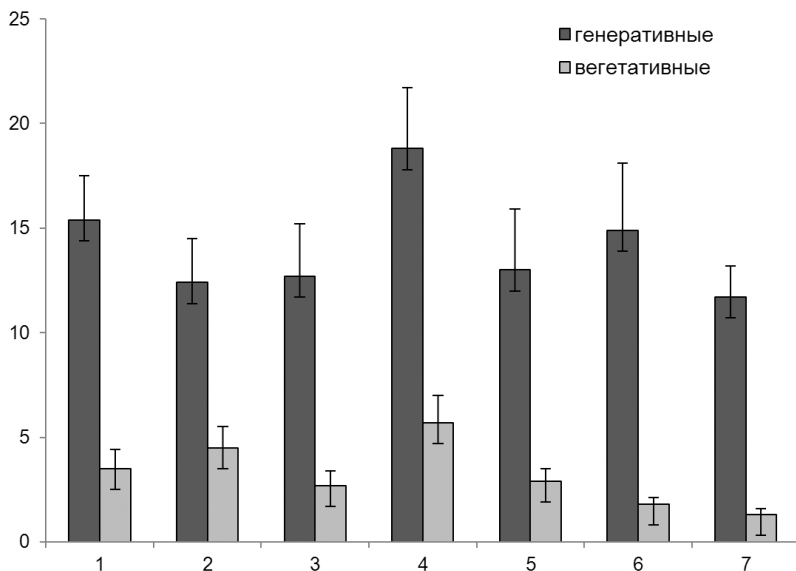


Рис. 22. Число генеративных и вегетативных побегов у растений *H. perforatum* на шестой год жизни (2009 г.) в фазе массового цветения, шт./осoby.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

Таблица 13

**Число побегов на одно растение *H. perforatum* разных лет жизни
в фазе массового цветения (2005–2010 гг.), шт./осoby**

| Побеги | Год жизни | № образца | | | | | | |
|--------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| Генеративные | 2 | 7.8±0.5 | 6.6±0.4 | 5.7±0.4 | 8.8±0.6 | 7.5±0.6 | 6.2±0.4 | 2.6±0.3 |
| Вегетативные | 2 | 18.1±1.3 | 54.8±3.0 | 18.9±1.5 | 24.4±2.4 | 35.9±3.1 | 25.3±1.7 | 11.9±1.4 |
| Генеративные | 3 | 52.0±1.3 | 182.0±1.5 | 68.9±1.4 | 74.4±0.9 | 51.3±0.6 | 77.3±0.8 | 76.2±0.9 |
| Вегетативные | 3 | 8.0±0.4 | 6.9±0.6 | 5.5±0.4 | 6.9±0.4 | 3.7±0.2 | 5.8±0.3 | 5.9±0.2 |
| Генеративные | 4 | 26.7±4.2 | 40.7±7.7 | 17.7±1.9 | 34.3±3.2 | 28.7±4.4 | 11.7±1.2 | 24.7±2.4 |
| Вегетативные | 4 | 7.3±0.9 | 8.7±1.3 | 4.7±0.7 | 3.7±0.7 | 8.7±1.3 | 4.3±0.7 | 6.7±1.7 |
| Генеративные | 5 | 20.4±2.7 | 24.0±4.8 | 16.5±4.2 | 22.8±3.9 | 13.0±1.9 | 11.7±1.2 | 22.4±3.6 |
| Вегетативные | 5 | 19.5±3.6 | 30.8±3.6 | 12.1±2.9 | 14.0±2.2 | 19.7±2.9 | 12.4±3.4 | 20.3±3.3 |
| Генеративные | 6 | 15.4±2.1 | 12.4±2.1 | 12.7±2.5 | 18.8±2.9 | 13.0±2.9 | 14.9±3.2 | 11.7±1.5 |
| Вегетативные | 6 | 3.5±0.9 | 4.5±1.0 | 2.7±0.7 | 5.7±1.3 | 2.9±0.6 | 1.8±0.3 | 1.3±0.3 |
| Генеративные | 7 | 16.3±1.6 | 19.7±3.6 | 15.0±3.7 | 20.1±2.0 | 19.6±3.4 | 25.2±6.0 | 23.5±4.6 |
| Вегетативные | 7 | 5.7±1.0 | 9.1±2.0 | 6.8±1.0 | 10.8±2.3 | 9.6±1.4 | 6.2±1.3 | 5.4±0.9 |

Примечание: 1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

2 раза – у образцов из Горного Алтая, Кировской обл., Барнаула и Саратова. Высокие показатели данного признака, превышающие в 1.5–2.1 раза аналогичные у растений пятого и даже четвертого годов жизни, отмечены у образцов из Барнаула и Горного Алтая.

Итак, трехлетние растения формируют наибольшее число генеративных побегов – 51.3–182 шт./особь. Этот показатель снижается на четвертый и пятый годы жизни в 1.8–7.6 раза, причем у образцов из Барнаула и Кировской области отмечалось его наибольшее снижение. На шестой и седьмой годы жизни число генеративных побегов на растение сократилось по сравнению с третьим годом жизни в 3.4–14.7 и 3.1–9.2 раза соответственно и составило 11.7–25.2 шт./особь (рис. 23). Следует отметить, что в годы исследований у растений сорта Золото долины число генеративных побегов является более стабильным признаком, не считая третьего года жизни (рис. 24), тогда как у образца из Кировской обл. он менее стабилен (рис. 25). Число вегетативных побегов было максимальным во второй и пятый годы жизни растений (табл. 13). Наибольшее значение данного показателя отмечено на второй год жизни у образцов из Кировской обл. и Горного Алтая, наименьшее – из Саратова.

Таким образом, при изучении динамики побегообразования выявлена высокая побегообразовательная способность растений всех исследуемых образцов. Число побегов с возрастом увеличивалось, достигая максимума на третий год жизни. Наиболее высокие показатели побегообразования отмечены у растений из Кировской обл. и Новосибирска.

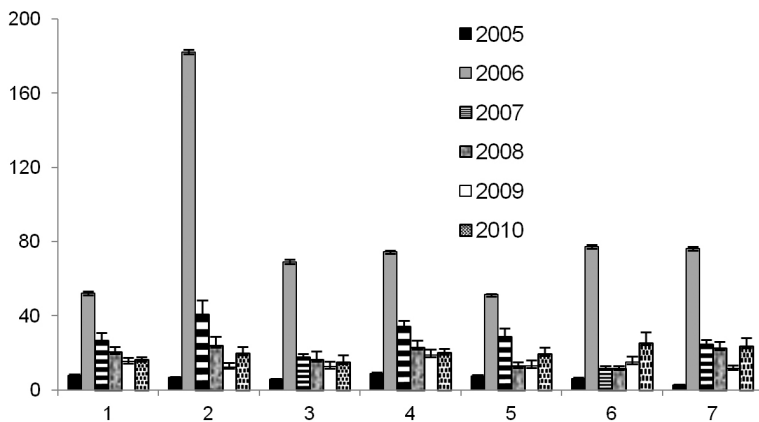


Рис. 23. Число генеративных побегов у растений *H. perforatum* разного географического происхождения в разные годы исследований, шт./особь.

1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

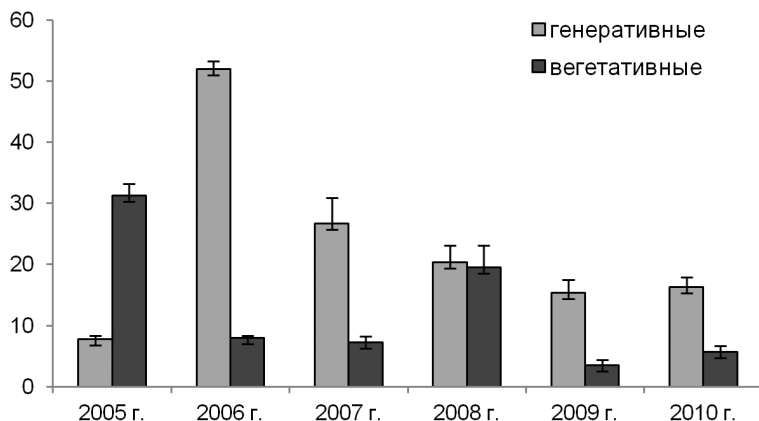


Рис. 24. Число генеративных и вегетативных побегов у растений *H. perforatum* сорта Золотодолинский в разные годы исследований, шт./особь.
1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис 14.

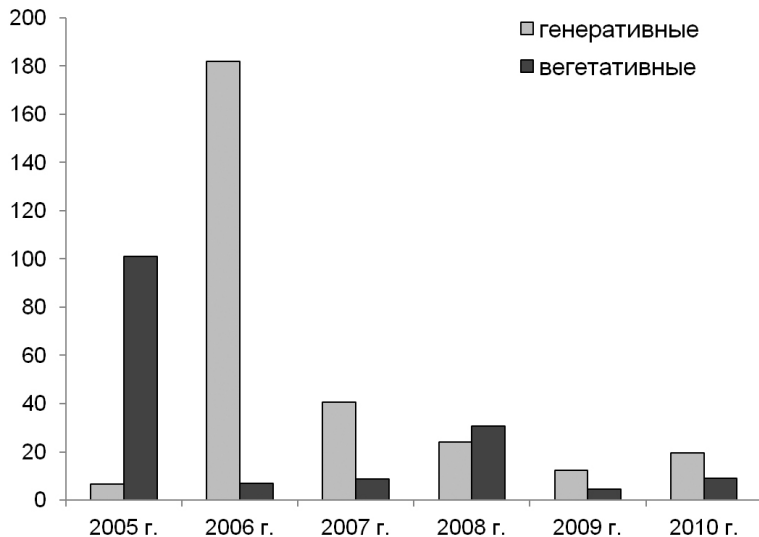


Рис. 25. Число генеративных и вегетативных побегов у растений *H. perforatum* образца из Кировской обл. в разные годы исследований, шт./особь.
1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис 14.

5.5. Семенное воспроизводство

Один из важнейших показателей адаптации вида к новым условиям среды – плодоношение, представляющее завершающую фазу малого жизненного цикла. Репродуктивная способность интродуцентов во многом зависит от степени соответствия биологии растений новым условиям среды. Способность растений давать самосев в новых для него условиях является высшей степенью акклиматизации (Некрасов, 1973; Данилова, 2002).

У растений зверобоя продырявленного установлено преимущественно апомиктическое развитие семян: 97% его зародышевых мешков нередуцированные (Жизнь растений, 1981). Исследованиями И.И. Баяндиной (1998) подтверждено, что зверобой продырявленный – факультативный псевдогамный апомикт. Эмбриологически выявлено массовое замещение дегенерирующих мейотических зародышевых мешков апоспорическими, развивающимися из клеток нуцеллуса. При факультативном апомиксисе открывается эффективный путь использования рекомбинантной изменчивости на основе частичного амфимиксиса с последующим закреплением гетерозисных форм апомиксисом (Баяндина, 1998; Vargassia et al., 2006). Предполагается, что зверобой продырявленный – это первое культурное растение с высоким процентом апомиксиса (Баяндина, 1995). В настоящее время интерес к апомиксису сильно возрос и его изучению уделяется все большее внимание. Этот способ размножения содействует выработке высокой пластичности популяций, устойчивости к неблагоприятным, даже суровым, условиям Крайнего Севера, высокогорий за счет сохранения гетерозиготности и повышенной пloidности (Рубцова, 1989). Плод зверобоя – трехгнездная многосемянная коробочка. Процент плодоцветения (число цветков, развившихся в плоды, выраженное в процентах) – относительная величина семенной продуктивности, является важным показателем адаптации вида в конкретных условиях обитания. Судя по его значениям, адаптивный потенциал образцов зверобоя продырявленного разного географического происхождения в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми достаточно высок и составлял в разные годы 56–87%. Максимальное число цветков (234–273 шт./погреб) формировалось у образцов из Кировской обл., Сыктывкара и сорта Золото долинский на растениях четвертого года жизни (табл. 14). С возрастом число цветков, сформировавшихся у этих же образцов, снижалось в 1.6 раза. Процент завязавшихся плодов зависел от метеоусловий конкретного вегетационного сезона, и в частности, количества осадков, выпадавших в период от цветения растений до формирования зрелых плодов. В первой и второй декадах июля 2007 г. в фазе массового цветения растений четвертого года жизни

Таблица 14

**Процент плодоцветения у растений *H. perforatum* разных лет жизни,
2007 и 2010 гг.**

| Происхождение образца | Возраст растений | Число генеративных побегов, шт./особь | Число цветков, шт./побег | Число плодов, шт./побег | Процент плодоцветения |
|-----------------------|------------------|---------------------------------------|--------------------------|-------------------------|-----------------------|
| Сорт Золотодолинский | 4 | 27±4 | 271±33 | 151±19 | 56 |
| | 7 | 16±2 | 164±38 | 126±12 | 77 |
| Кировская область | 4 | 41±8 | 273±31 | 185±13 | 68 |
| | 7 | 20±4 | 166±50 | 124±12 | 75 |
| Сыктывкар | 4 | 18±2 | 234±17 | 130±12 | 56 |
| Новосибирск | 4 | 34±3 | 163±11 | 140±13 | 86 |
| | 7 | 20±2 | 157±13 | 106±21 | 74 |
| Горный Алтай | 4 | 29±4 | 178±10 | 132±7 | 74 |
| Барнаул | 4 | 12±1 | 94±12 | 73±11 | 78 |
| | 7 | 25±6 | 122±10 | 106±10 | 87 |
| Саратов | 4 | 25±2 | 162±13 | 104±11 | 64 |

выпало избыточное количество осадков (338 и 160%), в августе количество осадков оказалось в норме. И в связи с этим в 2007 г. процент плодоцветения у растений четвертого года жизни составил 56–78%, что на 7–21% ниже, чем в 2010 г., когда количество осадков, выпавших в июле и августе, было ниже нормы и составляло 39 и 72% от нормы. У растений седьмого года жизни число цветков и плодов оказалось значительно ниже, чем у растений четвертого года, но процент плодоцветения выше (74–87%). Наибольшее число плодов на растениях четвертого года жизни отмечено у образцов из Кировской обл., Новосибирска и сорта Золотодолинский, наименьшее – у образца из Барнаула. Число плодов на растениях седьмого года уменьшалось в два – три раза за счет снижения числа генеративных побегов на особи. Плоды разных образцов зверобоя продырявленного, собранных с центральных (верхушечных) и боковых соцветий, не различались по размерам. Длина плодов варьировала у образцов от 0.65 до 0.80 см, ширина – от 0.36 до 0.46 см. Число семян в плоде колебалось от 86 до 148 шт. (табл. 15). Семена зверобоя продырявленного мелкие, с крупным прямым зародышем. Эндосперм редуцирован до одного – двух слоев клеток. Семена прорастают в тепле при 10–30 °С, особенно на свету. Стратификация при 2–4 °С ускоряет их прорастание и повышает всхожесть (Николаева и др., 1985; Gaganidze-Svanidze, 2003). В опытах Т.М. Мельниковой (1969) установлено, что семена зверобоя продырявленного легко прорастают в лабораторных условиях при температурах 10–15, 15–20 и 25–30 °С. Имеются сведения, что температура в пределах от 15 до 25 °С не оказывает существенного влияния на прорастание семян, а свет по сравнению с темнотой увеличивает прорастание семян дан-

Таблица 15

Размеры плодов многолетних растений *H. perforatum*, 2004 г.

| Название образца | Год жизни | Размеры плодов, см | | | | Число семян, шт./плод |
|-------------------|-----------|---------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------------------|
| | | Центральных (верхушечных) | | Боковых | | |
| | | Длина | Ширина | Длина | Ширина | |
| Кировская область | 5 | 0.80±0.02 | 0.40±0.01 | 0.79±0.01 | 0.39±0.01 | 148±28 |
| Сыктывкар | 9 | 0.66±0.01 | 0.40±0.01 | 0.65±0.02 | 0.37±0.01 | 112±14 |
| Новосибирск | 6 | 0.72±0.01 | 0.44±0.01 | 0.73±0.01 | 0.39±0.01 | 86±8 |
| Горный Алтай | 4 | 0.80±0.01 | 0.46±0.01 | 0.80±0.01 | 0.44±0.08 | 104±20 |
| Барнаул | 7 | 0.65±0.02 | 0.42±0.01 | 0.68±0.01 | 0.38±0.01 | 124±20 |
| Саратов | 7 | 0.65±0.01 | 0.42±0.01 | 0.68±0.01 | 0.36±0.01 | 102±12 |

ного вида. Термическая обработка (сухая жара или теплая вода) незначительно ускоряет прорастание семян зверобоя продырявленного (Garcia et al., 2006). Изучение биологических особенностей семян в лабораторных условиях позволяет определить сроки посева семян в поле, норму посева, необходимость предварительной обработки семян и возможность использования посевного материала в течение ряда лет (Овчаров, 1976; Майсурадзе и др., 1984). Способность вида к семенному возобновлению зависит не только от количества семян, но и от их качества. Наиболее важными показателями качества семян являются их энергия прорастания и всхожесть. Для создания устойчивых и высокопродуктивных плантаций зверобой продырявленный размножают только семенами, поэтому важное значение имеет способность растений этого вида формировать полноценные семена в новых условиях выращивания.

Морфобиологическая характеристика исходного материала представлена в табл. 16. Семена зверобоя продырявленного мелкие, их длина не превышает 1 мм, а ширина – 0.4–0.5 мм.

Масса 1 тыс. семян варьирует от 0.09 до 0.13 г. Лабораторная всхожесть и энергия прорастания семян образцов, привлеченных из других ботанических садов России, была достаточно высокой, а вот семена дикорастущего образца, собранного непосредственно в местах естественного произрастания в Кировской обл., отличались низкой энергией прорастания (35%) и лабораторной всхожестью (41%).

В условиях интродукционного питомника особи зверобоя продырявленного, выращенные рассадным способом со второго года, формируют семена. Нами изучены в лабораторных условиях семена, собранные в годы исследований от двух – восьмилетних растений разного географического происхождения (табл. 17).

Установлено, что все изучаемые образцы формировали зрелые семена, но их качество зависело от метеорологических условий вегетационного сезона и происхождения образца. По морфометриче-

Таблица 16

Морфобиологическая характеристика исходного материала *H. perforatum*

| Происхождение образца | Размеры семян, мм | | Масса 1 тыс. шт. семян, г | Энергия прорастания, % /дни | Лабораторная всхожесть, % /дни |
|-----------------------|-------------------|----------|---------------------------|-----------------------------|--------------------------------|
| | Длина | Ширина | | | |
| Сорт Золотодолинский | 0.98±0.01 | 0.4±0 | 0.1±0 | 51/11 | 86/24 |
| | 0.9-1.0 | 0.4 | 0.1 | | |
| Кировская область | 0.8±0.01 | 0.4±0.01 | 0.09±0.003 | 35/12 | 41/20 |
| | 0.8-0.9 | 0.3-0.4 | 0.08-0.09 | | |
| Сыктывкар | 0.9±0.02 | 0.4±0 | 0.11±0.01 | 64/12 | 80/20 |
| | 0.8-1.0 | 0.4 | 0.1-0.12 | | |
| Новосибирск | 1.0±0.02 | 0.4±0.01 | 0.1±0 | 61/12 | 69/20 |
| | 0.9-1.1 | 0.4-0.5 | 0.1 | | |
| Горный Алтай | 1.0±0.02 | 0.5±0.01 | 0.13±0.02 | 93/12 | 100/20 |
| | 0.9-1.1 | 0.4-0.5 | 0.11-0.16 | | |
| Барнаул | 1.0±0.02 | 0.4±0.01 | 0.11±0.003 | 74/13 | 78/20 |
| | 0.9-1.1 | 0.4-0.5 | 0.1-0.11 | | |

Примечание: %/дни – число проросших семян за определенное время, выраженное в процентах.

ским показателям семена местной (сыктывкарской) репродукции, собранные впервые с растений второго года жизни, не уступали семенам исходных образцов. Благоприятные условия, сложившиеся в вегетационный период 2005 г., когда средняя температура воздуха за сезон составила 13.7 °С, что на 1.7 °С выше нормы, а осадков выпало меньше обычного (79% от нормы), способствовали формированию более крупных семян. Масса 1 тыс. семян, собранных в 2005 г., составила 0.11–0.12 г у всех образцов, кроме природного образца из Кировской обл. (0.09 г), что на 0.01–0.02 г выше, чем в последующие годы. Однако такие показатели, как лабораторная всхожесть и энергия прорастания семян растений некоторых двухлетних образцов в 2005 г. была ниже, чем в последующие годы у трех – пятилетних растений. Так, семена местной репродукции – сорта Золотодолинский, образца из Горного Алтая и природного образца из Кировской обл. – на втором году жизни отличались низкими показателями энергии прорастания и лабораторной всхожести, 22–23 и 25–33% соответственно. Средние показатели отмечались у образца из Новосибирска – 34 и 65%, высокие – у образцов из Барнаула и Сыктывкара, 72–75 и 85% соответственно. Такие разные показатели энергии прорастания и лабораторной всхожести у растений, выращиваемых на однородном выровненном агрофоне в течение одного вегетационного сезона, мы в последующие годы не наблюдали. Возможно, это связано с возрастным состоянием вида – молодые генеративные растения образцов разного географического происхождения, впервые сформировавшие семена, по-разному отреаги-

Таблица 17

Морфобиологические показатели семян *H. perforatum* разных лет жизни, 2005–2011 гг.

| Происхождение образцов | Год жизни | Дата сбора | Масса 1 тыс. шт. семян, г | Размеры семян, мм | | Энергия прорастания, %/дни | Лабораторная всхожесть, %/дни |
|------------------------|-------------------|------------|---------------------------|-------------------|-----------|----------------------------|-------------------------------|
| | | | | Длина | Ширина | | |
| Сорт Золотодолинский | 2 | 30.09 | 0.12±0.001 | 1.03±0.01 | 0.46±0.01 | 23/12 | 33/19 |
| | 3 | 24.09 | 0.10±0.001 | 1.14±0.01 | 0.46±0.01 | 79/9 | 95/17 |
| | 4 | 04.10 | 0.09±0.001 | 1.0±0.02 | 0.44±0.02 | 77/9 | 96/22 |
| | 5 | 24.09 | 0.12±0.004 | 0.99±0.02 | 0.46±0.01 | 78/9 | 90/16 |
| | 6 | 23.09 | 0.09±0.01 | 0.85±0.03 | 0.41±0.02 | 49/7 | 75/12 |
| | 7 | 30.08 | 0.10±0.001 | 0.90±0.02 | 0.42±0.01 | 68/12 | 83/17 |
| | 8 | 14.09 | 0.10±0.001 | 0.92±0.02 | 0.43±0.01 | 36/12 | 38/15 |
| | Кировская область | 2 | 30.09 | 0.09±0.001 | 0.95±0.03 | 0.46±0.01 | 22/19 |
| 3 | | 24.09 | 0.08±0.001 | 0.99±0.03 | 0.47±0.02 | 48/11 | 60/16 |
| 4 | | 04.10 | 0.08±0.001 | 0.83±0.01 | 0.42±0.02 | 56/11 | 76/22 |
| 5 | | 24.09 | 0.08±0.001 | 0.93±0.01 | 0.44±0.01 | 52/9 | 78/16 |
| 6 | | 23.09 | 0.08±0.01 | 0.83±0.01 | 0.42±0.02 | 40/7 | 64/12 |
| 7 | | 30.08 | 0.09±0.001 | 0.83±0.03 | 0.40±0.02 | 13/14 | 18/17 |
| 8 | | 14.09 | 0.09±0.001 | 0.83±0.02 | 0.44±0.01 | 13/12 | 17/15 |
| Сыктывкар | | 2 | 30.09 | 0.12±0.001 | 1.03±0.02 | 0.48±0.01 | 75/12 |
| | 3 | 24.09 | 0.08±0.001 | 1.06±0.04 | 0.48±0.02 | 61/14 | 75/16 |
| | 4 | 04.10 | 0.09±0.001 | 1.0±0.001 | 0.44±0.01 | 63/8 | 94/22 |
| | 5 | 24.09 | 0.10±0.002 | 0.95±0.01 | 0.42±0.01 | 73/9 | 84/16 |
| | 6 | 23.09 | 0.09±0.01 | 0.92±0.02 | 0.44±0.01 | 47/7 | 74/12 |
| | 7 | 30.08 | 0.11±0.001 | 0.89±0.02 | 0.42±0.01 | 82/14 | 87/17 |
| | 8 | 14.09 | 0.12±0.003 | 0.93±0.02 | 0.43±0.01 | 55/12 | 59/15 |
| | Новосибирск | 2 | 30.09 | 0.11±0.001 | 0.96±0.02 | 0.42±0.02 | 34/8 |
| 3 | | 24.09 | 0.08±0.001 | 0.99±0.02 | 0.45±0.01 | 64/9 | 90/16 |
| 4 | | 04.10 | 0.11±0.001 | 0.99±0.02 | 0.45±0.01 | 76/8 | 96/28 |
| 5 | | 24.09 | 0.10±0.002 | 1.0±0.02 | 0.42±0.01 | 64/9 | 87/16 |
| 6 | | 23.09 | 0.09±0.01 | 0.92±0.02 | 0.40±0.01 | 22/6 | 35/9 |
| 7 | | 30.08 | 0.10±0.002 | 0.82±0.03 | 0.40±0.02 | 75/12 | 91/17 |
| 8 | | 14.09 | 0.12±0.003 | 0.96±0.03 | 0.44±0.01 | 78/9 | 81/17 |
| Горный Алтай | | 2 | 30.09 | 0.12±0.001 | 1.07±0.01 | 0.46±0.01 | 22/12 |
| | 3 | 24.09 | 0.10±0.001 | 1.08±0.03 | 0.53±0.02 | 75/9 | 87/16 |
| | 4 | 04.10 | 0.11±0.001 | 1.05±0.01 | 0.46±0.01 | 47/9 | 89/22 |
| | 5 | 24.09 | 0.11±0.002 | 1.0±0.02 | 0.45±0.01 | 60/8 | 71/16 |
| | 6 | 23.09 | 0.10±0.01 | 0.09±0.01 | 0.45±0.01 | 25/7 | 38/9 |
| | 7 | 30.08 | 0.11±0.001 | 0.88±0.03 | 0.40±0.01 | 81/12 | 92/17 |
| | 8 | 14.09 | 0.13±0.003 | 0.97±0.02 | 0.44±0.01 | 69/12 | 73/15 |
| | Барнаул | 2 | 30.09 | 0.11±0.001 | 1.02±0.03 | 0.48±0.01 | 72/12 |
| 3 | | 24.09 | 0.09±0.001 | 1.08±0.02 | 0.50±0.02 | 60/14 | 80/21 |
| 4 | | 04.10 | 0.09±0.001 | 0.99±0.02 | 0.44±0.02 | 64/9 | 95/22 |
| 5 | | 24.09 | 0.10±0.001 | 0.94±0.02 | 0.44±0.01 | 64/9 | 86/16 |
| 6 | | 23.09 | 0.09±0.01 | 0.92±0.02 | 0.42±0.01 | 53/7 | 70/12 |
| 7 | | 30.08 | 0.10±0.002 | 0.87±0.02 | 0.43±0.01 | 36/12 | 71/17 |
| 8 | | 14.09 | 0.13±0.001 | 0.96±0.01 | 0.45±0.01 | 77/12 | 82/15 |
| Саратов | | 3 | 24.09 | 0.08±0.001 | 1.08±0.02 | 0.52±0.02 | 48/14 |
| | 4 | 04.10 | 0.09±0.001 | 0.97±0.03 | 0.44±0.02 | 68/8 | 92/22 |
| | 5 | 24.09 | 0.10±0.001 | 0.96±0.02 | 0.44±0.01 | 68/8 | 84/16 |
| | 6 | 23.09 | 0.09±0.01 | 0.92±0.02 | 0.40±0.01 | 44/7 | 73/13 |
| | 7 | 30.08 | 0.11±0.001 | 0.87±0.02 | 0.43±0.01 | 78/12 | 90/17 |
| | 8 | 14.09 | 0.12±0.001 | 0.98±0.01 | 0.43±0.01 | 77/9 | 79/17 |

ровали на новые условия произрастания. Метеорологические условия вегетационного периода 2006 г. также благоприятны для развития растений и формирования семян. Сумма эффективных температур выше 5 °С за этот период составила 2052°, что выше нормы на 210°. Масса 1 тыс. семян растений третьего года жизни варьировала в пределах 0.08–0.1 г, что незначительно ниже, чем в предыдущем году. Однако размеры семян оказались выше, чем в остальные годы. Так, длина и ширина семян изменялись у образцов от 0.99 до 1.14 и от 0.46 до 0.53 мм соответственно. У семян, собранных с растений третьего года жизни, наблюдалась наиболее высокая всхожесть и дружное прорастание по сравнению с растениями второго года жизни. Максимальными энергией прорастания и всхожестью обладали семена сорта Золотодолинский и образца из Горного Алтая, минимальными показателями данных признаков – образцы из Кировской обл. и Саратова.

Сентябрь 2007 г. характеризовался прохладной – в первой половине, но теплой погодой во второй половине месяца, поэтому вегетация растений продолжалась дольше обычных сроков, что благоприятствовало формированию и созреванию семян (см. табл. 17). Энергия прорастания у большинства образцов оказалась высокой и изменялась от 47 до 76%. Только у сорта Золотодолинский данный показатель снизился незначительно, а у образца из Горного Алтая – в 1.6 раза. Всхожесть семян у всех образцов высокая (76–96%), период прорастания семян – 22–28 дней. Морфобиологические показатели семян 2008–2010 гг. сбора, собранных с многолетних расте-

Таблица 18

**Морфобиологические показатели семян *H. perforatum*
при разной схеме посадки**

| Схема посадки, см | Год жизни, дата сбора | Масса 1 тыс. семян, г | Размеры семян, см | | Энергия прорастания, % / дни | Лабораторная всхожесть, % / дни |
|-------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------|----------------------|------------------------------|---------------------------------|
| | | M±m lim | Длина | Ширина | | |
| | | | M±m lim | M±m lim | | |
| 10×10 | 2, 2.10.2007 г. | 0.09±0.003 0.09-0.1 | 0.95±0.03 0.8-1.1 | 0.45±0.02 0.3-0.5 | 66/9 | 90/22 |
| | 3, 24.09.2008 г. | 0.12±0.002 0.109-0.119 | 1.0±0.02 0.9-1.1 | 0.49±0.02 0.4-0.6 | | |
| 20×20 | 2, 2.10.2007 г. | 0.1±0 0.1 | 0.99±0.02 0.9-1.1 | 0.47±0.02 0.4-0.6 | 78/9 | 93/22 |
| | 3, 24.09.2008 г. | 0.09±0.002 0.087-0.092 | 0.9±0.02 0.8-1.0 | 0.40±0.02 0.3-0.5 | | |
| 30×30 | 2, 2.10.2007 г. | 0.1±0.003 0.1-0.11 | 0.98±0.03 0.8-1.1 | 0.44±0.01 0.4-0.5 | 71/9 | 94/22 |
| | 3, 24.09.2008 г. | 0.11±0.002 0.108-0.117 | 0.96±0.01 0.9-1.0 | 0.45±0.01 0.4-0.5 | | |

ний, были высокими и существенно не отличались от семян предыдущих лет. А вот в 2011 г. восьмилетние растения зверобоя продырявленного сорта Золотодолинский сформировали семена более низкого качества (с лабораторной всхожестью 38%) в отличие от других исследуемых образцов (59–82%). Растения природного образца из Кировской обл. в 2010–2011 гг. формировали семена с низкой лабораторной всхожестью (17–18%).

В табл. 18 представлены морфобиологические показатели семян, собранных с растений, высаженных с разной площадью питания. Мы не выявили существенных различий в морфологии се-

Таблица 19

**Лабораторная всхожесть семян *H. perforatum*
разного географического происхождения при разных сроках хранения**

| Происхождение образца | Дата сбора семян | Срок хранения, лет | Лабораторная всхожесть, %/дней |
|-----------------------|------------------|--------------------|--------------------------------|
| Сорт Золотодолинский | 30.09.2005 | 6 | 0 |
| | 24.09.2006 | 5 | 69/11 |
| | 04.10.2007 | 4 | 78/12 |
| | 23.09.2009 | 2 | 75/12 |
| | 30.08.2010 | 1 | 83/17 |
| Кировская область | 30.09.2005 | 6 | 0 |
| | 24.09.2006 | 5 | 59/14 |
| | 04.10.2007 | 4 | 81/11 |
| | 23.09.2009 | 2 | 64/12 |
| | 30.08.2010 | 1 | 18/17 |
| Сыктывкар | 30.09.2005 | 6 | 0 |
| | 24.09.2006 | 5 | 84/14 |
| | 04.10.2007 | 4 | 83/11 |
| | 23.09.2009 | 2 | 74/12 |
| | 30.08.2010 | 1 | 87/17 |
| Новосибирск | 30.09.2005 | 6 | 0 |
| | 24.09.2006 | 5 | 72/14 |
| | 04.10.2007 | 4 | 79/11 |
| | 23.09.2009 | 2 | 35/9 |
| | 30.08.2010 | 1 | 91/17 |
| Горный Алтай | 30.09.2005 | 6 | 0 |
| | 24.09.2006 | 5 | 79/14 |
| | 04.10.2007 | 4 | 87/11 |
| | 23.09.2009 | 2 | 38/9 |
| | 30.08.2010 | 1 | 92/17 |
| Барнаул | 30.09.2005 | 6 | 0 |
| | 24.09.2006 | 5 | 67/14 |
| | 04.10.2007 | 4 | 87/11 |
| | 23.09.2009 | 2 | 70/12 |
| | 30.08.2010 | 1 | 61/17 |
| Саратов | 30.09.2005 | 6 | 0 |
| | 24.09.2006 | 5 | 77/13 |
| | 04.10.2007 | 4 | 84/11 |
| | 23.09.2009 | 2 | 73/13 |
| | 30.08.2010 | 1 | 90/17 |

мян в разных схемах опыта. Согласно данным литературы (Harper, 1977; Кутузова и др., 1991), зависимость размера семени от взаимодействия генотипа образца с условиями выращивания совсем незначительна, размеры семян – довольно стабильный признак, который мало подвержен варьированию.

Исследования лабораторной всхожести семян разных образцов зверобоя продырявленного в зависимости от срока хранения показали, что всхожесть семян данного вида сохранялась высокой в течение пяти лет и терялась полностью на шестой год хранения в комнатных условиях (табл. 19).

Таким образом, зверобой продырявленный в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми формирует полноценные семена с высокой энергией прорастания и всхожестью. Следует отметить, что природный образец из Кировской обл. в отличие от образцов, привлеченных из ботанических садов России, в новых условиях выращивания сохранял качества дикорастущего растения: он формировал более мелкие семена, энергия прорастания и лабораторная всхожесть которых в благоприятные годы была на 18–35% ниже по сравнению с семенами других образцов.

Глава 6. ПРОДУКТИВНОСТЬ И БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЫРЬЕВОЙ ФИТОМАССЫ *HYPERICUM PERFORATUM*

6.1. Сырьевая продукция

Биологическая продуктивность – это способность природных сообществ или отдельных их компонентов поддерживать определенную скорость воспроизводства входящих в их состав живых организмов. Мерой биологической продуктивности служит величина продукции (биомассы), создаваемой за единицу времени. В работе А.А. Храмова (1970), где проводится обстоятельный обзор содержания терминов и понятий, связанных с продуктивностью, автор придерживается близкого по смыслу определения, считая продуктивность способностью живых организмов создавать, консервировать и трансформировать органическое вещество. В ботаническом ресурсоведении такие широко используемые понятия, как продуктивность, биомасса, фитомасса имеют иное толкование. Например, М.Г. Пименов и М.Е. Пименова (1983), понимая сырьевую продуктивность как свойство растений накапливать фитомассу, используемую в качестве растительного сырья, считают целесообразным применять термин «сырьевая продукция» для обозначения конкретных числовых показателей сырьевой продуктивности и формируют следующее определение: «Сырьевая продукция особи (или побега) – это фитомасса сырьевых органов или частей одного экземпляра (или побега)». Из содержания этого термина видно, что авторы применяют понятие фитомассы не только для совокупности особей, но и для отдельной особи или ее части. В своей работе для оценки сырьевой продуктивности зверобоя продырявленного мы используем термин, принятый в ботаническом ресурсоведении: сырьевая фитомасса – масса сырья особи, ее части или другой элементарной счетной единицы. Синоним: сырьевая продукция особи (или побега) (цит. по: Буданцев, 2007).

В качестве лекарственного сырья используется трава зверобоя продырявленного. Ее заготавливают в природных популяциях зверобоя в фазе цветения до появления незрелых плодов, срезая облиственные верхушки побегов растений длиной до 25–30 см без гру-

бых оснований стеблей (Государственная..., 1989; Растения..., 1996). При культивировании зверобоя продырявленного в качестве лекарственного сырья мы срезали всю цветущую часть побега – флоральную зону побега, в дальнейшем для краткости именуемую соцветием.

Сырьевую фитомассу определяли в фазе массового цветения на растениях второго-седьмого годов жизни (2005–2010 гг.). Основными показателями, характеризующими сырьевую фитомассу зверобоя продырявленного, является масса соцветия с одного побега и число генеративных побегов на особь, которые изменялись в зависимости от возраста растений и биопотенциала образцов (табл. 20). В свою очередь, масса соцветия зависела от мощности и интенсивности ветвления побега, а также длины соцветия (табл. 21). Соцветие зверобоя продырявленного – метелка, состоящая из главной оси, завершающейся цветком, и некоторого числа боковых осей (паракладиев), которые также заканчиваются цветками и могут иметь боковые разветвления (Кузнецова и др., 1992).

Изучение признаков, определяющих продуктивность лекарственного сырья зверобоя продырявленного по годам исследования, показало, что при высоте растений второго года жизни 46–54 см, длина соцветия образцов составляла 24–30 см. На главной оси соцветия формировалось от 7.3 до 12.5 пар боковых побегов второго порядка (паракладиев) длиной 8.4–10.7 см. Число генеративных побегов на втором году жизни растений составляло у большинства образцов от 5.7 до 8.8 шт. на особь, за исключением образца из Саратова (2.6 шт./особь) (Портнягина и др., 2009). Наибольшей продуктивностью сырья характеризовались сорт Золотодолинский и образцы из Новосибирска, а наименьшей – из Кировской обл. и Саратова (табл. 20).

Трехлетние растения (2006 г.) зверобоя продырявленного имели более ускоренный ритм развития по сравнению с двухлетними: они вступали в фазу массового цветения на 7–11 дней раньше. Эти растения также превышали двухлетние по высоте побега (на 20–40 см), длине соцветия (на 5–15 см), числу генеративных побегов на особь – в 6.7–27.6, массе соцветия – в 1.5–2.9 раза. В результате продуктивность сухой фитомассы образцов третьего года жизни увеличилась в 13–125 раз по сравнению с двухлетними растениями. Наиболее высокорослыми и мощно развитыми оказались растения сорта Золотодолинский и образца из Кировской обл. Высота побегов у растений этих образцов составила 73 и 89 см, масса соцветия – 30 и 32.4 г, длина соцветия – 33.5 и 44.5 см соответственно. Соцветие имело 7–10.3 пары боковых побегов второго порядка (22–24 см длиной) и три пары боковых побегов третьего порядка (10–12 см длиной). На одном генеративном побеге у растений этих двух образцов насчитывалось 444 и 375 цветков соответственно (табл. 21). Наи-

Таблица 20

Сырьевая фитомасса *H. perforatum*, 2005–2010 гг.

| № образца | Год жизни | Высота растений, см | Число генеративных побегов, шт./особь | Длина сырьевой части побега, см | Масса сырьевой части побега, г | |
|-----------|-----------|---------------------|---------------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|----------------|
| | | | | | Сырая | Воздушно-сухая |
| 1 | 2 | 52.0±1.0 | 7.8±0.5 | 28.1±1.4 | 10.3±1.2 | 3.2±0.4 |
| | 3 | 73.0±1.5 | 52.0±1.3 | 33.5±1.2 | 30.0±1.5 | 9.3±0.1 |
| | 4 | 69.0±0.8 | 26.7±4.2 | 32.0±1.2 | 11.3±1.1 | 3.0±0.1 |
| | 5 | 69.0±1.9 | 20.4±2.7 | 33.2±1.4 | 20.1±2.2 | 5.3±0.7 |
| | 6 | 76.8±1.8 | 15.4±2.1 | 25.6±1.0 | 8.5±0.8 | 2.5±0.2 |
| | 7 | 72.0±2.2 | 16.3±1.6 | 20.6±0.4 | 4.2±0.2 | 1.3±0.1 |
| | 2 | 2 | 48.7±1.3 | 6.6±0.4 | 29.7±0.7 | 6.7±0.5 |
| 3 | | 89.0±1.2 | 182.0±1.5 | 44.5±1.3 | 32.4±2.5 | 8.9±0.1 |
| 4 | | 79.0±1.2 | 40.7±7.7 | 36.7±1.3 | 16.3±2.5 | 4.3±0.7 |
| 5 | | 70.8±1.3 | 24.0±4.8 | 36.9±1.2 | 21.6±1.8 | 6.3±0.4 |
| 6 | | 80.6±1.2 | 12.4±2.1 | 32.3±0.8 | 11.7±0.9 | 3.7±0.3 |
| 7 | | 67.7±2.8 | 19.7±3.6 | 23.6±0.8 | 4.9±0.4 | 1.5±0.1 |
| 3 | | 2 | 52.2±1.0 | 5.7±0.4 | 28.0±2.1 | 12.0±1.3 |
| | 3 | 75.0±0.9 | 68.9±1.4 | 33.4±1.2 | 18.5±1.2 | 4.9±0.1 |
| | 4 | 75.0±1.2 | 17.7±1.9 | 32.4±1.4 | 11.4±1.2 | 3.0±0.2 |
| | 5 | 64.2±1.4 | 16.5±4.2 | 33.2±2.1 | 20.0±2.7 | 5.8±0.9 |
| | 6 | 72.3±1.7 | 12.7±2.5 | 26.1±0.7 | 7.4±0.5 | 2.5±0.2 |
| | 7 | 61.5±1.8 | 15.0±3.7 | 20.3±0.5 | 4.1±0.3 | 1.3±0.1 |
| | 4 | 2 | 53.8±1.0 | 8.8±0.6 | 24.6±0.5 | 10.7±0.3 |
| 3 | | 74.0±0.9 | 74.4±0.9 | 29.6±1.1 | 20.5±2.0 | 6.0±0.1 |
| 4 | | 80.0±1.0 | 34.3±3.2 | 33.6±1.5 | 12.1±1.3 | 3.3±0.1 |
| 5 | | 70.0±0.8 | 22.8±3.9 | 32.3±2.3 | 15.3±1.9 | 5.3±0.6 |
| 6 | | 74.5±1.3 | 18.8±2.9 | 23.2±0.8 | 7.5±0.5 | 2.7±0.2 |
| 7 | | 72.7±1.6 | 20.1±2.0 | 21.9±0.4 | 4.2±0.2 | 1.3±0.1 |
| 5 | | 2 | 46.8±0.9 | 7.5±0.6 | 24.2±0.4 | 8.3±0.3 |
| | 3 | 76.0±0.7 | 51.3±0.6 | 36.3±1.3 | 18.0±1.7 | 5.2±0.1 |
| | 4 | 70.0±0.7 | 28.7±4.4 | 32.3±1.2 | 11.9±1.8 | 3.0±0.5 |
| | 5 | 57.1±2.0 | 13.0±1.9 | 32.1±1.5 | 17.0±1.8 | 4.9±0.7 |
| | 6 | 65.9±1.3 | 13.0±2.9 | 24.8±0.9 | 6.6±0.4 | 2.0±0.01 |
| | 7 | 64.0±1.1 | 19.6±3.4 | 22.6±0.5 | 4.7±0.3 | 1.4±0.1 |
| | 6 | 2 | 48.3±0.7 | 6.2±0.4 | 24.4±0.6 | 9.2±0.01 |
| 3 | | 81.0±0.8 | 77.3±0.8 | 33.6±0.8 | 21.7±1.3 | 6.1±0.1 |
| 4 | | 81.0±1.5 | 11.7±1.2 | 29.2±0.8 | 10.9±0.8 | 3.0±0.1 |
| 5 | | 74.0±2.2 | 11.7±1.2 | 31.4±1.2 | 16.4±1.5 | 5.1±0.5 |
| 6 | | 77.4±1.4 | 14.9±3.2 | 24.6±0.7 | 8.0±0.5 | 2.4±0.8 |
| 7 | | 73.6±1.9 | 25.2±6.0 | 23.1±0.4 | 4.8±0.2 | 1.5±0.1 |
| 7 | | 2 | 46.0±1.3 | 2.6±0.3 | 25.7±0.8 | 10.7±0.3 |
| | 3 | 81.0±1.0 | 76.2±0.9 | 31.5±0.9 | 19.0±1.0 | 5.0±0.1 |
| | 4 | 75.0±0.8 | 24.7±2.4 | 35.2±0.4 | 13.4±1.0 | 3.5±0.1 |
| | 5 | 66.8±1.6 | 22.4±3.6 | 31.8±1.6 | 17.9±1.7 | 5.8±0.6 |
| | 6 | 73.0±1.0 | 11.7±1.5 | 24.6±0.5 | 8.3±0.6 | 2.5±0.2 |
| | 7 | 67.6±1.7 | 23.5±4.6 | 23.4±0.6 | 4.8±0.4 | 1.5±0.1 |

Примечание: 1, 2, 3...7 – происхождение образцов см. на рис. 14.

Таблица 21

**Морфологические показатели генеративной сферы *H. perforatum*
разных лет жизни (2005–2010 гг.)**

| Происхождение образца | Год жизни | Высота растений, см | Число пар боковых осей, шт./побег | Длина боковых осей, см | Число цветков, шт./побег |
|-----------------------|----------------|---------------------|-----------------------------------|------------------------|--------------------------|
| Сорт Золотодолинский | 2 | 52.0±1.0 | 8.0±0.8 | 10.7±0.7 | 364.0±33.4 |
| | 3 | 73.0±1.5 | 10.3±2.6 | 23.0±1.0 | 444.0±11.6 |
| | 4 | 69.0±0.8 | 7.3±0.7 | 19.1±0.8 | 245.0±10.0 |
| | 5 | 69.0±1.9 | 10.7±1.0 | 12.8±1.1 | 266.0±52.0 |
| | 6 | 76.8±1.8 | 7.6±0.3 | 11.4±0.7 | 191.3±54.3 |
| | 7 | 72.0±2.2 | 6.0±0.1 | 10.3±0.7 | 164.4±37.5 |
| | Кировская обл. | 2 | 48.7±1.3 | 7.3±0.1 | 9.5±0.7 |
| 3 | | 89.0±1.2 | 7.6±1.7 | 22.0±1.5 | 375.0±6.1 |
| 4 | | 79.0±1.2 | 6.7±0.3 | 15.8±1.2 | 267.0±19.6 |
| 5 | | 70.8±1.3 | 9.3±0.5 | 16.4±0.7 | 299.0±47.7 |
| 6 | | 80.6±1.2 | 6.9±0.2 | 12.1±0.8 | 195.0±46.0 |
| 7 | | 67.7±2.8 | 5.6±0.1 | 13.2±1.1 | 166.0±50.2 |
| Сыктывкар | | 2 | 52.2±1.0 | 7.6±0.5 | 10.0±1.5 |
| | 3 | 75.0±0.9 | 7.7±1.0 | 17.6±0.7 | 279.0±8.6 |
| | 4 | 75.0±1.2 | 7.3±1.1 | 18.0±1.0 | 339.7±53.6 |
| | 5 | 64.2±1.4 | 7.3±0.9 | 10.5±0.5 | 224.0±12.2 |
| | 6 | 72.3±1.7 | 6.9±0.2 | 10.6±0.6 | 169.0±24.7 |
| | 7 | 61.5±1.8 | 4.3±0.2 | 7.2±0.4 | 64.6±10.6 |
| | Новосибирск | 2 | 53.8±1.0 | 8.5±0.2 | 9.0±0.9 |
| 3 | | 74.0±0.9 | 7.3±0.7 | 14.0±0.7 | 248.0±6.9 |
| 4 | | 80.0±1.0 | 8.7±0.3 | 18.8±0.8 | 294.0±19.5 |
| 5 | | 70.0±0.8 | 10.7±1.2 | 12.3±0.7 | 241.0±21.6 |
| 6 | | 74.5±1.3 | 6.4±0.2 | 12.8±0.7 | 204.0±23.4 |
| 7 | | 72.7±1.6 | 6.1±0.2 | 10.8±0.6 | 156.6±12.8 |
| Горный Алтай | | 2 | 46.8±0.9 | 12.5±1.0 | 9.0±0.5 |
| | 3 | 76.0±0.7 | 8.7±0.7 | 19.0±1.1 | 384.0±6.9 |
| | 4 | 70.0±0.7 | 13.7±1.7 | 26.3±1.8 | 712.0±142 |
| | 5 | 57.1±2.0 | 10.0±1.2 | 13.8±0.9 | 408.3±93.0 |
| | 6 | 65.9±1.3 | 6.9±0.3 | 9.4±0.7 | 122.0±30.8 |
| | 7 | 64.0±1.1 | 6.3±0.2 | 8.9±0.5 | 113.2±18.9 |
| | Барнаул | 2 | 48.3±0.7 | 9.0±0.6 | 8.4±0.5 |
| 3 | | 81.0±0.8 | 7.3±1.0 | 15.0±0.9 | 276.0±11.6 |
| 4 | | 81.0±1.5 | 10.0±1.2 | 16.7±0.8 | 274.0±30.4 |
| 5 | | 74.0±2.2 | 10.0±1.2 | 14.9±0.1 | 350.0±71.5 |
| 6 | | 77.4±1.4 | 6.5±0.2 | 10.6±0.6 | 134.0±3.5 |
| 7 | | 73.6±1.9 | 6.5±0.2 | 8.9±0.4 | 122.2±9.8 |
| Саратов | | 2 | 46.0±1.3 | 8.2±0.4 | 8.7±0.6 |
| | 3 | 81.0±1.0 | 7.7±1.0 | 19.0±1.1 | 399.7±1.2 |
| | 4 | 75.0±0.8 | 9.0±0.8 | 16.6±0.8 | 320.0±28.4 |
| | 5 | 66.8±1.6 | 5.7±1.5 | 20.1±0.9 | 380.3±35.6 |
| | 6 | 73.0±1.0 | 6.6±0.1 | 13.5±0.8 | 172.0±8.5 |
| | 7 | 67.6±1.7 | 6.2±0.2 | 10.3±0.5 | 130.2±14.7 |

большей сырьевой фитомассой характеризовались особи образца из Кировской обл., наименьшей – с Горного Алтая. На четвертый год жизни растений отмечено снижение многих показателей, влияющих на их сырьевую фитомассу. Такую же закономерность у растений зверобоя продырявленного третьего – пятого годов жизни отмечают и другие исследователи (Тюрина и др., 1983; Баяндина, 1995). Воздушно-сухая сырьевая фитомасса растений зверобоя продырявленного четвертого года жизни сократилась в 1.4–3.1 раза. Максимальное снижение этого показателя отмечено у растений сорта Золото долинский (в 3.1 раза). Число генеративных побегов на особь снизилось в 1.8–6.6 раза. Кроме того, у растений сорта Золото долинский и образца из Кировской обл. снизилось число боковых побегов второго порядка и их длина. В 2007 г. наибольшей продуктивностью сырья характеризовались образцы из Кировской обл., Новосибирска, Горного Алтая, Саратова и сорта Золото долинский, а наименьшей – образцы из Сыктывкара и Барнаула.

Наиболее важным признаком при отборе высокопродуктивных образцов является их устойчивость и способность противостоять неблагоприятным условиям. Так, самый низкопродуктивный (по результатам 2006 г.) образец из Горного Алтая в 2007 г. отличался от других образцов более стабильными показателями: минимальным снижением числа побегов на особь (в 1.8 раза) и массы соцветия (в 1.5 раза), на четвертый год жизни он уступал по продуктивности фитомассы только образцам из Кировской обл. и Новосибирска.

На пятый год жизни растений (в сравнении с четвертым годом) отмечено снижение числа генеративных побегов у большинства образцов в 1.1–2.2 раза, тогда как воздушно-сухая масса сырьевой части побега увеличилась у всех образцов в 1.5–1.9 раза (см. табл. 20). Длина сырьевой части побега практически не изменилась, а у некоторых образцов даже несколько увеличилась, что можно объяснить жаркой погодой в июле, когда среднемесячная температура воздуха на 2.5 °С превышала норму. В результате сырьевая фитомасса растений сорта Золото долинский и образцов из Сыктывкара, Барнаула и Саратова увеличилась в 1.2–1.6 раза, а у образцов из Кировской обл., Новосибирска и Горного Алтая – несколько уменьшилась из-за снижения числа генеративных побегов. Наибольшей сырьевой фитомассой характеризовались растения из Кировской обл., Саратова и сорта Золото долинский, наименьшей – Барнаула и Горного Алтая.

На шестой и седьмой годы жизни у растений зверобоя продырявленного отмечено снижение показателей, определяющих сырьевую фитомассу. При высоте растений 62–81 см длина соцветий у исследованных образцов составляла 20–32 см (см. табл. 20), что соответствовало величине данного показателя у растений второго го-

да жизни. Число генеративных побегов снизилось в 1.1–1.9 раза по сравнению с предыдущим годом у большинства образцов. В результате воздушно-сухая сырьевая фитомасса многолетних растений зверобоя продырявленного сократилась в 1.7–2.4 раза.

Площади питания оказывали значительное влияние на формирование сырьевой фитомассы растений второго года жизни при разной схеме посадки. Сравнение растений по длине соцветия показало, что наибольшим данный показатель был у растений с площадью питания 30×30 см и составлял 44 см, что в два раза выше, чем при посадке 20×20 и 10×10 см (табл. 22). Масса соцветия также выше у растений, выращиваемых с площадью питания 30×30 см, она превышала в 2.8–3.1 раза данный показатель у растений при других схемах посадки. Среднее число генеративных побегов в разных вариантах опыта изменялось от шести до 9 шт. на особь. С увеличением площади питания растений число и длина генеративных побегов второго порядка также повышались, а число вегетативных побегов снижалось (табл. 23). У растений с большей площадью питания (30×30 см) было сформировано в 2.1–3.8 раза больше цветков, чем в других вариантах опыта.

При изучении образцов зверобоя продырявленного разного географического происхождения на однородном выровненном агрофоне при оптимальной площади питания, когда растения не испытывают взаимного угнетения, выявляются потенциальные возможности вида. Чтобы оценить полученные нами результаты по основным показателям сырьевой фитомассы зверобоя продырявленного в условиях культуры мы решили сравнить их с аналогичными показателями в природе, приведенными в работе Э.М. Гонтарь (2000), которая исследовала 14 ценопопуляций данного вида на Алтае и в Казахстане. Следует отметить, что продуктивность и жизненное состояние природных популяций зверобоя продырявленного остаются мало изученными, а Э.М. Гонтарь с соавторами (Гонтарь, Годин, 2002; Гонтарь, Курочкина, 2005) являются одними из немногих ис-

Таблица 22

**Сырьевая фитомасса *H. perforatum* второго года жизни
при разной схеме посадки**

| Схема посадки, см | Число генеративных побегов, шт./особь | | Длина сырьевой части побега, см | | Масса сырьевой части побега, г | | | |
|-------------------------|--|------|---------------------------------------|-------|--------------------------------|----------|----------------|---------|
| | | | | | Сырая | | Воздушно-сухая | |
| | M±m | lim | M±m | lim | M±m | lim | M±m | lim |
| 10×10 | 7.1±0.6 | 5-10 | 22.2±1.2 | 20-25 | 6.0±0.6 | 1.5-14 | 1.6±0.2 | 1.1-1.8 |
| 20×20 | 9.4±1.6 | 4-18 | 21.0±0.6 | 20-22 | 6.7±0.7 | 2.4-14 | 1.8±0.3 | 1.3-2.4 |
| 30×30 | 6.0±0.6 | 3-10 | 44.4±2.6 | 37-49 | 18.5±3.3 | 3.3-28.1 | 5.2±0.8 | 1.1-7.9 |

Таблица 23

Морфологические признаки растений *H. perforatum* второго года жизни с разной площадью питания (20.07.07)

| Показатель | Схема посадки, см | | |
|---|-------------------|----------|----------|
| | 10×10 | 20×20 | 30×30 |
| | M±m | M±m | M±m |
| Длина главного побега, см | 60.3±3.3 | 59.0±2.2 | 64.2±3.1 |
| Диаметр основания побега, см | 0.4±0.05 | 0.6±0.03 | 0.6±0.07 |
| Размеры развитого листа, см: | 2.7±0.05 | 2.9±0.07 | 3.1±0.03 |
| Длина | 1.2±0.03 | 1.4±0.06 | 1.2±0.02 |
| Ширина | | | |
| Диаметр цветка, см | 2.9±0.04 | 3.0±0.04 | 3.1±0.03 |
| Число цветков и бутонов, шт./побег | 160±23 | 330±24 | 617±73 |
| Длина соцветия, см | 22.0±0.1 | 31.0±1.5 | 46.0±4.4 |
| Число пар боковых побегов второго порядка, шт./побег: | | | |
| В соцветии | 6.7±0.3 | 8.7±0.7 | 13.3±1.5 |
| В префлоральной зоне побега | 8.0±0.8 | 7.7±0.3 | 5.7±1.1 |
| Длина вегетативных побегов, см: | | | |
| Второго порядка | 6.1±0.1 | 7.8±0.6 | 7.5±0.7 |
| Третьего порядка | зачатки | зачатки | зачатки |
| Длина генеративных побегов, см: | | | |
| Второго порядка | 12.0±0.2 | 17.4±0.6 | 25.3±2.4 |
| Третьего порядка | 5.9±0.3 | 5.8±0.1 | 7.0±0.8 |
| Четвертого порядка | 3.1±0.1 | 1.9±0.1 | 3.6±0.1 |

следователей данного вида в местах естественного произрастания, в основном, в Республике Алтай.

Для сравнения данных в природе и культуре нами выведены общий средний показатель и лимиты по 14 ценопопуляциям для всех используемых признаков, также мы поступили с нашими данными: объединили одинаковые показатели по семи исследованным образцам и выделили общий средний и лимиты у растений разного возраста. Сводные данные приведены в табл. 24. Установлено, что растения зверобоя продырявленного в условиях культуры выше и формируют более крупные соцветия, о чем можно судить по длине флоральной части побега (соцветия). В природных условиях длина соцветия в 2.8 раза ниже, чем в культуре и варьирует от 6.5 до 14.8 см. Представляет интерес и соотношение длины побега к длине соцветия, у природных образцов оно составляет в среднем 4.4 (3–6.6), в культуре – 2.0 (1.6–3.2), т. е. соцветие в природе занимает в среднем 1/4, в культуре – 1/2 длины побега. Мощность флоральной части побега зависит также от числа и длины боковых осей в соцветии (паракладиев), их число было в 1.5, а длина в два-три раза выше в условиях культуры.

Таблица 24
Сравнительная характеристика сырьевой фитомассы *H. perforatum* в природе и культуре

| Год жизни | Длина побега, см | Число генеративных побегов, шт./особь | Длина флоральной части побега (соцветия), см | Масса флоральной части побега, г | Число пар паракладиев, шт./побег | Длина паракладиев, см | Сырьевая фитомасса особи, г |
|----------------|------------------|---------------------------------------|--|----------------------------------|----------------------------------|-----------------------|-----------------------------|
| — | 48,6±2,2 | 1,9±0,1 | 10,7±0,6 | 2,5±0,2 | 5,4±0,2 | 4,5±0,2 | 5,0±0,6 |
| | 31-62 | 1,3-2,9 | 6,5-14,8 | 1,5-4,0 | 3,8-6,5 | 3,0-5,4 | 2,0-10,5 |
| 2 | 50±1,1 | 6,4±0,9 | 26,4±0,8 | 2,9±0,2 | 8,7±0,7 | 9,3±0,3 | 18,6±3,3 |
| 3 | 46-54 | 2,6-8,8 | 24,2-29,7 | 1,9-3,5 | 7,3-12,5 | 8,4-10,7 | 8-31 |
| | 78±2,3 | 83,1±18,6 | 34,6±2,1 | 6,5±0,6 | 8,0±0,4 | 18,6±1,3 | 58,0±20 |
| 4 | 73-89 | 51,3-182 | 29,6-44,5 | 4,9-9,3 | 7,3-10,3 | 14,5-24 | 241-1620 |
| | 76±1,7 | 26,4±4,1 | 33,0±1,0 | 3,3±0,2 | 8,9±1,0 | 18,8±1,5 | 89,9±20 |
| 5 | 69-81 | 11,7-40,7 | 29,2-36,2 | 3,0-4,3 | 6,7-13,7 | 15,8-26,3 | 35-175 |
| | 67±2,4 | 18,7±1,8 | 33,0±0,8 | 5,5±0,2 | 9,1±0,7 | 14,4±1,3 | 10,4±13 |
| 6 | 57-74 | 11,7-24,0 | 31,4-36,9 | 4,9-6,3 | 5,7-10,7 | 10,5-20,1 | 60-151 |
| | 74±2,1 | 14,1±1,0 | 25,9±1,3 | 2,6±0,2 | 6,8±0,1 | 11,4±1,3 | 41,8±6,3 |
| Среднее за 4-6 | 66-81 | 11,7-18,8 | 23,2-32,3 | 2,0-3,7 | 6,4-7,6 | 10,5-20,1 | 26-70 |
| | 72±1,1 | 16,6±1,4 | 30,6±0,6 | 3,8±0,2 | 8,2±1,1 | 14,8±1,3 | 78,6±21 |
| Среднее за 2-6 | 57-81 | 11,7-40,7 | 23,2-36,9 | 2,0-6,3 | 5,7-13,7 | 10,5-26,3 | 26-175 |
| | 69±1,2 | 29,7±5,1 | 30,6±0,6 | 4,2±0,2 | 8,2±0,2 | 14,5±0,5 | 166,9±32 |
| | 46-89 | 2,6-182 | 23,2-44,5 | 1,9-9,3 | 5,7-13,7 | 8,4-26,3 | 8-1620 |

Все рассмотренные нами показатели влияли на формирование воздушно-сухой биомассы сырьевой части побега (соцветия), которая в культуре была выше в 1.7 раза и достигала максимальных значений на третий год жизни.

Сырьевая фитомасса особи, которая определялась нами расчетным методом, складывалась из двух важнейших показателей: массы флоральной части побега и числа генеративных побегов на особь. В оптимальных условиях выращивания, создающихся в культуре, число генеративных побегов на особи зависело от возраста растений и биопотенциала исследуемых образцов. В природных условиях Алтая и Казахстана Э.М. Гонтарь (2000) выделено три типа ценопопуляций: процветающие, равновесные и депрессивные. Во всех типах ценопопуляций число генеративных побегов варьировало от 1.3 до 2.9 шт. на особь, в среднем составляя 1.9 шт. на особь. Если сравнить средние показатели этого признака, то в условиях культуры число побегов у растений второго года жизни было выше в 3.4 раза, третьего – в 44, а в последующие годы (четвертого-шестого) – в 8.7 раза по сравнению с природными популяциями.

За счет большого числа генеративных побегов на растении, формирующихся в условиях культуры, сырьевая фитомасса особи имеет значительно более высокие показатели, превышая природные образцы в 3.7 раза на втором году жизни, в 116 – на третьем, в 18 – на четвертом, в 21 – на пятом и в 8.4 раза на шестом году жизни растений. Все исследованные образцы зверобоя продырявленного в культуре на Севере по основным показателям сырьевой фитомассы значительно превышали природные популяции на Алтае и в Казахстане.

Таким образом, в данном разделе нами охарактеризованы основные показатели, влияющие на сырьевую фитомассу зверобоя продырявленного: число генеративных побегов на особь, длина и масса сырьевой части побега (соцветия). В свою очередь, масса сырьевой части побега зависела от числа и длины боковых осей (паракладиев) в соцветии. Особое внимание уделялось такому показателю, как сырьевая часть побега. По полученным результатам мы резюмируем, что со второго года жизни растения зверобоя продырявленного имели высокую воздушно-сухую сырьевую фитомассу побега (1.9–3.4 г), которая достигала максимальных значений на третий год жизни (5.0–9.3 г). К четвертому – шестому годам жизни величина этого показателя снижалась до 2–6.3 г/побег. Сырьевая фитомасса особи определялась нами расчетным путем, с использованием основных признаков продуктивности. Начиная со второго года жизни особи зверобоя продырявленного в культуре формировали высокую сырьевую фитомассу (8–31 г/особь), превышающую массу сырья растений природных популяций в 3.7 раза (в сравнении с ли-

тературными данными). Максимальную сухую сырьевую фитомассу (241–1620 г/особь) растения зверобоя продырявленного способны накапливать к третьему году жизни, которая снижалась на четвертый и последующие два года в среднем в 8.8 раза, при варьировании по годам и образцам от 2.8 до 13.5 раз, максимальное снижение массы сырья особи отмечено для образца из Кировской обл. на шестом году жизни (в 35.2 раза). Продуктивность растений зверобоя продырявленного на четвертом – шестом годах жизни снижалась, в основном, за счет уменьшения числа генеративных побегов на особи, в среднем за три года этот показатель снизился в 4.7 раза (в 1.8–14.7 раза). В опыте с разной схемой посадки наиболее оптимальной стала высадка растений с площадью питания 30×30 см, при которой у растений зверобоя продырявленного второго года жизни увеличивалась в два раза длина и в три раза масса сырьевой части побега по сравнению с загущенной посадкой 10×10 и 20×20 см. Наиболее продуктивными являются растения образцов из Кировской обл., Новосибирска и Барнаула, превосходящих сорт Золотодолинский.

6.2. Изменчивость содержания биологически активных веществ (нафтодиантроновых пигментов и флавоноидов)

Одной из основных групп экстрактивных веществ растений *Hypericum perforatum*, по содержанию которых стандартизируется лекарственное сырье и соответствующие фитопрепараты в Фармакопеях многих государств, являются нафтодиантроновые пигменты – гиперидин (1,3,4,6,8,13-гексагидрокси-10,11-диметил-фенантро-[1,10,9,8-*opqra*]-перилен-7,14-дион) (H) и псевдогиперидин (1,3,4,6,8,13-гексагидрокси-10-(гидроксиметил)-11-метилфенантро-[1,10,9,8 *opqra*]-перилен-7,14-дион (PH). Химическая структура указанных соединений приведена на рис. 26. По номенклатуре Международного союза теоретической и прикладной химии (УРАС) указанные пигменты относятся к полигидроксилированным фенатропериленам – сравнительно редко встречающимся в растениях полиароматическим соединениям. Нафтодиантроновые пигменты растений *H. perforatum* проявляют ярко выраженные противовоспалительные и антидепрессантные свойства при приеме внутрь человеком (Горьков и др., 2000).

В качестве объектов количественного определения H и PH использовали разные образцы растений *H. perforatum*, двух- и трех-летнего возраста, отобранные на анализ в 2005–2006 гг. в фазе масового цветения растений.

Известно, что растения зверобоя продырявленного характеризуются большой изменчивостью содержания и состава нафтодиантроновых пигментов (Liu, 2000; Walker et al., 2001; Kazlauskas, Bag-

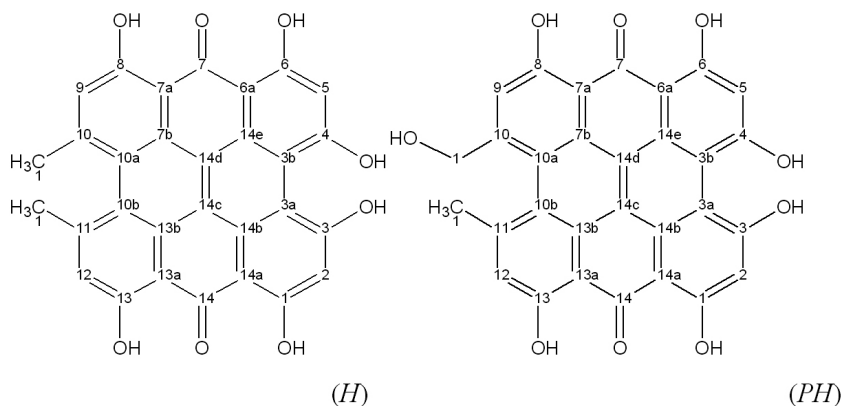


Рис. 26. Химическая структура гиперидина (H) и псевдогиперидина (PH).

donaitе, 2004). Такая изменчивость обусловлена генотипом растения, климатическими условиями произрастания, а также возрастом и фазой развития растения (Berger, 2002).

На рис. 27 приведены результаты спектрофотометрического анализа возрастной изменчивости содержания гиперидина и псевдогиперидина в семи образцах зверобоя продырявленного разного гео-

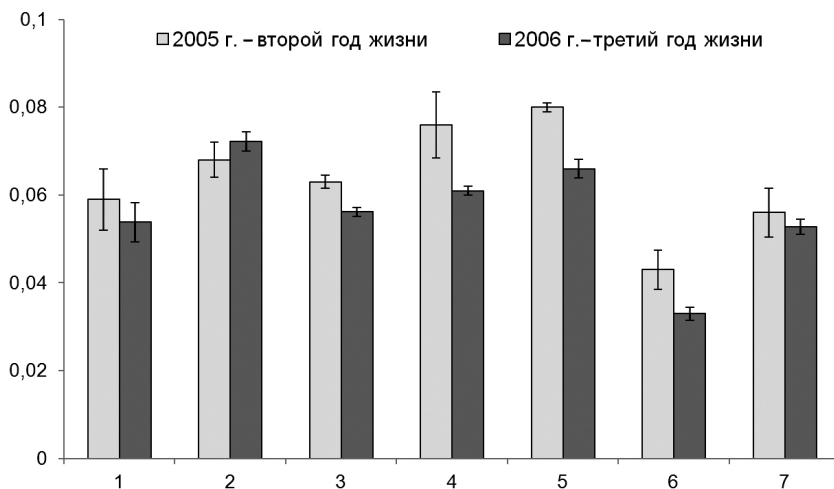


Рис. 27. Изменчивость содержания нафтодиантроновых пигментов в сырьевой фитомассе растений *H. perforatum* разного возраста (результаты спектрофотометрического анализа).

По оси абсцисс – происхождение образцов см. на рис. 14; по оси ординат – массовая доля нафтодиантроновых пигментов, %.

графического происхождения. Сумма изучаемых соединений в растениях второго года жизни в фазе массового цветения варьировала у шести образцов в пределах от 0.055 до 0.080%, что соответствовало требованиям фармакопей ряда государств: Великобритании, Канады, Германии, Чехии, предъявляемых к лекарственному сырью зверобоя (не менее 0.05%). По результатам дисперсионного анализа между этими образцами не выявлено достоверных различий. Только в образце из Барнаула массовая доля нафтодиантроновых пигментов была достоверно ниже и составляла в среднем 0.04% (рис. 28). Выявлено, что депрессия уровня биосинтеза в образце растений из Барнаула проявлялась (по результатам ВЭЖХ анализа) преимущественно на примере накопления псевдогиперицина. Содержание псевдогиперицина в растениях второго года жизни составляло 0.029%, а гиперичина – 0.010%. На третий год жизни растения четырех образцов зверобоя продырявленного (Саратов, Сыктывкар, сорт Золото долинский, Новосибирск) содержали в соцветиях от 0.053 до 0.061% нафтодиантроновых пигментов и не имели между собой достоверных различий. Достоверно отличались от них более высоким содержанием суммы указанных пигментов растения природного образца из Кировской обл. (0.072%) и образца из Горного

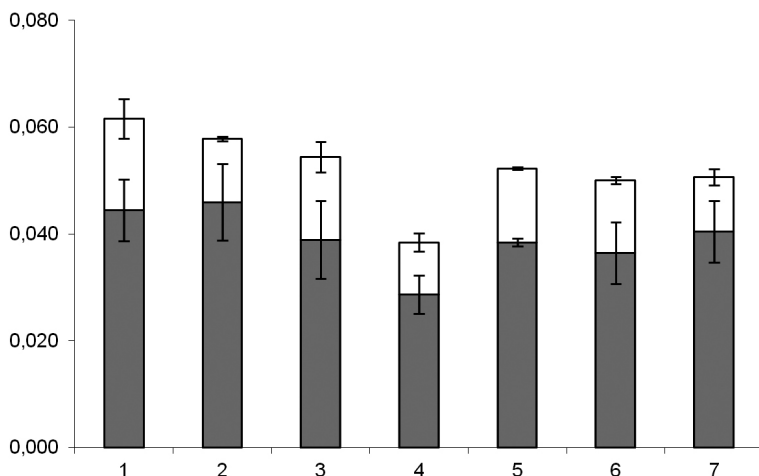


Рис. 28. Изменчивость состава мажорных нафтодиантроновых соединений – гиперичина и псевдогиперицина – в образцах растений *H. perforatum* второго года жизни (результаты ВЭЖХ).

По оси абсцисс – массовая доля псевдогиперицина (нижние столбцы диаграммы) и гиперичина, по данным ВЭЖХ, %; по оси ординат – происхождение образцов: 1 – Новосибирск; 2 – Горный Алтай; 3 – Сыктывкар; 4 – Барнаул; 5 – Саратов; 6 – сорт Золото долинский; 7 – Кировская обл.

Алтая (0.068%). Минимальное количество нафтодиантроновых пигментов (0.033%) и на третий год жизни содержится в фазе массового цветения у растений образца из Барнаула.

При определении нафтодиантроновых пигментов у образцов растений *H. perforatum* второго года жизни методом ВЭЖХ получены аналогичные результаты. Не выявлено достоверно значимых отличий между шестью образцами *H. perforatum* по содержанию нафтодиантроновых соединений, кроме образца из Барнаула (рис. 28).

В табл. 25 представлены данные по продуктивности и содержанию нафтодиантроновых пигментов у растений *H. perforatum* разного возраста. Следует отметить, что сырьевая фитомасса резко возростала у растений третьего года жизни, по сравнению с двулетними, но содержание суммы нафтодиантроновых пигментов увеличилось незначительно. Поэтому максимальным содержанием пигментов характеризовались те образцы, для которых отмечалось накопление максимальной фитомассы – растения образцов из Кировской обл. (8.9 г/побег) и Новосибирска (6.0 г/побег). По показателям сырьевой фитомассы, а значит и содержанию нафтодиантроновых пигментов, они превосходят растения сорта Золото долинский. Т.Л. Егошиной с соавторами (2003) при изучении продуктивности сырьевой фитомассы зверобоя продырявленного в Волго-Вятском регионе выявлено, что природные образцы из Кировской обл. уступали по продуктивности сорту Золото долинский. В наших исследованиях показано, что наименее продуктивны растения образцов из Горного Алтая, Сыктывкара и Саратова. Растения образца из Барнаула не уступали по продуктивности растениям сорта Золото долинский.

Таблица 25

Продуктивность и содержание нафтодиантроновых соединений (гиперицина и псевдогиперицина) в надземной части зверобоя продырявленного

| Происхождение образца | Второй год жизни (2005) | | Третий год жизни (2006) | |
|-----------------------|-------------------------|-------------|-------------------------|-------------|
| | M±m | | M±m | |
| | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Сорт Золото долинский | 3.2±0.4 | 0.059±0.003 | 9.3±0.1 | 0.055±0.001 |
| Кировская область | 1.9±0.1 | 0.068±0.003 | 8.9±0.1 | 0.072±0.001 |
| Сыктывкар | 3.4±0.3 | 0.063±0.001 | 4.9±0.1 | 0.056±0.001 |
| Новосибирск | 3.5±0.1 | 0.076±0.005 | 6.0±0.1 | 0.061±0.001 |
| Горный Алтай | 2.4±0.1 | 0.080±0.002 | 5.2±0.1 | 0.068±0.001 |
| Барнаул | 2.6±0.02 | 0.043±0.005 | 6.1±0.1 | 0.033±0.001 |
| Саратов | 3.0±0.03 | 0.056±0.001 | 5.0±0.1 | 0.053±0.001 |

Примечание: 1 – воздушно-сухая фитомасса, г/побег; 2 – сумма нафтодиантроновых соединений, % от массы воздушно-сухого сырья.

Установлено, что содержание гиперидина и псевдогиперидина в растениях зверобоя продырявленного зависело от метеоусловий вегетационного сезона и в меньшей степени от возраста. У растений второго года жизни в 2005 г. содержание изучаемых пигментов было выше, чем у растений третьего года жизни в 2006 г., так как период цветения в 2005 г. характеризовался более благоприятными погодными условиями. В 2005 г. среднесуточная температура в период цветения составляла 15.3 °С, а в 2006 г. – 13.8 °С, т.е. на 1.5 °С ниже. Снижение содержания этих веществ в растениях третьего года жизни можно объяснить также изменением структуры урожая с увеличением возраста растений (преобладание массы стеблей над листьями). Вместе с тем, уменьшение количества нафтодиантроновых пигментов у этих образцов зверобоя в фазе цветения при переходе от двухлетних к трехлетним растениям незначительно и составляет всего 0.003–0.015%.

Анализируя изменчивость содержания нафтодиантроновых пигментов, наблюдали, что на второй год жизни данный признак варьирует от очень низкого до высокого уровня (табл. 26). Самый высокий уровень изменчивости был у растений образца из Барнаула, очень низкий – из Саратова, Сыктывкара и Горного Алтая, низкий – у растений из Кировской обл. и сорта Золото долинский и средний – из Новосибирска. На третий год жизни данный признак оказался стабилен и варьировал на очень низком уровне у растений всех образцов ($C_v = 1-3\%$). Наши результаты по изменчивости нафтодиантроновых пигментов согласуются с данными литературы (Баяндина, 1995; Walker et al., 2001; Kazlauskas, Bagdonaite, 2004), где отмечалось, что зверобой продырявленный характеризуется большой изменчивостью содержания нафтодиантроновых пигментов.

Таблица 26

**Содержание гиперидина и псевдогиперидина в надземной массе
зверобоя продырявленного второго и третьего годов жизни
(в% от массы воздушно-сухого сырья)**

| Происхождение образца | Второй год жизни (2005), M±m, (Cv) | Третий год жизни (2006), M±m, (Cv) |
|-----------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
| Сорт Золото долинский | 0.059±0.003 (10) | 0.055±0.001 (3) |
| Кировская область | 0.068±0.003 (8) | 0.072±0.001 (3) |
| Сыктывкар | 0.063±0.001 (3) | 0.056±0.001 (2) |
| Новосибирск | 0.076±0.005 (13) | 0.061±0.001 (1) |
| Горный Алтай | 0.080±0.002 (6) | 0.068±0.001 (2) |
| Барнаул | 0.043±0.005 (26) | 0.033±0.001 (3) |
| Саратов | 0.056±0.001 (2) | 0.053±0.001 (2) |

Примечание: C_v – коэффициент вариации, %.

Представлялось целесообразным изучить распределение нафтодиантроновых пигментов по органам растения и изменчивость данной характеристики в процессе вегетации зверобоя продырявленного. В 2006 г. проведены исследования динамики накопления и распределения нафтодиантроновых пигментов в надземных органах растений зверобоя продырявленного третьего года жизни по фазам развития (массовая бутонизация, массовое цветение, плодоношение) у четырех образцов: сорт Золото долинский, Кировская обл., Сыктывкар и Барнаул. Согласно полученным данным, наименьшим содержанием нафтодиантроновых пигментов характеризовались стебли (0.001–0.003%), далее по возрастающей – плоды (0.013–0.052%), листья (0.023–0.062%), цветки (0.043–0.089%), бутоны (0.076–0.096%) (табл. 27). Максимальное содержание нафтодиантроновых пигментов наблюдалось в фазах бутонизации и массового цветения с постепенным снижением к фазе плодоношения.

Флавоноиды являются наиболее обширной группой фенольных соединений и важной составной частью растительного организма. Большинство флавоноидов обладает лечебными свойствами: противовоспалительными, противолучевыми, противоопухолевыми (Минаява, 1991). Нами исследовано содержание флавоноидов в органах растений *H. perforatum*. Массовая доля суммарного содержания флавоноидов в растениях зверобоя продырявленного второго года жизни, определенная спектрофотометрическим методом, составля-

Таблица 27

Динамика накопления нафтодиантроновых пигментов в системе целого растения *H. perforatum* третьего года жизни в процессе вегетации, 2006 г.,%

| Дата сбора, анализируемый орган | Образцы | | | |
|---------------------------------|-----------------------|-------------------|-----------|---------|
| | Сорт Золото долинский | Кировская область | Сыктывкар | Барнаул |
| 26 июня, бутоны | 0.078 | – | 0.096 | 0.076 |
| листья | 0.029 | 0.035 | 0.034 | 0.029 |
| стебли | 0.005 | 0.004 | 0.007 | 0.003 |
| 3 августа, цветки | 0.071 | 0.089 | 0.043 | 0.043 |
| листья | 0.026 | 0.028 | 0.062 | 0.027 |
| стебли | 0.003 | 0.001 | 0.002 | 0.020 |
| 13 сентября, плоды | 0.036 | 0.052 | 0.021 | 0.013 |
| листья | 0.026 | 0.040 | 0.028 | 0.023 |
| стебли | 0.002 | 0.003 | 0.001 | 0.002 |

Примечание: прочерк – нет данных; ошибка определения не превышает 7% от значения ($p < 0.05$).

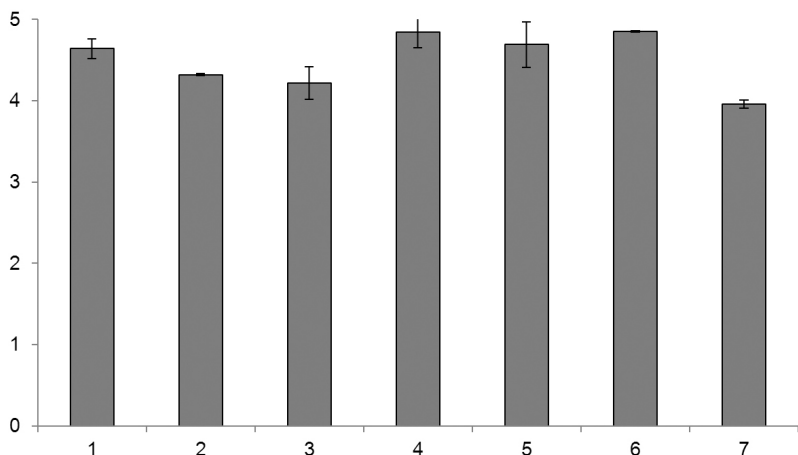


Рис. 29. Содержание флавоноидов в надземной части растений *H. perforatum* второго года жизни в фазе массового цветения (июль 2005 г.).

По оси абсцисс – происхождение образцов см. на рис. 14; по оси ординат – массовая доля флавоноидов, %.

ет 4.0–4.85% и не имеет достоверно значимых различий между изученными образцами (рис. 29). Вместе с тем следует отметить, что наименьшим содержанием флавоноидов (4.0–4.1%) характеризовались растения образцов из Сыктывкара и Саратова, а наибольшим (4.7–4.85%) – из Барнаула и Новосибирска.

Таким образом, полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что при культивировании зверобоя продырявленного в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока, независимо от географического происхождения образцов, растения *H. perforatum* не проявляют признаков деградации или экспрессии биосинтеза нафтодиантроновых пигментов и флавоноидов. Определение основных биологически активных веществ выявило высокие показатели суммарного содержания гиперическогоина, псевдогиперическогоина (0.053–0.080%) и флавоноидов (4–4.85%). Только растения образца из Барнаула за два года исследований достоверно отличались от других более низким содержанием нафтодиантроновых пигментов (0.033–0.043%). Содержание данных пигментов в сырьевой фитомассе растений всех образцов зверобоя продырявленного варьировало по органам растений и зависело от фазы вегетации. Наибольшее их значение отмечено в фазах бутонизации и цветения в бутонах (0.096%) и цветках (0.089%). Максимальное содержание гиперическогоина и псевдогиперическогоина наблюдалось у растений образцов из Кировской обл., Новосибирска и Горного Алтая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.) – ценное лекарственное растение, широко применяемое в научной и народной медицине. В настоящее время потребности в лекарственном сырье зверобоя продырявленного полностью не удовлетворяются. Ряд авторов (Рабинович, 1989; Тюрина, Баяндина, 1997) указывает на необходимость работ по введению зверобоя продырявленного в культуру в разных регионах и увеличения площади выращивания этого вида. Создание стабильных продуктивных популяций с высоким содержанием биологически активных веществ – цель интродукции и селекции этой культуры. В целом, при интродукционной работе с каждым конкретным видом необходимо тщательное изучение особенностей его биологии и экологии, оказывающих существенное влияние на его введение в культуру в новых условиях среды (Васфилова, Воробьева, 2011).

Изучение биологии развития, формирования сырьевой фитомассы и содержания в ней биологически активных веществ у образцов зверобоя продырявленного *H. perforatum* разного географического происхождения, выращиваемых в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми, позволяет отметить следующее.

Зверобой продырявленный в условиях культуры развивается как поликарпическое короткокорневищно-стержнекорневое травянистое растение с симподиальной системой безрозеточных побегов возобновления. По сравнению с природными популяциями, у растений в культуре происходит сокращение продолжительности прегенеративного периода и увеличение генеративного. На второй год жизни особи зверобоя продырявленного вступают в молодое генеративное онтогенетическое состояние, на третий год переходят в средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние, которое длится более пяти лет. Особей в старом генеративном и сенильном онтогенетических состояниях не наблюдалось.

Выявлена достаточно высокая зимостойкость разных образцов зверобоя продырявленного в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми, которая зависела от возраста растений и метеоусловий осенне-зимнего периода. Зимостойкость однолетних растений зверобоя продырявленного варьировала у разных образцов от 35 до 72%, многолетних – от 68 до 100%.

Исследование сезонного развития растений зверобоя продырявленного показало, что все образцы различного географического происхождения в условиях культуры сохраняют фенологические ритмы, свойственные данному виду. Установлено, что растения зверобоя продырявленного характеризуются растянутыми периодами цветения (53–59 дней) и плодоношения (69–76 дней). Вегетационный период составляет 135–148 дней в зависимости от метеоусловий сезона.

Сравнительный анализ внутривидовой индивидуальной изменчивости морфологических признаков показал, что уровень изменчивости в основном определялся характером признака, и в меньшей мере зависел от биопотенциала образца. Высокой изменчивостью ($C_v = 21\text{--}61\%$) отличались следующие признаки растений: длина вегетативных и генеративных побегов второго порядка, число генеративных и вегетативных побегов первого порядка, ширина развитого стеблевого листа. Наименее вариабельными ($C_v = 2\text{--}16\%$) были высота растений, длина соцветия, длина развитого стеблевого листа и диаметр цветка. Длина соцветия – один из основных элементов продуктивности сырьевой фитомассы, поэтому он может служить опосредованным признаком при отборе образцов.

Установлено, что в условиях культуры растения зверобоя продырявленного со второго года жизни цветут и плодоносят, с третьего – формируют полноценные семена с высокой энергией прорастания (48–79%) и лабораторной всхожестью (60–96%). Масса 1 тыс. семян сыктывкарской репродукции (0.08–0.12 г) и их размеры не уступали показателям исходного материала. Следует отметить, что природный образец из Кировской обл. в отличие от образцов, привлеченных из ботанических садов России, в новых условиях выращивания сохранял качества дикорастущего растения: он формировал более мелкие семена, энергия прорастания и лабораторная всхожесть которых в благоприятные годы была на 18–35% ниже по сравнению с семенами других образцов. При хранении в комнатных условиях семена зверобоя продырявленного сохраняют высокую лабораторную всхожесть в течение пяти лет.

Выявлено, что максимального развития растения зверобоя продырявленного в культуре достигают на третий год жизни: высота – 80–98 см, побегообразовательная способность – 51–182 шт./особь, масса соцветия – 5.0–9.3 г. Начиная со второго года жизни растения формируют воздушно-сухую сырьевую фитомассу 8–31 г/особь, максимальные значения отмечены на третий год жизни (241–1620 г/особь). В последующие годы продуктивность растений снижается в 2.8–13.5 раза. Наиболее продуктивными являются растения образцов из Кировской обл., Новосибирска и Барнаула.

Суммарное содержание гиперидина и псевдогиперидина (0.053–0.080%), флавоноидов (4–4.85%) у растений второго и третьего годов жизни в фазу массового цветения соответствует требованиям, предъявляемым к лекарственному сырью, за исключением образца из Барнаула. За два года исследований растения данного образца достоверно отличались от других более низким содержанием нафтодиантроновых пигментов (0.033–0.043%). Анализ распределения вышеназванных пигментов в надземных органах растений зверобоя продырявленного показал, что наибольшее количество нафтодиантроновых пигментов отмечено в бутонах (0.096%) и цветках (0.089%), наименьшее – в стеблях (0.001%). Максимальное содержание гиперидина и псевдогиперидина наблюдалось в растениях образцов из Кировской обл., Новосибирска и Горного Алтая.

Учитывая высокую приспособляемость растений данного вида к условиям Севера, высокие показатели сырьевой фитомассы растений исследованных образцов с достаточным содержанием в ней нафтодиантроновых пигментов и флавоноидов, зверобой продырявленный может успешно культивироваться в среднетаежной подзоне Республики Коми с гарантированным получением высококачественного растительного сырья.

Дальнейшие исследования позволят выявить продолжительность использования многолетних посадок *Hypericum perforatum* для получения лекарственного сырья и вести отбор для создания улучшенной интродукционной популяции данного вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 135 с.
- Агроклиматический справочник по Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1961. 170 с.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУТК, 1983. 340 с.
- Атлас лекарственных растений России. М.: Наука, 2006. С. 122–123.
- Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа, 1997. 116 с.
- Бабаева Е.Ю., Белуш Е.Ю., Загуменников В.Б. К изучению показателей качества и установления подлинности травы зверобоя // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Медицина. 2008. № 4. С. 15–19.
- Бараева Т.Э. Распространение зверобоя лекарственного на правобережье степного Приднепровья // Фитотерапія в Україні. 1999. № 3–4. С. 56–57; 81–82.
- Баяндина И.И. Содержание биологически активных веществ у культивируемого зверобоя продырявленного: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1995. 14 с.
- Баяндина И.И. Изменчивость содержания биологически активных веществ в связи с особенностями системы размножения зверобоя продырявленного // Физиолого-биохимические аспекты изучения лекарственных растений: Матер. Междунар. совещ., посвящ. памяти В.Г. Минаевой. Новосибирск, 1998. С. 13–14.
- Баяндина И.И., Власова Н.В. Прогноз поиска дополнительных источников биологически активных веществ среди представителей рода *Hypericum* L. // Физиолого-биохимические аспекты изучения лекарственных растений: Матер. Междунар. совещ., посвящ. памяти В.Г. Минаевой. Новосибирск, 1998. С. 82–83.
- Баяндина И.И. Структура и динамика развития соцветия как основа для изучения закономерностей накопления биологически активных веществ в цветущем побеге (на примере *Hypericum perforatum* L.) // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI Съезда Русского ботанического общества. Новосибирск, 2003. Т. 3. С. 4–5.
- Баяндина И.И., Кукина Т.П. Липиды и фенантроперилены *Hypericum perforatum* // International conference on natural products: chemistry, technology and medicinal perspectives. Алма-Аты, 2003. С. 46.
- Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Продукты вторичного метаболизма *Hypericum perforatum* L. и их биологическая активность // Растит. ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 3. С. 131–153.

Беликов В.В., Точкова Т.В., Шатунова Л.В. Количественное определение основных действующих веществ у видов *Hypericum L.* // Растит. ресурсы. 1990. Т. 26. Вып. 4. С. 541–578.

Бодруг М.В. Зверобой продырявленный – пряно-ароматическое растение // Новые культуры в народном хозяйстве. Киев, 1976. Ч. 1. С. 107–108.

Бубенчиков А.А., Прокошева Л.И. Вопросы охраны и рационального использования дикорастущих лекарственных растений в Липецкой области // Растит. ресурсы. 1987. Т. 23. Вып. 1. С. 26–31.

Буданцев А.Л. О некоторых терминах, связанных с биологической продуктивностью // Растит. ресурсы. 2007. Т. 43. Вып. 4. С. 119–123.

Вавилов Н.И. Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. 440 с.

Вайнштейн В.А., Хазаа И.Х., Чибилев Т.Х., Каухова И.Е. Экстрагирование полярных БАВ из травы зверобоя двухфазной системой экстрагентов в присутствии ПАВ // Хим.-фармац. журнал. 2004. Т. 38. № 5. С. 25–27.

Варданян Р.Л., Варданян Л.Р., Атабекян Л.В. Влияние экстрактов лекарственных растений на процесс окисления органических веществ // Химия растит. сырья. 2007. № 2. С. 73–77.

Васфилова Е.С. Морфология и продуктивность зверобоя продырявленного в условиях культуры на Среднем Урале // Экология и интродукция растений на Урале: Сб. науч. трудов. Свердловск, 1991. С. 19–23.

Васфилова Е.С., Воробьева Т.А. Лекарственные и пряно-ароматические растения в условиях интродукции на Среднем Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 245 с.

Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Л.: Наука, 1969. 565 с.

Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Яценко-Хмелевский А.А. Лекарственные растения (растения-целители). М.: Высш. шк., 1983. 400 с.

Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. 512 с.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с.

Гонтарь Э.М. Популяционная изменчивость зверобоя продырявленного // Экология популяций: структура и динамика. Новосибирск, 1995. С. 808–814.

Гонтарь Э.М. Продуктивность и состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum L.* (Республика Алтай и некоторые области Казахстана) // Растит. ресурсы. 2000. Т. 36. Вып. 3. С. 19–26.

Гонтарь Э.М., Годин В.Н. Онтогенез зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum L.*) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т. III. С. 206–213.

Гонтарь Э.М., Курочкина Н.Ю. Возрастная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum L.* (*Clusiaceae*), *Polemonium caeruleum* (*Polemoniaceae*) и *Primula macracalyx* (*Primulaceae*) в Хакасии, на Алтае и в Восточном Казахстане // Растит. ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 2. С. 17–27.

Горьков В.А., Раушкин В.А., Олейчик И.В. и др. Фитотерапия умеренных депрессий препаратами зверобоя (аналитический обзор) // Психиатрия и психофармакотерапия. 2000. Т. 2. № 6. С. 184–187.

Государственная фармакопея СССР. 11-е изд., доп. М.: Медицина, 1989. Вып. 2. 400 с.

Государственный реестр лекарственных средств. М.: Книжная палата, 1995. 512 с.

Давыденков В.В. Механизмы действия и история применения в гомеопатии лекарственных растений, обладающих противовоспалительным и ранозаживляющим свойствами на примере препарата Traumeel ad us.vet. // Ветеринарная патология. 2003. № 4. С. 14–24.

Данилова Н.С. Интродукционное изучение растений природной флоры Якутии. Методическое пособие по учебно-производственной и производственной практике. Якутск, 2002. 40 с.

Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. М.: Наука, 2005. 586 с.

Дубровная С.А. Морфологическая пластичность зверобоя продырявленного *Hypericum perforatum* L. в условиях лесных сообществ // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2008. № 9. С. 299–301.

Егошина Т.Л., Помелов А.В., Скрипина Т.А. Возделывание лекарственных растений в Волго-Вятском регионе (Методические рекомендации). Киров, 2003. 162 с.

Ефремов А.А., Макарова Л.Г., Шаталина Н.В., Первышина Г.Г. Минеральные вещества – основа снижения антропогенного воздействия окружающей среды на организм человека // Химия растит. сырья. 2002. №3. С. 65–68.

Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5 (2). 510 с.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. 224 с.

Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев, 1988. 766 с.

Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.

Зайцева З.Д. Индивидуальная изменчивость дикорастущих растений при введении их в культуру на Урале // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений: Сб. науч. статей. Свердловск, 1975. С. 119–126.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Защита лекарственных культур от вредителей, болезней и сорняков. Справочник. М.: Изд-во ВИЛАР, 2006. 112 с.

Злобин Ю.А. Екологічні особливості клонових рослин // Укр. ботан. журн. 1997. Т. 54. № 2. С. 153–156.

Злобин Ю.А., Бондарева Л.Н. Эколого-ценотическая характеристика и продуктивность *Hypericum perforatum* L. на Северо-Востоке Украины (Сумская обл.) // Растит. ресурсы. 2000. Т. 36. Вып. 3. С. 26–32.

Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров средне-русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центр.-черн. гос. зап. им. проф. В. В. Алехина. Курск, 1959. Вып. 5. С. 151–153.

Зозулин Г.М. Система жизненных форм высших растений // Ботан. журнал. 1961. Т.46. № 1. С. 3–19.

Игнатьева И.П. О жизненном цикле стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков // Ботан. журнал. 1965. Т. 50. № 7. С. 903–916.

Игнатьева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений: Учеб. пособие. М.: Изд-во МСХА, 1989. 55 с.

Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений (Итоги работ интродукционного питомника БИН АН СССР за 250 лет). М.; Л.: Наука, 1965. 426 с.

Интродукция и акклиматизация растений в Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 64–85.

Интродуцированные лекарственные растения / И.И. Сикюра, Н.Е. Антонюк, А.А. Пирожено и др. Киев: Наук. думка, 1983. 152 с.

Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России // Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытно. станции. 1922. Т. 3. Вып. 3–4.

Климат Сыктывкара. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 190 с.

Колесова В.Г., Марченко В.А., Сыроежко Н.В. Лекарственные растения: мифы и реальность. Традиционная (народная) медицина в объективе науки. СПб.: СПХФА, 1998. 261 с.

Кондратенко П.Т., Безукладникова Н.Ф., Солонов Г.П., Хотин А.А. Краткие итоги исследовательских работ ВИЛАРа по лекарственному растениеводству // Лекарственные растения. Возделывание. М., 1968. С. 5–15.

Кудашкина Н.В., Файзуллина Р.Р., Пушкарев В.А., Мухамедзянов Р.М. Изучение эфирного масла из травы зверобоя продырявленного, произрастающего на территории Башкортостана // Вестник новых медицинских технологий. 2006. Т. XIII. № 1. С.104.

Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: Химико-фарм. ин-т, 1992. 127 с.

Кукина Т.П., Баяндина И.И., Покровский Л.М. Неполярные компоненты экстрактов зверобоя продырявленного // Химия растит. сырья. 2007. № 3. С. 39–45.

Куликов В.В. Лекарственные растения Алтайского края. Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1975. 208 с.

Курицин А.В., Белоногова В.Д., Олешко Г.И. Анализ сырьевой продуктивности *Hypericum maculatum* Grantz. и *Hypericum perforatum* L. в южных районах Пермского края // Достижения и перспективы в области создания новых лекарственных средств: Матер. Рос. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию ПГФА. Пермь, 2007. С. 445 – 448.

Куркин В.А., Правдивцева О.Е., Дубищев А.В. и др. Исследование сырья и препаратов зверобоя // Фармация. 2005. Т. 53. № 3. С. 23–25.

Куркин В.А., Правдивцева О.Е. Сравнительное исследование содержания суммы флавоноидов и антраценпроизводных в препаратах травы зверобоя // Хим.-фармац. журн. 2008. Т. 42. № 10. С. 39–42.

Куркин В.А., Правдивцева О.Е., Зимина Л.Н., Дубищев А.В., Булачкин Д.Г., Корчагина Д.В. Актуальные аспекты создания новых нейротропных фитопрепаратов // Фармация. 2009. № 1(6). С. 46–49.

Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Тихвинский С.Ф. и др. Географическая изменчивость хозяйственно ценных признаков льна // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства. 1991. Т. 144. С. 40–48.

Лекарственное растительное сырье, применяемое в медицинской практике в СССР. Указатель. Л.: Ленуприздат, 1991. 53 с.

Ломаченко Н.В. Накопление фенольных соединений растениями *Hypericum perforatum* L. в эколого-ценологических градиентах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1999. 23 с.

Ломаченко Н.В., Усманов И.Ю., Баширова Р.М. К вопросу о роли гиперидина в растениях *Hypericum perforatum* L. // Актуальные вопросы прикладной биохимии и биотехнологии: Тез. докл. регион. конф. Объединения биохимиков Урала, Поволжья и Зап. Сибири. Уфа, 1998. С. 210–211.

Ломаченко Н.В., Баширова Р.М., Усманов И.Ю. Влияние экологических факторов на накопление гиперидина в растениях *Hypericum perforatum* L. в условиях Южного Урала // Итоги биол. исследований: Сб. науч. тр. Уфа, 2001. Вып. 6. С. 41–44.

Майсурадзе Н.И., Киселев В.П., Черкасов О.А. и др. Методика исследований при интродукции лекарственных растений // Лекарственное растениеводство. М., 1984. Вып. 3. 33 с.

Майсурадзе Н.И., Угнивенко В.В. Задачи интродукции лекарственных растений и пути их решения // Результаты и перспективы научных исследований в области создания лекарственных средств из растительного сырья. М., 1985. С. 294–251.

Маковецкая Е.Ю. Сравнительное изучение роста и продуктивности некоторых культивируемых на Украине видов *Hypericum* L. в течение первого года вегетации // Растит. ресурсы. 1992. Т. 28. Вып. 3. С. 59–67.

Маковецкая Е.Ю., Максютин Н.П., Четверня С.А. Ресурсоведческое и фитохимическое изучение лекарственной флоры СССР // Науч. тр. ВНИИ фармации. 1991. Т. 29. С. 156–163.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 283 с.

Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений: Сб. статей. Свердловск, 1975. С. 3–14.

Мартыненко В.А., Груздев Б.И. Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар, 2008. 136 с.

Мартыненко В.А., Груздев Б.И., Канев В.А. Локальные флоры таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар, 2008. 76 с.

Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине. Саратов: Приволжск. кн. изд-во, 1993. 544 с.

Машанов В.И., Покровский А.А. Пряно-ароматические растения. М.: Агропромиздат, 1991. 287 с.

Мельникова Т.М. К биологии прорастания семян некоторых видов зверобоя // Бюл. Главн. ботан. сада. 1969. Вып. 73. С. 87–90.

Методика определения запасов лекарственных растений. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1986. 51 с.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. Главн. ботан. сада. 1979. Вып. 113. С. 3–8.

Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 272 с.

Мишуrow В.П. Внутривидовая изменчивость горца Вейриxa и горца итурупского. Л.: Наука, 1984. 136 с.

Мишуrow В.П., Волкова Г.А., Портнягина Н.В. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми (Итоги работы Ботанического сада за 50 лет. Т.1). СПб.: Наука, 1999. 216 с.

Мишуrow В.П., Зайнуллина К.С. Интродукция видов рода кострец на Севере. СПб.: Наука, 1998. 124 с.

Мишуrow В.П., Портнягина Н.В., Зайнуллина К.С и др. Опыт интродукции лекарственных растений в среднетаежной подзоне Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 243 с.

Морозова Е.В., Благоразумная Н.В. Разработка методики количественного определения кумаринов в комплексном экстракте противогрибкового действия, полученного различными экстрагентами // Фундаментальные исследования. 2008. № 8. С. 57–58.

Морозова М.А., Бениашвили А.Г., Жаркова Н.Б. Гиперицин (зверобой) в лечении больных с симптомами депрессии и тревоги // Психиатрия и психотерапия. 2001. Т. 3. № 1. С. 32–33.

Москаленко С.В., Царахова Л.Н., Степанова Э.Ф. Фармакотехнологические исследования лечебно-профилактического действия геля с экстрактом травы зверобоя // Успехи современного естествознания. 2006. № 11. С. 96–97.

Некрасов В.Н. Основы семеноведения растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 280 с.

Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с.

Овчаров К.Е. Физиология формирования и прорастания семян. М.: Наука, 1976. 256 с.

Омельчук-М'якушко Т.Я. До біології звіробою звичайного // Укр. ботан. журн. 1966. Т. 23. № 3. С. 100–104.

Пархоменко В.М. Биологические особенности и структура ценопопуляций зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) в условиях Саратовской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2012. 19 с.

Пименов М.Г., Пименова М.Е. Определение сырьевой продуктивности полезных растений // Методы исследования ресурсов дикорастущих полезных растений. Вильнюс, 1983. С. 111–133.

Портнягина Н.В., Пунегов В.В., Эчишвили Э.Э., Мишуrow В.П. Изучение внутривидового разнообразия зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) в условиях культуры // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию ВНИИОЗ. Киров, 2007. С. 353–354.

Портнягина Н.В., Эчишвили Э.Э., Пунегов В.В., Мишуrow В.П. Ресурсная характеристика *Hypericum perforatum* L. (*Hypericaceae*) в условиях интродукции (Республика Коми) // Растит. ресурсы. 2009. Т. 45. Вып. 2. С. 49–58.

Правдивцева О.Е., Куркин В.А. Проблемы стандартизации препаратов зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) // Разработка, исслед.

дование и маркетинг новой фармацевтической продукции: Сб. науч. трудов. Гос. фарм. академия. Пятигорск, 2007. С. 348–350.

Правдивцева О.Е., Куркин В.А. Рациональная заготовка травы зверобоя // Фармация. 2009. № 5. С. 11–12.

Раал А., Пихлик У., Паавер У., Волмер Д., Меос А. Влияние густоты посадки *Hypericum perforatum* L. на его развитие и содержание действующих веществ // Растит. ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 3. С. 36–41.

Рабинович А.М. Лекарственные растения на приусадебном участке. М.: Росагропромиздат, 1989. 207 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–204.

Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М; Л., 1960. Т. 2. 500 с.

Ражинский Д.К. Действующие вещества зверобоя обыкновенного. I. Динамика содержания дубильных веществ // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. 1970. Т. 51. Вып. 1. С. 77–82.

Растения для нас. Справочное издание / К.Ф. Блинова, В.В. Вандышев, М.Н. Комарова и др. СПб.: Учебная книга, 1996. 654 с.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их хим. состав, использование; Семейства Раеониaceae–Thymelaeaceae. Л.: Наука, 1986. С. 11–19.

Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л.: Наука, 1989. 154 с.

Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М.: Наука, 1987. 206 с.

Сацыперова И.Ф., Рабинович А.М. Проект общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений // Растит. ресурсы. 1990. Т. 26. Вып. 4. С. 587–597.

Семенихин Д.И. Биологические особенности роста и развития валерианы лекарственной, зверобоя продырявленного и пижмы обыкновенной в совместных посевах с однолетними культурами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 23 с.

Семенихин И.Д., Семенихина Л.И., Семенихин Д.И. Особенности развития зверобоя продырявленного в дикорастущих зарослях и посевах // Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений: Матер. междунар. науч. конф. М., 2004. С. 220–224.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 377 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.

Симуткин Г.Г. Трава святого Иоанна (зверобоя): прошлое и настоящее в лечении депрессии (обзор) // Сибирский вестник психиатрии и наркологии. 2009. № 2. С. 103–108.

Синицин Г.С. Опыт введения в культуру некоторых лекарственных растений Казахстана // Состояние и перспективы научных исследований по интродукции лекарственных растений. М., 1977. С. 92–94.

Скворцов А.К. Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений // Бюл. Главн. ботан. сада. 1986. Вып. 140. С. 18–25.

Скрипчинский В.В., Дударь Ю.А., Скрипчинский В.В., Шевченко Г.Т. Морфогенез монокарпических побегов многолетних растений в связи с их интродукцией // Успехи интродукции растений: Сб. статей. М., 1973. С. 114–127.

Слепченко Л.А. Рост и развитие зверобоя продырявленного в связи с его интродукцией // Новые пищевые и кормовые растения в народном хозяйстве. Киев, 1981. Ч. 1. С. 38–39.

Современная фитотерапия. Перевод с болгарского. София: Медицина и спорт, 1988. С. 380–381.

Соколов С.Я. Фитотерапия и фитотерапевтика: Руководство для врачей. М., 2000. 976 с.

Соколов С.Я., Замотаев И.П. Справочник по лекарственным растениям (Фитотерапия). М.: Вита, 1993. 512 с.

Стаценко М.Е., Тыщенко И.А. Применение растительного антидепрессанта «Негрустин» в постинфарктном периоде // Фармация. 2007. № 3. С. 34–37.

Сычев Р.Л., Пунегов В.В. Интенсификация экстракции псевдогиперицина и гиперидина из травы *Hypericum perforatum* L. в СВЧ поле // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: Матер. III Всерос. конф. Барнаул, 2007. Кн. 2. С. 92–96.

Табеева Г.Р., Азимова Ю.Э. Место растительных природных препаратов при лечении депрессии: эффективность и безопасность // Consil. med. 2008. 10. № 2. С. 129–133.

Тюрина Е.В., Шохина Н.К., Гуськова И.Н. Опыт возделывания *Hypericum perforatum* L. в Новосибирской области // Растит. ресурсы. 1983. Т. 19. Вып. 4. С. 507–512.

Тюрина Е.В., Шохина Н.К., Гуськова И.Н. Авторское свидетельство на сорт зверобоя продырявленного Золото долины. № 4742, 1987.

Тюрина Е.В. Популяционные аспекты изучения исходного материала для интродукции // Ускорение интродукции растений Сибири. Новосибирск, 1989. С. 34–46.

Тюрина Е.В., Баяндина И.И. Выделение зверобоя продырявленного по интенсивной технологии. Новосибирск, 1992. 40 с.

Тюрина Е.В., Баяндина И.И. Внутривидовая изменчивость зверобоя продырявленного по хозяйственно ценным признакам // Бюл. Главн. ботан. сада. 1997. Вып. 175. С. 36–44.

Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений М.: Наука, 1967. С. 3–8.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Федоренко И.П., Конон Н.Т. Вопросы агротехники возделывания лекарственных растений. М., 1978. Ч. 2. С. 41–43.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 3. С. 198–199.

Флора СССР. Т XV. Зверобойные – *Guttiferae*. М., Л.: Наука, 1949. С. 201–258.

Фролова Л.Н., Киселева Т.Л., Мельникова Н.Н. и др. Морфолого-анатомическое изучение свежесобранного сырья отдельных представителей рода *Hypericum*. Публикация 1. *Hypericum perforatum* L. – зверобой продырявленный (обыкновенный, пронзеннолистный) // Традиционная медицина. 2009. № 17. С. 7–13.

Храмов А.А. О терминах и понятиях системы продуктивности // Растит. ресурсы. 1970. Т. 6. Вып. 1. С. 119–127.

Хржановский В.Г., Нухимовский Е.Л. Морфогенез *Hypericum hirsutum* L. в условиях культуры // Бюл. Главн. ботан. сада, 1974. Вып. 92. С. 47–52.

Худякова Л.П. Особенности цветения и семенной продуктивности зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) // Экология цветения и опыления у растений: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1989. С. 120–128.

Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Наука, 2000. 781 с.

Цветашева Е.В., Киселева Т.Л., Семенова Н.Ю., Константинова Д.А. Сравнительное морфолого-анатомическое исследование свежесобранного сырья некоторых представителей рода *Hypericum*, используемых в гомеопатии // День Российской гомеопатии: Матер. конф. М., 2006. С. 46–47.

Чалинская М.Г. Химическое исследование травы зверобоя // Некоторые вопросы фармации. Киев, 1985. С. 269–273.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.

Чукавин И.Г. Изучение лекарственных растений Таджикистана с целью введения их в культуру // Состояние и перспективы научных исследований по интродукции лекарственных растений. М., 1977. С. 106–108.

Шейна Н.Ю. Особенности влияния на человеческий организм фитонцидов некоторых дикорастущих растений Оренбургской области // Вестник ОГУ. 2008. № 6. С. 157–160.

Шилова И.В., Панин А.В., Кашин А.С. и др. Растения Государственной фармакопей в Ботаническом саду Саратовского университета: Учебное пособие. Саратов: Издательский центр «Наука», 2007. 72 с.

Шутова А.Г. Оценка антиоксидантной активности экстрактов и эфирных масел пряно-ароматических и лекарственных растений // Растит. ресурсы. 2007. Т. 43. Вып. 1. С. 112–125.

Эчишвили Э.Э. Биоморфологическая характеристика *Hypericum perforatum* L. при интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Матер. I (III) Всерос. молодеж. науч.-практ. конф. ботаников. Новосибирск, 2007. С. 81–83.

Эчишвили Э.Э. Биология зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) в культуре на Севере: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2010. 18 с.

Эчишвили Э.Э., Пунегов В.В., Мишуров В.П. Зависимость содержания нафтодиантроновых пигментов *Hypericum perforatum* L. от происхождения

семян // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. междунар. конф. в 3-х ч.. Сыктывкар, 2007. Ч. 3. С. 447–448.

Эчишвили Э.Э., Портнягина Н.В. Хозяйственно-ценные признаки и продуктивность зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) при выращивании в подзоне средней тайги Республики Коми // Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, воспроизводство, использование: Матер. X Междунар. симпоз. Сыктывкар, 2008. С. 246–248.

Эчишвили Э.Э., Сычев Р.Л. Состав экстрактивных веществ образцов *Hypericum perforatum* L. разного географического происхождения при интродукции на Севере по данным спектрофотометрии и ВЭЖХ // Аграрная Россия, 2009. С. 104–105. (Спецвыпуск: Матер. молодеж. науч. школы-конф. «Современные методы и подходы в биологии и экологии», посвящ. 100-летию со дня рожд. В.К. Гирфанова).

Albert D., Zundorf I., Dingermann T. et al. Hyperforin is a dual inhibitor of cyclooxygenase-1 and 5-lipoxygenase // *Biochem. Pharmacol.*, 2002. Vol. 12. № 64. P. 1767–1775.

Baser K., Ozek T., Nuriddinov H. et al. Essential Oils of two *Hypericum* species from Uzbekistan // *Химия природн. соедин.* 2002. № 1. С. 43–45.

Bayandina I.I., Kukina T.P. Poliprenols of *Hypericum perforatum* // 2nd International Conferenc on Natural Products and Physiologically Activ Substances (ICNPAS-2004): Book of Abstracts. Novosibirsk, 2004. P. 53.

Barcaccia G., Arzenton F., Sharbel T. et al. Genetic diversity and reproductive biology in ecotypes of the facultative apomict *Hypericum perforatum* L. // *Heredity*. 2006. Vol. 96. № 4. P. 322–334.

Barnes J., Anderson L. A., Phillipson J. D. St. John's wort (*Hypericum perforatum*): a review of its chemistry, pharmacology and clinical properties // *J. Pharm. Pharmacol.*, 2001. Vol. 53. P. 583–600.

Berger K. Ontogenetic Variation Regarding Hypericin and Hyperforin Levels in Four Accessions of *Hypericum perforatum* L. // *J. of Herbs, Spices & Medicinal Plants*, 2002. Vol. 9. P. 95–100.

Brockmann H., Haschad M., Maier K. et al. Uber das Hypericin den photodynamisch wirksamen Farbstoff aus *Hypericum perforatum* // *Naturwissenschaften*, 1939. Jg. 27. P. 550.

Brockmann H., Franssen U, Spitzner D. et al. Zur Isolierung und Konstitution des Pseudohypericins // *Tetrahedron Letters*, 1974. № 23. P. 1991–1994.

Butterweck V., Petereit F., Winterhoff H. et al. Solubilized hypericin and pseudohypericin from *Hypericum perforatum* exert antidepressant activity in the forced swimming test // *Planta med.*, 1998. Vol. 64. № 4. P. 291–294.

Butterweck V., Jurgenliemk G., Nahrstedt A. et al. Flavonoids from *Hypericum perforatum* show antidepressant activity in the forced swimming test // *Planta med.*, 2000. Vol. 66. № 1. P. 3–6.

Coy M.J., Camper N.D. Development of a micropropagation protocol for St. Yohnr's Wort (*Hypericum perforatum* L.) // *Hort Science*, 2002. Vol. 37. № 6. P. 978–980.

Gaganidze – Svanidze M. Study of germination and biology of som medicinal plants seed. *Bull. Georg. Acad. Sci.*, 2003. Vol. 168. № 1. P. 71–74.

Garcia F., Huertas M., Mora E. et al. *Hypericum perforatum* L. seed germination: Interpopulation variation and effect of light, temperature, presowing treatments and seed desiccation // Genet. Resour. and Crop Evol., 2006. Vol. 53. № 6. P. 1187–1198.

Harper J.L. Population biology of plants. L.-N.- Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.

Kazlauskas S., Bagdonaite E. Quantitative analysis of active substances in St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.) by the high performance liquid chromatography method // J. Medicina (Kaunas), 2004. Vol. 49. № 10. P. 975–981.

Kirakosyan A., Gibson D., Sirvent T. A comparative study of *H. perforatum* plants as sources of hypericin and hyperforins // J. Herbs, Spices and Med. Plants, 2003. Vol. 10. № 4. P. 73–88.

Liu F.F., And C. Y., Heinze T.M. et al. Evaluation of major active components in St. John's Wort dietary supplements by highperformance liquid chromatography with photodiode array detection and electrospray mass spectrometric confirmation // J. Chromatogr. A., 2000. Vol. 888. P. 85–92.

Mahady G.B., Fong H.S., Farnsworth N.R. Botanical dietary supplements: quality, safety and efficiency. Tokyo, 2001.

Meruelo D., Davvie G., Lavie D. Therapeutic agents with dramatic antitumor activity and little toxicity at effective doses: aromatic polycyclic diones hypericin and pseudohypericin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1988. Vol. 85. № 14. P. 5230–5234.

Murch S.J., Saxena P.K. St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.): Challenges and strategies for production of chemically consistent plants // Can. J. Plant Sci., 2006. Vol. 86. № 3. P. 765–771.

Patouka L. The chemistry, pharmacology and toxicology of the biologically active constituents of the herb of *Hypericum perforatum* L. // J. Applied Biomed., 2003. № 1. P. 61–70.

Paweiczak A., Bartosz R., Pelc M. Micropropagation of St. John's Wort (*Hypericum perforatum* L.) // Ann. Warsaw Agr. Univ. SGGW. Hort., 2004. № 25. P. 3–9.

Soelberg J., Jurgensen L. and Anna K. Jøger. Hyperforin accumulates in the translucent glands of *Hypericum perforatum* // Annals of Botany, 2007. Vol. 99. P. 1097–1100.

Smelcerovic A., Spiteller M., Ligon A. et al. Essential oil composition of *Hypericum* L. species from Southeastern Serbia and their chemotaxonomy // Biochemical Systematics and Ecology, 2007. Vol. 35. P. 99–113.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 p.

Walker L., Sirvent T., Gibson D. et al. Regional differences in hypericin and pseudohypericin concentrations and five morphological traits among *Hypericum perforatum* plants in the northwestern United States // Canad. J. Bot., 2001. Vol. 79. № 10. P. 1248–1255.

Wenzel E. Über die Behandlung depressiver Krankheitsbilder mit Hypericin // Z. Ges. Innere Med., 1959. Bd. 14, H. 20. P. 954–957.

Zdunic, G. Godevac, D. Milenkovic et al. Evaluation of *Hypericum perforatum* L. oil extracts for anti-inflammatory and gastroprotective activity in rats // Phytother Res., 2009. Vol. 23. № 11. P. 1559–1564.

Приложение

Метеорологические условия вегетационных сезонов, 2004–2011 гг.

| Год | Месяц | | | | | Среднее (или сумма) за май-сентябрь |
|--------------------------------------|-------|------|------|--------|----------|---|
| | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | |
| Средняя температура воздуха, °С | | | | | | |
| Норма | 7.6 | 14.1 | 16.6 | 14.0 | 7.8 | 12.0 |
| 2004 | 9.2 | 13.2 | 19.8 | 14.0 | 9.2 | 13.1 |
| 2005 | 12.2 | 13.4 | 17.2 | 15.6 | 9.9 | 13.7 |
| 2006 | 10.7 | 18.2 | 15.1 | 14.3 | 9.0 | 13.5 |
| 2007 | 9.3 | 11.5 | 19.1 | 16.4 | 9.0 | 13.1 |
| 2008 | 6.4 | 14.6 | 19.1 | 13.9 | 6.7 | 12.1 |
| 2009 | 8.7 | 14.5 | 16.1 | 13.8 | 11.6 | 12.9 |
| 2010 | 13.1 | 14.0 | 20.4 | 15.8 | 8.0 | 14.3 |
| 2011 | 10.8 | 15.9 | 20.1 | 13.0 | 9.2 | 13.8 |
| Сумма эффективных температур (>5 °С) | | | | | | |
| Норма | 236 | 423 | 515 | 434 | 234 | 1842 |
| 2004 | 275 | 396 | 613 | 420 | 275 | 1979 |
| 2005 | 365 | 403 | 513 | 472 | 299 | 2052 |
| 2006 | 291 | 547 | 443 | 414 | 270 | 1965 |
| 2007 | 274 | 345 | 578 | 494 | 271 | 1962 |
| 2008 | 191 | 440 | 572 | 419 | 202 | 1824 |
| 2009 | 263 | 435 | 483 | 416 | 348 | 1945 |
| 2010 | 406 | 421 | 637 | 484 | 240 | 2188 |
| 2011 | 339 | 477 | 627 | 401 | 277 | 2121 |
| Сумма осадков, мм | | | | | | |
| Норма | 44 | 53 | 74 | 69 | 59 | 299 |
| 2004 | 79 | 75 | 44 | 127 | 77 | 402 |
| 2005 | 32 | 52 | 55 | 54.9 | 41 | 235 |
| 2006 | 63 | 52 | 81 | 38 | 78 | 312 |
| 2007 | 89 | 34 | 149 | 53 | 41 | 366 |
| 2008 | 58 | 40 | 88 | 158 | 53 | 397 |
| 2009 | 44 | 127 | 80 | 62 | 77 | 390 |
| 2010 | 36 | 97 | 30 | 50 | 36 | 249 |
| 2011 | 47 | 33 | 61 | 36 | 84 | 261 |

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|-----|
| ВВЕДЕНИЕ | 3 |
| Глава 1. РАЙОН, УСЛОВИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ | 6 |
| 1.1. Характеристика природно-климатических условий района интродукции | 6 |
| 1.2. Метеорологические условия в годы проведения исследований | 8 |
| 1.3. Материал и методика исследований | 11 |
| Глава 2. <i>HYPERICUM PERFORATUM</i> L. В СИСТЕМЕ РОДА <i>HYPERICUM</i> L.: ОПЫТ ОСВОЕНИЯ ЕГО РЕСУРСНОГО ПОТЕНЦИАЛА | 17 |
| 2.1. Ботанико-географическая характеристика <i>Hypericum perforatum</i> | 17 |
| 2.2. Опыт изучения биологии <i>Hypericum perforatum</i> в природе и культуре | 21 |
| 2.3. Химический состав и практическое использование | 31 |
| Глава 3. ВНУТРИВИДОВАЯ ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ <i>HYPERICUM PERFORATUM</i> | 40 |
| Глава 4. ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА <i>HYPERICUM PERFORATUM</i> В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ | 47 |
| Глава 5. БИОЛОГИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ <i>HYPERICUM PERFORATUM</i> | 56 |
| 5.1. Зимостойкость | 56 |
| 5.2. Сезонный ритм развития | 59 |
| 5.3. Динамика роста | 63 |
| 5.4. Побегообразование | 74 |
| 5.5. Семенное воспроизводство | 81 |
| Глава 6. ПРОДУКТИВНОСТЬ И БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЫРЬЕВОЙ ФИТОМАССЫ <i>HYPERICUM PERFORATUM</i> | 89 |
| 6.1. Сырьевая продукция | 89 |
| 6.2. Изменчивость содержания биологически активных веществ (нафтодиантроновых пигментов и флавоноидов) | 98 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 105 |
| ЛИТЕРАТУРА | 108 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ | 119 |

Научное издание

Эльмира Элизбаровна Эчишвили
Надежда Васильевна Портнягина
Василий Витальевич Пунегов
Клавдия Степановна Зайнуллина

ЗВЕРОБОЙ ПРОДЫРЯВЛЕННЫЙ (*HYPERICUM PERFORATUM* L.)
В КУЛЬТУРЕ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Рекомендовано к изданию
ученым советом Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Президиумом УрО РАН

Редактор О.А. Гросу
Компьютерная верстка Е.А. Волкова

Подписано в печать 31.07.2014. Формат 60x90^{1/16}. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 7.5 + вклейка 0.5. Уч.-изд. л. 7.5. Тираж 300 экз. Заказ

Адрес типографии ...



Коллекция *Hypericum perforatum*, растения третьего года жизни,
14.08.2006 г.



Коллекция *Hypericum perforatum*, растения четвертого года жизни, 1.08.2007 г.



Коллекция *Hypericum perforatum*, растения пятого года жизни, 15.07.2008 г.



Коллекция *Hypericum perforatum*, растения пятого года жизни, 29.07.2008 г.



Коллекция *Hypericum perforatum*, растения шестого года жизни, 28.07.2009 г.



Начало отрастания растений *Hypericum perforatum*, 2.05.2006 г.



Начало цветения растений *Hypericum perforatum* второго года жизни, 6.07.2005 г.



Цветущее растение *Hypericum perforatum* сорта Золотодолинский, 10.07.2006 г.



Цветущее растение *Hypericum perforatum* пятого года жизни, 15.07.2008 г.



Цветущее растение *Hypericum perforatum* шестого года жизни, 28.07.2009 г.



Начало плодоношения растений *Hypericum perforatum*, 30.07.2009 г.



Массовое плодоношение растений *Hypericum perforatum*, 7.09.2007 г.



Корневая система растения *Hypericum perforatum* пятого года жизни, 16.07.2008 г.



Растение *Nureliscum perfoliatum* третьего года жизни (самосевное) с корневым отпрыском (↓).



Растение *Nureliscum perfoliatum* шестого года жизни (наиболее старая часть), 8.08.2009 г.