На правах рукописи

Тукмачева Елена Васильевна

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *ADENOPHORA* FISCHER НА КУЗНЕЦКОМ АЛАТАУ

03.00.05 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск 2009

Работа выполнена на кафедре ботаники, физиологии растений и растительных ресурсов ГОУ ВПО «Томский сельскохозяйственный институт» филиал Новосибирского государственного аграрного университета и в лаборатории флоры и растительных ресурсов ОСП «НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Некратова Наталья Алексеевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Куприянов Андрей Николаевич

кандидат биологических наук, ст. науч. сотр.
Амельченко Валентина Павловна

Ведущая организация: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск)

Защита состоится «8» октября 2009 года в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Факс: (3822) 529853, 529601.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: г. Томск, пр. Ленина, 34 а.

Автореферат разослан «___» _____ 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук В. П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Представленное исследование по роду *Adenophora* Fischer Бубенчик является ресурсоведческой работой, выполненной методом родовых комплексов, широко используемым в разных ботанических направлениях [Попов, 1929 ; Минаева, 1965 ; Положий, 1973, 2000 ; Русанов, 1974 ; Курбатский, 1984 ; Фризен, 1988 ; Зуев, 1991 ; Михайлова, 1993 ; Пошкурлат, 2000 ; Высочина, 2004 ; Амельченко, 2006 ; Байков, 2007].

Работа основана на идее Н. И. Вавилова [1920] о том, что мобилизация природных растительных ресурсов должна базироваться на фундаментальных исследованиях полезных растений, направленных на установление «границ» видов, видовой изменчивости по морфологическим, биологическим и физиологическим признакам, а также на получении знаний об ареалах и экологических условиях на современном этапе и во время формирования таксонов.

Род *Adenophora* относится к наиболее сложным группам в систематическом отношении, что установил еще Н. И. Коржинский [Korshinsky, 1894] и позднее подтвердили сибирские ботаники [Ревердатто, 1935 ; Крылов, 1949 ; Положий, 1979]. Специального изучения изменчивости рода *Adenophora* на Кузнецком Алатау не проводилось.

Разнообразие рода увеличивается к востоку от Енисея. В равнинной части Западной Сибири и в Европе произрастает один вид – *A. lilifolia,* в Забайкалье – 5 [Олонова, 1996], на Дальнем Востоке – 7 [Шретер, 1966]. На Кузнецком Алатау отмечено 7 видов рода *Adenophora* [Некратов, Некратова Н. А., Некратова А. Н., 2002 а, 2002 б].

Виды рода *Adenophora* представляют большой практический интерес как перспективные лекарственные растения, содержащие сапонины (тритерпеновые, стероидные), флавоноиды и другие биологически активные вещества (БАВ). Бубенчики применяются в традиционной медицине (Китай, Монголия, Тибет, Корея, Япония), особенно в гомеопатии [Теслов, 1991], а также введены в фармакопею КНР [Шретер, Валентинов, Наумова, 2004]. Они имеют широкий спектр фармакологической активности (отхаркивающая, противосудорожная, противоязвенная, противоопухолевая и др.). В народной медицине Сибири виды рода *Adenophora* широко используются как общеукрепляющие и повышающие иммунитет средства. Биохимический состав, а также биологическая активность подземных и особенно надземных органов бубенчиков изучены до сих пор недостаточно. Кроме того, введение в научную медицину новых ценных лекарственных растений является актуальным в связи с сокращением видового состава последних в рамках Российской Федерации по сравнению с территориями бывшего СССР [Пименова, 1979].

Ресурсные исследования определенного рода предваряют уточнение видового состава и изучение распространения видов в данном регионе.

На начальном этапе ресурсного изучения видов определяют наличие природной сырьевой базы, рассматривают возможности рационального использования природных популяций сырьевых видов. Для решения этих вопросов требуется изучение эколого-биологических особенностей дикорастущих сырьевых растений в целях разработки режима заготовки, обеспечивающего восстановление природных популяций после изъятия сырья [Методические указания … , 1988 ; Некратова, Некратов, Михайлова, Серых, 1991 ; Некратова, Некратов, 2005]. Кроме того, знание экологии и биологии видов позволяет рекомендовать меры охраны, а

также прогнозировать результаты введения в культуру. Специальные исследования по экологии и биологии видов рода *Adenophora* в природных популяциях на Кузнецком Алатау до сих пор не проводились. В литературе не отмечено изучение природных ресурсов видов рода *Adenophora.*

На Кузнецком Алатау бубенчики встречаются с невысоким обилием. В природных условиях эти растения малопродуктивны, к тому же, заготовки подземной массы бубенчиков населением приводят к снижению численности и уничтожению популяций. Весьма актуальным является изучение этих видов при введении в культуру. В культуре эти виды изучены до сих пор недостаточно.

Работа выполнена в рамках научных тем отдела экологии и лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИ ББ ТГУ (проект № 01-04-49703, 02-04-63115).

Цель и задачи исследования. Целью работы явилось изучение эколого-биологических особенностей видов рода *Adenophora* на Кузнецком Алатау в связи с вопросами использования, охраны и интродукции. Для выполнения цели были поставлены следующие задачи:

1) уточнение видового состава и составление конспекта рода *Adenophora* в пределах Кузнецкого Алатау;
2) исследование изменчивости видов рода;
3) проведение ботанико-географического анализа;
4) изучение экологии и ценокомплексов видов рода *Adenophora*;
5) исследование биологических особенностей видов рода *Adenophora* на популяционном уровне;
6) изучение ресурсов и получение базовых ресурсных характеристик видов;
7) разработка экспресс-методов определения массы сырья с единицы площади условно промысловых видов;
8) изучение возможностей введения в культуру видов рода *Adenophora* на юге Томской области.

Материалы и методика работы. Объект исследований – виды рода *Adenophora,* распространенные на Кузнецком Алатау.

Работа выполнена на основе материалов, собранных автором в ходе маршрутных и полустационарных исследований в течение четырех полевых сезонов (2003–2006 гг.) (Рисунок 1) и обработки гербарных коллекций Гербария им. П. Н. Крылова ТГУ (г. Томск, TK), Гербария ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск, NS), лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИ ББ ТГУ (г. Томск), Института экологии человека СО РАН (г. Кемерово). Всего обработано около 1200 гербарных образцов.

В целом, собрано более 300 гербарных листов по роду и использовано около 230 геоботанических описаний.

Составлен конспект рода с использованием флористических сводок [«Флора Западной Сибири», 1949 ; «Флора СССР», 1957 ; «Флора Красноярского края», 1979 ; «Флора Сибири», 1996 ; «Конспект флоры Внешней Монголии», 1996 ; «Каталог флоры Республики Хакасия», 1999]; монографической работы по роду С. И. Коржинского [1894]. Составлены точечные карты ареалов видов на Кузнецком Алатау.

Изучение фенотипической изменчивости проводили в популяциях и на биологических профилях. При изучении фенотипической изменчивости методологической основой исследования явились работы Н. И. Вавилова [1920], Ю. П. Кожевникова [1987, 1988, 1989], Н. А. Некратовой [1995] и др.

О внутривидовой изменчивости и границах видов судили на основании соотношения фенотипов по большинству диагностических признаков в пределах указанной территории, не прибегая к гибридологическому анализу [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973]. В популяциях для каждого признака выявлены все (обычно 2–3) «выражения». Понятие «выражение» признака принято по трактовке Ю. П. Кожевникова [1987, 1988, 1989]. Наличие в локальных популяциях трех выражений одного признака (например, край зубцов чашечки у видов рода *Adenophora* может быть цельным, зубчатым или промежуточным) связывали с тремя аллельными вариантами гена и кодоминированием аллелей в гетерозиготе. Формы, различающиеся по выражениям одного признака, считали не самостоятельными видами, а аллеломорфами в понимании Ю. П. Кожевникова [1987, 1988, 1989].

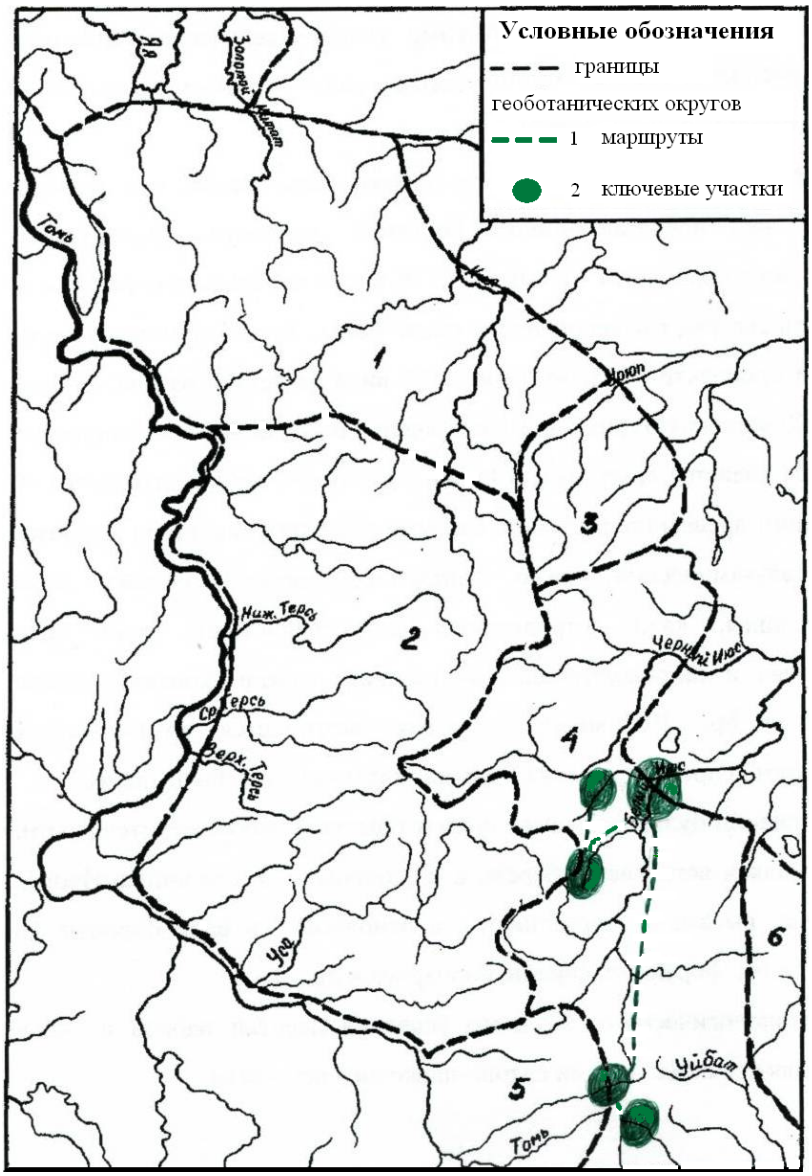


Рисунок 1 – Карта-схема ботанико-географического районирования Кузнецкого Алатау и района исследований

Геоботанические округа: 1 – Барзасский таежный; 2 – Кузнецко-Алатауский высокогорный; 3 – Северо-Кузнецко-Алатауский низкогорный темнохвойно-светлохвойный; 4 – Восточно-Кузнецко-Алатауский среднегорный темнохвойно-светлохвойный; 5 – Балыксинский горный черневой; 6 – Батеневский низкогорный лесостепной.

С целью изучения изменчивости была составлена сводная таблица рядов фенотипической изменчивости по 17 морфолого-биологическим признакам и их выявленных выражений для видов рода *Adenophora*. На основании установленных морфологических отличий получена дендрограмма сходства 7 видов с помощью проведения процедуры кластерного анализа, представленной в пакете «Statistica for Windows ver. 6.0». О сходстве видов судили по величине относительного фенотипического расстояния между ними.Для четырех видов была рассчитана внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость по двум вегетативным признакам – высоте побега и ширине листа и двум генеративным признакам – длине венчика и длине нектария.

Ботанико-географический анализ, включающий хорологический и поясно-зональный, выполнен по классическим методикам [Малышев, 1965 ; Положий, 1965 ; Ревушкин, 1988 ; Седельников, 1988 ; и др.].

Структура ценокомплексов видов выявлена на основе анализа геоботанических описаний. Использована классификация растительности Хакасии и Кемеровской области [Куминова, 1950, 1976] и классификация высокогорной растительности Алтае-Саянской горной области [Седельников, 1988]. Экологическая оценка местообитаний по факторам увлажнения – У (120 ступеней), богатства и засоленности почв – БЗ (30 ступеней), пастбищной дигрессии – ПД (10 ступеней) проведена методом стандартных экологических шкал Л. Г. Раменского [1938]. Величина каждого экологического фактора рассчитывалась на основании ступеней, установленных И. А. Цаценкиным для гор Средней Азии, Алтая и Урала [1967]. Отнесение вида к высотному поясу проведено по шкале высотности – В (15 ступеней), предложенной для Алтае-Саян Н. А. Некратовой [Некратова, Некратов, 2005]. Для каждого вида составлена экологическая формула для оптимальных местообитаний. Кроме того, получено представление об экологической амплитуде видов по экологической характеристике ценокомплекса в целом [Цаценкин, 1967 ; Прокопьев, 2001]. По экологическим факторам судили об экологических группах видов. Классификация экологических групп принята по Е. П. Прокопьеву [2001].

Изучение биологических особенностей проведено на популяционном уровне по общепринятым методикам. При изучении жизненных форм видов рода *Adenophora* использовали классификации Гризебаха [Grisebach, 1872], Раункиера [Raunkiaer, 1905], В. Н. Голубева [1965], И. Г. Серебрякова [1964], Л. П. Рысина и Г. П. Рысиной [Рысин, Рысина, 1987]. При описании полного онтогенеза особей использовали периодизацию онтогенеза, предложенную Т. А. Работновым [1950], дополненную А. А. Урановым [1975] и его учениками [Ценопопуляции растений … , 1976, 1988 ; Онтогенетический атлас ... , 2000]. Ритмы сезонного развития особей определяли по методикам И. Г. Серебрякова [1954], В. Н. Голубева [1965] и др. Описание возрастной структуры популяций бубенчиков проводилось путем составления возрастных спектров [Ценопопуляции растений … , 1976, 1988]. Семенная продуктивность изучалась по общепринятой методике [Вайнагий, 1974]. Также получено представление о стратегии жизни на основе идей Л. П. Раменского [1938] и Т. А. Работнова [1983]. Всего изучено 39 ценопопуляций бубенчиков в разных эколого-ценотических условиях.

Количественное определение основных БАВ (дубильные вещества, флавонолы, катехины, сапонины, кумарины, алкалоиды, сахара, пектины) по общепринятым методикам проведено в лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск).

Выявление фитоэкдистероидов осуществлено в лаборатории фитохимии СБС Томского государственного университета (г. Томск).

Проведена рекогносцировочная оценка ресурсов изучаемых видов по шкале ориентировочного определения запасов сырья (глазомерной таксации). Для анализируемых видов была изучена масса сырья с единицы площади в ассоциациях ценокомплексов способом моделей [Методические указания ... , 1988]. Для разработки экспресс-методов изучена зависимость между морфологическими признаками – высотой, диаметром и массой сырья 1 модели (генеративного побега). Для оценки степени зависимости (тесноты связи) между изменяющимися признаками использовали корреляционный анализ [Лакин, 1980 ; Шмидт, 1984]. Были рассчитаны уравнения регрессии и составлены графики для *A. coronopifolia, A. lamarckii, A. lilifolia, A. stenanthina*, позволяющие установить сырьевую массу одного побега по выделенным морфологическим признакам.

Цифровые данные были обработаны в программе «Statistica for Windows ver. 6.0». Величину изменчивости по всем изученным показателям определяли на основании коэффициента вариации (V, %). Уровни варьирования признаков приняты по Г. Н. Зайцеву [1973]: V>20,0 % – высокий, V=11,0–20,0 % – средний, V<11,0 % – низкий.

Защищаемые положения. Видовой состав, географические, эколого-ценотические и биологические особенности видов рода *Adenophora*.

Научная новизна. Впервые на Кузнецком Алатау проведено комплексное исследование рода *Adenophora*, включающее изучение эколого-ценотической приуроченности видов, ценопопуляционных характеристик, а также изменчивости видов. Выявлены диапазоны экологических условий местообитаний видов. Определены характеристики оптимальных экологических условий видов, составлены экологические формулы и установлены экологические группы по 4 шкалам. В природных условиях изучен онтоморфогенез видов, особенности размножения, возрастной состав популяций. Уточнен биохимический состав 5 видов рода *Adenophora*. Получены базовые ресурсные показатели для четырех видов. Доказана возможность введения в культуру *A. coronopifolia* на юге Томской области.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты данного исследования вносят вклад в познание рода *Adenophora* в целом. На основе всестороннего анализа расширены представления об экологии и биологии видов рода *Adenophora*. Получены статистические данные об изменчивости видов.

Итоги работы могут служить дополнением в фундаментальные теоретические разделы экологии и ботаники: учение о структурно-морфологических особенностях биоморф, учение о ценопопуляциях, об экологических нишах видов.

Основные результаты исследования используются при чтении лекций по экономической ботанике, учету растительных ресурсов, практической ботанике в Томском сельскохозяйственном институте, при создании интродуцированных популяций видов на участке лекарственных растений.

Полученные данные о ресурсах видов рода *Adenophora* на Кузнецком Алатау важны в практическом отношении, могут быть использованы в охране редких и эндемичных видов. Эти материалы будут переданы в комитеты экологии Кемеровской области и Республики Хакасии.

Апробация работы и публикации. Основные результаты работы были представлены и обсуждены на региональных научно-практических конференциях «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве,

растениеводстве и экономике» (Томск, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008); III Международной научной конференции, посвящённой 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2005); IV Международной научно-практической конференции молодых ученых, посвященной 70-летию НГАУ «Современные тенденции развития аграрной науки в России» (Новосибирск, 2006).

Научные публикации. По теме диссертации опубликовано 13 печатных работ, в том числе, 1 в реферируемом журнале.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, 2 приложений. Работа изложена на 199 страницах, включает 53 рисунка и 66 таблиц. Список литературы содержит 197 наименований, из них 13 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю доктору биологических наук, профессору Некратовой Наталье Алексеевне за неоценимую помощь и постоянную поддержку в написании работы.

За помощь, поддержку и консультации автор благодарит доктора биологических наук, профессора Гурееву Ирину Ивановну; доктора биологических наук, профессора Олонову Марину Владимировну; сотрудников кафедры ТППР и ботаники ТСХИ НГАУ, кафедры ботаники и Гербария им. П. Н. Крылова ТГУ.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Природные условия района исследований

Кузнецкий Алатау – горный район на юге Сибири, входит в состав Алтае-Саянской горной области, являясь частью Кузнецко-Салаирской провинции [Алтае-Саянская горная область, 1969 ; Физическая география …, 1976 ; Олюнин, 1975 ; Рельеф …, 1988]. Западный макросклон Кузнецкого Алатау находится в пределах Кемеровской области, восточный – в Республике Хакасии.

Кузнецкий Алатау расположен внутри обширного Азиатского материка. Это предопределяет континентальность климата на большей части Кузнецкого Алатау [Шпинь, 1980]. Климат западного макросклона – влажный, более мягкий, на восточном макросклоне – более континентальный. В каждом конкретном районе климат определяется ориентацией макросклона и ландшафтным типом климата, а также местными условиями [Чижикова, 1972 ; Куминова, Чижикова, Танзыбаев, 1976 ; Шпинь, 1980].

На Кузнецком Алатау выделены 2 почвенные провинции: влажная западная и континентальная восточная [Петров, 1952]. Изучение приуроченности растительности к определенным почвам проведено Н. И. Ильиных [1970] и С. С. Трофимовым [1975].

По схеме ботанико-географического районирования Сибири Кузнецкий Алатау относится к Алтайско-Саянской ботанико-географической макропровинции [Шумилова, 1962]. На Кузнецком Алатау по характеру растительности выделяются следующие пояса: лесостепной, лесной (подтаежный, черневой, таежный) и высокогорный (субальпийский и горно-тундровый) [Куминова, 1976 ; Седельников, 1988].

Геоботаническое районирование растительности принято на основании работ А. В. Куминовой [1950] и в соавторстве с Ю. М. Маскаевым [Куминова, Маскаев, 1976] (Рисунок 1).

Глава 2. Степень изученности рода *Adenophora* Fischer

Род *Adenophora* включает около 70 видов. Основное число видов этого рода (около 66) встречается в Китае, Манчжурии, Японии, частично в Монголии, из них эндемичных японских, корейских и китайских видов около 50 [Ревердатто, 1935 ; Федоров, 1957].

В систематическом отношении род *Adenophora* считается очень сложным. Впервые на выраженную изменчивость видов этого рода обратил внимание С. И. Коржинский [1894]. В своих работах В. В. Ревердатто [1935], В. Н. Сукачев [1940], А. В. Положий [1979] также обращали внимание на изменчивость видов *Adenophora*. Изменчивость видов связывают с явлением межвидовой гибридизации [Korshinsky, 1894].

Род *Adenophora* в целом имеет значительный ареал, протянувшийся от Средней Европы до берегов Тихого океана в Японии и Китае [Шулькина, 1978, 1988 ; Колаковский, 1994]. Виды рода *Adenophora* произрастают, главным образом, в Восточной Азии (Китае, Японии) и Восточной Сибири. Кроме того, встречаются в Гималаях, Тибете, Монголии и Западной Сибири. На основании большого числа близких форм и совместного произрастания установлено, что *Adenophora* относится к числу молодых родов, еще находящихся в стадии интенсивного развития [Korshinsky, 1894]. В понимании центра видового разнообразия видов существует несколько точек зрения. По данным, приведенным в монографии «Untersuchungen uber die russischen *Adenophora* – Arten» [Korshinsky, 1894], во «Флоре СССР» [Федоров, 1957], «Флоре Западной Сибири» [Крылов, 1949], «Флоре Сибири» [Олонова, 1996] и в других публикациях [Ревердатто, 1935 ; Шретер, 1966] центром видового разнообразия рода *Adenophora* считается Восточная Азия (Китай, Манчжурия, Япония, отчасти Монголия). Своеобразные условия хакасских степей привели к тому, что здесь образовался небольшой вторичный центр видообразования рода *Adenophora* [Ревердатто, 1935].

Биологические особенности видов рода *Adenophora* слабо изучены. Некоторые вопросы биологии отражены в работах Т. В. Шулькиной [1978, 1984, 1988], В. Н. Голубева [1965], С. В. Боронниковой [1995, 1998, 1999], А. Б. Безделевой и Т. А. Безделевой [2006].

Бубенчики относятся к перспективным растениям с точки зрения введения в научную медицину. Имеются данные о применении видов *Adenophora* в народной и традиционной медицине. Отмечено, что виды применяются при заболеваниях желудочно-кишечного тракта, при нервных заболеваниях, при простудах и кашле, при стенокардии, атеросклерозе, анемии, импотенции. Они используются как противоязвенное, седативное и противосудорожное, как общеукрепляющее, тонизирующее и гемостатическое средство [Куваев, Блинова, 1961 ; Барнаулов, Маничева, Теслов, 1984 ; Теслов, 1991 ; Теслов, Блинова, 1998]. В Фармакопеи КНР 2000 года [Шретер, Валентинов, Наумова, 2004] используются корни трех видов бубенчиков – *A. triphylla* (Thunb.) A. DC., *A. verticillata* Fisch. и *A. stricta* Mig. – при бронхите, туберкулезе легких, гипертонической болезни, как отхаркивающее, жаропонижающее, антитоксическое, общеукрепляющее, ранозаживляющее и противоопухолевое средство. В народной медицине Сибири активность бубенчиков нередко сравнивается с активностью женьшеня.

В литературе приводятся общие сведения о наличии отдельных групп БАВ [Теслов, 1991 ; Плеханова, Алимбаева, Никитина, Судницина и др., 1965 ;

Пономарчук, 1970 ; Пономарчук, 1972 ; Пономарчук, Уланова, 1977 ; Теслов, Блинова, 1998 ; Максимова, Кулеш, Горовой, 2002].

Исследования природных ресурсов видов рода *Adenophora* не проводились. Бубенчики выращивают в ботанических садах европейской части России, Урала, Сибири и Дальнего Востока [Мамаева, Левченко, Шагеева, 1986 ; Андреева, 2008 ; Аденофора, или бубенчик (http://flower.onego.ru/other/adenopho.html), 2009].

Глава 3. Систематика, изменчивость и география видов рода *Adenophora*

3.1 Конспект видов. В результате наблюдений в природе и изучения гербарных коллекций составлен конспект рода. Для каждого таксона приведена полная номенклатурная цитата, первоисточник описания, характеристика местообитания, частоты встречаемости, распространения на Кузнецком Алатау, а также общее распространение.

На Кузнецком Алатау установлено семь видов и три разновидности рода *Adenophora* (*A. coronopifolia* Fischer, *A. golubinzevaeana* Reverd., *A. lamarckii* Fischer, *A. lilifolia* (L.) A. DC., *A. rupestris* Reverd., *A. stenanthina* (Ledeb.) Kitag., *A. tricuspidata* (Fischer ex Schultes) A. DC., *A. coronopifolia* Fischer var. *lineare* Freyn, *A. coronopifolia* Fischer var. *longicepala* Reverd., *A. coronopifolia* Fischer var. *puberula* Reverd.).

3.2 Изменчивость видов. Изменчивость морфологических признаков бубенчиков, как отмечают многие исследователи рода, очень велика, в том числе, предположительно, из-за межвидовой гибридизации [Korshinsky, 1894 ; Ревердатто, 1935 ; Сукачев, 1940 ; Положий, 1979 ; Олонова, 2007].

Изучение сходства видов с применением кластерного анализа показало наличие двух групп сходных видов. Одну группу близких видов образуют *A. golubinzevaeana*, *A. lamarckii* и *A. lilifolia* на уровне сходства 1,0–1,3 относительных единиц. Вторую группу образуют *A. coronopifolia* с *A. coronopifolia var. lineare* и *A. rupestris* на уровне около 2,3 относительных единиц (Рисунок 2).

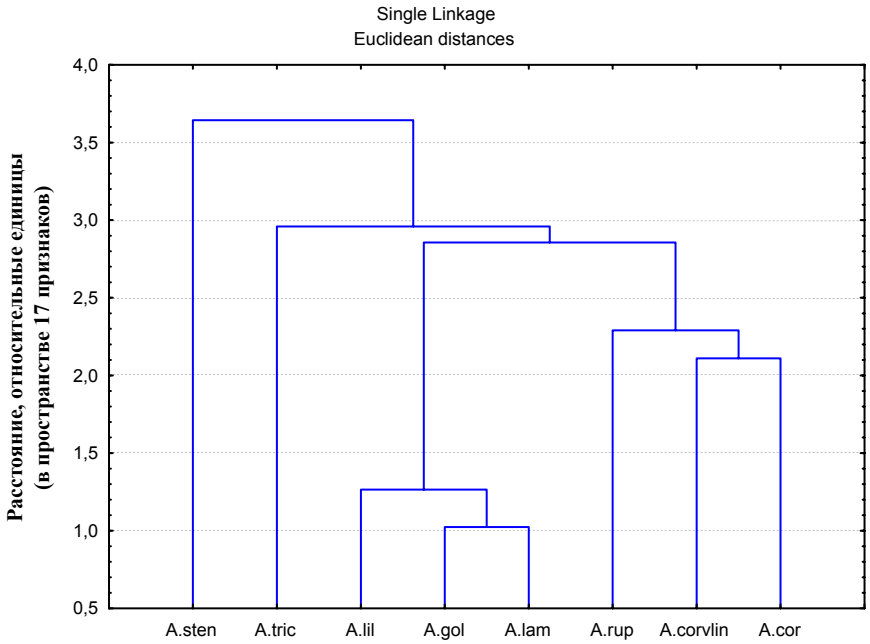


Рисунок 2 – Дендрограмма сходства между некоторыми видами рода *Adenophora*
A.cor.vlin – *A. coronopifolia* var. *lineare*.

Обособленное место занимает *A. tricuspidata* на расстоянии около 2,9 относительных единиц. И совершенно особое место занимает *A. stenanthina*, имея достаточно отдаленное сходство со всеми остальными изученными видами на уровне 3,6 (Рисунок 2). Выделенные группы сходства, на наш взгляд, достаточно объективно отражают существующую на Кузнецком Алатау тенденцию отношений между видами этого рода.

Как показали проведенные расчеты, для видов рода *Adenophora* характерен высокий уровень варьирования количественных (таблица 1) и качественных признаков. Изученные виды варьируют по всем диагностическим признакам (17), в основном, с высоким и средним уровнем изменчивости. К относительно стабильным видам по количественным признакам относятся *A. lilifolia, A. tricuspidata* и *A. stenanthina.* У *A. lilifolia* 4 признака из 7 (длина венчика, длина нектария, длина среднего листа и высота побега), у *A. tricuspidata* 3 признака (длина венчика, длина нектария и длина среднего листа), у *A. stenanthina* 2 признака (длина венчика и длина нектария) имеют средний уровень изменчивости.

К наиболее стабильным количественным признакам относится длина венчика, так как она имеет средний уровень изменчивости у 6 из 7 изученных видов. Наиболее изменчивыми признаками являются длина соцветия, ширина среднего листа, диаметр побега у основания (таблица 1).

Характер варьирования качественных признаков у видов рода *Adenophora* имеет свои особенности. У *A. stenanthina* все качественные признаки относительно стабильны. У *A. lilifolia* и *A. tricuspidata* только 2 из 10 изученных качественных признаков имеют высокий уровень изменчивости, у первого вида – форма венчика и край листовой пластинки, у второго – тип соцветия и листорасположение. У *A. rupestris* отмечено 6 относительно стабильных признаков – форма нектария, форма венчика, соотношение длины столбика и венчика, тип соцветия, форма и край листовой пластинки. У *A. lamarckii* установлено 5 относительно стабильных признаков – форма нектария, соотношение длины столбика и венчика, форма листовой пластинки, листорасположение, опушенность побега. У *A. golubinzevaeana* выявлено 4 более или менее стабильных признака – форма нектария, край зубцов чашечки, край листовой пластинки, опушенность побега. У *A. coronopifolia* 2 относительно стабильных признака – форма нектария и форма венчика.

Таблица 1 – Изменчивость количественных признаков видов рода *Adenophora*

Признаки	Коэффициенты вариации (V, %)						
	1 n=330	2 n=15	3 n=250	4 n=110	5 n=40	6 n=190	7 n=15
1. Высота побега, см	44,34	46,75	22,43	**18,26**	24,21	22,04	42,16
2. Диаметр основания побега, см	24,74	33,96	28,33	25,00	25,00	20,50	–
3. Длина среднего листа, см	24,38	32,76	25,57	**19,11**	23,64	30,98	**14,09**
4. Ширина среднего листа, см	56,25	48,52	29,69	24,12	33,33	60,00	50,00
5. Длина соцветия, см	91,40	64,62	54,64	63,39	91,20	39,61	–
6. Длина венчика, см	**15,88**	**8,82**	**13,68**	**12,11**	22,40	**10,00**	**10,53**
7. Длина нектария, см	24,00	–	25,00	**12,00**	30,00	**16,20**	**15,80**

Примечания: 1. Выделены уровни изменчивости (низкий – жирный подчеркнутый шрифт, средний – жирный шрифт, высокий – обычный шрифт). 2. Приняты обозначения: 1 – *A. coronopifolia*, 2 – *A. golubinzevaeana*, 3 – *A. lamarckii*, 4 – *A. lilifolia*, 5 – *A. rupestris*, 6 – *A. stenanthina*, 7 – *A. tricuspidata*.

Наиболее стабильным качественным признаком видов рода *Adenophora* является форма нектария (вообще не варьирует у всех изученных видов). К относительно стабильным признакам относится соотношение длины столбика и венчика (не варьирует у 6 из 7 изученных видов), а также форма листа и опушенность побега (не варьирует у 5 видов). Остальные признаки стабильны у 4 из 7 изученных видов. При определении видов следует использовать комплекс неварьирующих и средневарьирующих признаков, а также средние арифметические показатели количественных признаков и наиболее часто встречающиеся значения качественных признаков.

На основании изучения изменчивости на разных уровнях: внутрипопуляционной, межпопуляционной и видовой установлено, что первая из них может быть в ряде случаев больше, чем вторая и третья. Это возможно связано не только с гибридизацией между видами, сколько со скрещиванием аллеломорф внутри популяций.

Проведенное изучение месторасположения популяций видов рода на биологических профилях показало, что бубенчики разных видов произрастают относительно близко, что также способствует их гибридизации. По нашим наблюдениям выявлены бубенчики, сочетающие морфологические признаки нескольких видов (предположительно, гибриды): *A. lamarckii* x *A. lilifolia, A. lamarckii* x *A. coronopifolia, A. coronopifolia* x *A. tricuspidata, A. golubinzevaeana* x *A. lamarckii, A. lilifolia* x *A. tricuspidata, A. golubinzevaeana* x *A. lilifolia.*

3.3 Ботанико-географический анализ рода. Все изученные виды рода *Adenophora* связаны в своем распространении с Голарктическим флористическим царством. В пределах этого царства все семь видов встречаются в Циркумбореальной области, пять видов связаны с Ирано-Туранской областью, четыре – с Восточноазиатской и один вид со Средиземноморской флористической областью.

Хорологический анализ показал, что только один вид – *A. lilifolia* – имеет широкий евразийский ареал (казахстано-сибирско-европейский). Остальные виды распространены в пределах Азии. Из них два вида связаны в своем распространении с горами Южной Сибири, Дальним Востоком и Монголией (*A. stenanthina, A. tricuspidata*). *A. stenanthina* отнесена к дальневосточно-южносибирско-монгольским, *A. tricuspidata* – к южносибирско-дальневосточно-монгольским. Ареал *A. coronopifolia* связан с Восточной Азией, горами Южной Сибири и Дальним Востоком (южносибирско-дальневосточно-восточноазиатский). Ареал *A. lamarckii* включает Казахстан, Южную Сибирь и прилегающие районы Монголии (южносибирско-казахстано-монгольский). *A. rupestris* и *A. golubinzevaeana* относятся к эндемикам разного уровня: *A. rupestris* – эндемик южной Сибири и хакасский субэндемик. *A. golubinzevaeana* – эндемик Западного Саяна и Кузнецкого Алатау с единичными местонахождениями в Горном Алтае и Горной Шории.

Выявлены закономерности распространения бубенчиков на Кузнецком Алатау. Четыре вида бубенчиков – *A. coronopifolia, A. golubinzevaeana*, *A. lamarckii* и *A. lilifolia* произрастают на обоих макросклонах Кузнецкого Алатау. *A. rupestris*, *A. stenanthina, A. tricuspidata* отмечены только на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау. *A. lilifolia* распространен в пяти геоботанических округах, *A. coronopifolia* и *A. lamarckii* – в трех геоботанических округах, *A. golubinzevaeana*, *A. stenanthina, A. rupestris* – в двух, *A. tricuspidata* – в одном геоботаническом округе.

Анализ распространения бубенчиков по геоботаническим округам Кузнецкого Алатау показал, что в Барзасском таежном округе произрастает один вид –

A. coronopifolia, в Кузнецко-Алатауском высокогорном округе произрастает три вида бубенчиков – *A. golubinzevaeana, A. lamarckii, A. lilifolia*, в Северо-Кузнецко-Алатауском низкогорном темнохвойно-светлохвойном – *A. lilifolia.* На территории Восточно-Кузнецко-Алатауского среднегорного темнохвойно-светлохвойного – отмечены все семь видов и три разновидности бубенчиков (*A. coronopifolia, A. golubinzevaeana*, *A. lamarckii, A. lilifolia*, *A. rupestris*, *A. stenanthina, A. tricuspidata, A. coronopifolia* var. *lineare, A. coronopifolia* var. *longicepala, A. coronopifolia* var. *puberula*), в Балыксинском горном черневом – *A. lilifolia*, в Батеневском низкогорном лесостепном – *A. coronopifolia, A. lamarckii, A. lilifolia*, *A. rupestris*, *A. stenanthina*.

К широко распространенным видам на Кузнецком Алатау относятся *A. lilifolia* (более 55 выявленных местонахождений), к обычным – *A. lamarckii* (более 50) и *A. coronopifolia* (более 30). *A. stenanthina* является обычным видом только для восточного макросклона (15), *A. golubinzevaeana* встречается изредка (21), *A. tricuspidata* является редким (6), *A. rupestris* (3 выявленных местонахождения) – очень редким видом.

Наиболее широко в пределах Алтае-Саянской горной области распространены *A. coronopifolia* и *A. stenanthina,* отмеченные во всех 6 районах области. На втором месте находится *A. lamarckii,* который распространен в 5 районах Алтае-Саянской горной области. Три остальных вида распространены только в 2 районах Алтае-Саянской горной области: *A. golubinzevaeana* – в Кузнецко-Салаирской провинции и на Западном Саяне, *A. rupestris* и *A. tricuspidata* – в Назаровско-Минусинской межгорной впадине и в Кузнецко-Салаирской провинции.

Все виды рода *Adenophora* приурочены к горам, за исключением *A. lilifolia,* который является горно-равнинным. Три вида являются горно-степными, обитающими в горных степных котловинах (*A. rupestris, A. stenanthina, A. tricuspidata*). *A. coronopifolia* заходит в лесной и лесостепной пояс, является одновременно горно-лесным и горно-лесостепным видом. К собственно горным видам, распространённым преимущественно в лесном и в субальпийском поясе, относятся *A. lamarckii, A. golubinzevaeana*. *A. lilifolia* – горно-равнинный вид, растущий как в горах, так и на равнинах. Имеет эколого-ценотический оптимум в горах.

По поясно-зональной приуроченности пять видов относятся к монтанной группе (*A. coronopifolia, A. rupestris*, *A. stenanthina, A. tricuspidata* – горно-степные виды, *A. lilifolia* – придаточно-монтанный вид). *A. lamarckii, A. golubinzevaeana* относятся к высокогорной группе (монтанно-высокогорные виды).

Глава 4. Ценокомплексы и экология видов рода *Adenophora*

4.1 Ценокомплексы и экология бубенчиков. В результате проведенных исследований установлено, что наиболее разнообразен ценокомплекс у *A. coronopifolia*, который составляют лесные, луговые и степные фитоценозы. Менее разнообразны ценокомплексы у *A. golubinzevaeana, A. lamarckii* и *A. lilifolia*, которые включают лесные и луговые фитоценозы. У *A. stenanthina* и *A. rupestris* ценокомплекс составляют только степные сообщества.

Изученные виды (*A. coronopifolia, A. golubinzevaeana, A. lilifolia, A. lamarckii* и *A. stenanthina)* не образуют плотных ценопопуляций и не являются доминантами. По шкале обилия они относятся к видам, характеризующимся умеренным обилием и являются сопутствующими видами в фитоценозах. Их обилие обычно не превышает 1,5–2,0 % (редко 3,0–5,0 %) проективного покрытия. Только *A. lamarckii* может

выступать в качестве содоминанта (обилие до 15,0 %) на субальпийских лугах в комплексе с субальпийскими редколесьями.

С наибольшим обилием *A. coronopifolia* встречается в остепненных разреженных лиственничных лесах – 2,0 (1,0–3,0) % и на суходольных остепненных лугах – 1,8 (0,1–5,0) % проективного покрытия (умеренное обилие). Умеренно во всех выявленных группах фрагментов ценокомплекса встречается *A. golubinzevaeana,* где среднее обилие вида – 1,5 (0,1–2,0) % проективного покрытия. *A. lamarckii* обильно произрастает на субальпийских лугах на гидроморфных и на автоморфных почвах, где среднее обилие вида составляет 2,7 (0,1–15,0) % проективного покрытия. *A. lilifolia* встречается с умеренным обилием во всех выявленных ассоциациях ценокомплекса. С наибольшим (и примерно одинаковым) обилием вид произрастает в зарослях кустарников *Spiraea media* Franz Schmidt*, S. chamaedrifolia* L., *Rubus idaeus* L. злаково-разнотравных, в черневых злаково-крупнотравных лесах и на лесных разнотравно-злаковых полидоминантных и высокотравных лугах, где обилие вида – 1,3 (0,1–5,0) % проективного покрытия. Во всех выявленных ассоциациях ценокомплекса *A. stenanthina* встречается с умеренным обилием. Изредка может быть обильным видом только в луговых степях – 1,6 (0,5–3,0) % проективного покрытия.

Экологические формулы изученных видов представляют: у *A. coronopifolia* – $В_{12}У_{59}БЗ_{13}ПД_3$; *A. lamarckii* – $В_7У_{65}БЗ_{10}ПД_3$; *A. lilifolia* – $В_{11}У_{64}БЗ_{10}ПД_2$; *A. stenanthina* – $В_{13}У_{52}БЗ_{12}ПД_3$.

Таким образом, по высотности *A. coronopifolia, A. lilifolia* и *A. stenanthina* на Кузнецком Алатау являются видами среднегорного пояса, *A. golubinzevaeana* и *A. lamarckii* – видами субальпийского и верхнегорного пояса. По увлажнению *A. stenanthina* имеет переходный тип увлажнения от гемиксерофита до ксеромезофита, *A. coronopifolia* является ксеромезофитом, *A. lilifolia* имеет переходный тип увлажнения от ксеромезофита к эумезофиту, *A. golubinzevaeana* и *A. lamarckii* – эумезофиты. По шкале богатства и засоленности почв все виды относятся к мезоэутрофофитам, по пастбищной дигрессии – виды произрастают в условиях сенокосной стадии, где влияние выпаса отсутствует.

Сравнительное изучение ценокомплексов у *A. coronopifolia, A. lamarckii, A. lilifolia* и *A. stenanthina* выявило диапазоны экологических условий по отношению к четырем экологическим факторам. Наиболее широкую амплитуду по шкале высотности имеет *A. coronopifolia*, по шкале увлажнения – *A. stenanthina*, по шкалам богатства и засоленности почв и пастбищной дигрессии – *A. lilifolia.* Для четырех изученных видов также определены некоторые экологические условия местообитаний в абсолютных значениях: высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна склонов, а также химические и механические свойства почв (Рисунок 3).

Глава 5. Биологические особенности видов рода *Adenophora*

5.1 Ритмы сезонного развития. По ритмам сезонного развития виды рода *Adenophora* – летнезеленые растения со средне- и позднелетним сроком цветения (июль – август).

5.2 Жизненные формы, онтоморфогенез. По основным биоморфологическим показателям виды рода *Adenophora* относятся к полурозеточным (*A. coronopifolia, A. lilifolia*, *A. lamarckii*, *A. rupestris*, *A. stenanthina*) и безрозеточным (*A. golubinzevaeana, A. tricuspidata*) короткокорневищно-стержнекорневым многолетним травянистым поликарпическим растениям. По жизненной форме – относятся к моноцентрическому типу, к гемикриптофитам, к стержнекорневым короткокорневищным растениям.

В онтогенезе изученных видов рода *Adenophora* представлены все периоды и возрастные состояния. Возрастные состояния сенильного периода кратковременны. Онтогенез имеет длительность в среднем около 15 лет, в отдельных случаях достигая 35 лет и более (*A. lamarckii*). Онтоморфогенез характеризуется сменой типов побега (розеточный → полурозеточный, розеточный → безрозеточный) и листовой серией: от почковидно-сердцевидных черешковых листьев (розеточные побеги) до сидячих, удлиненных, с клиновидным основанием (безрозеточные побеги).

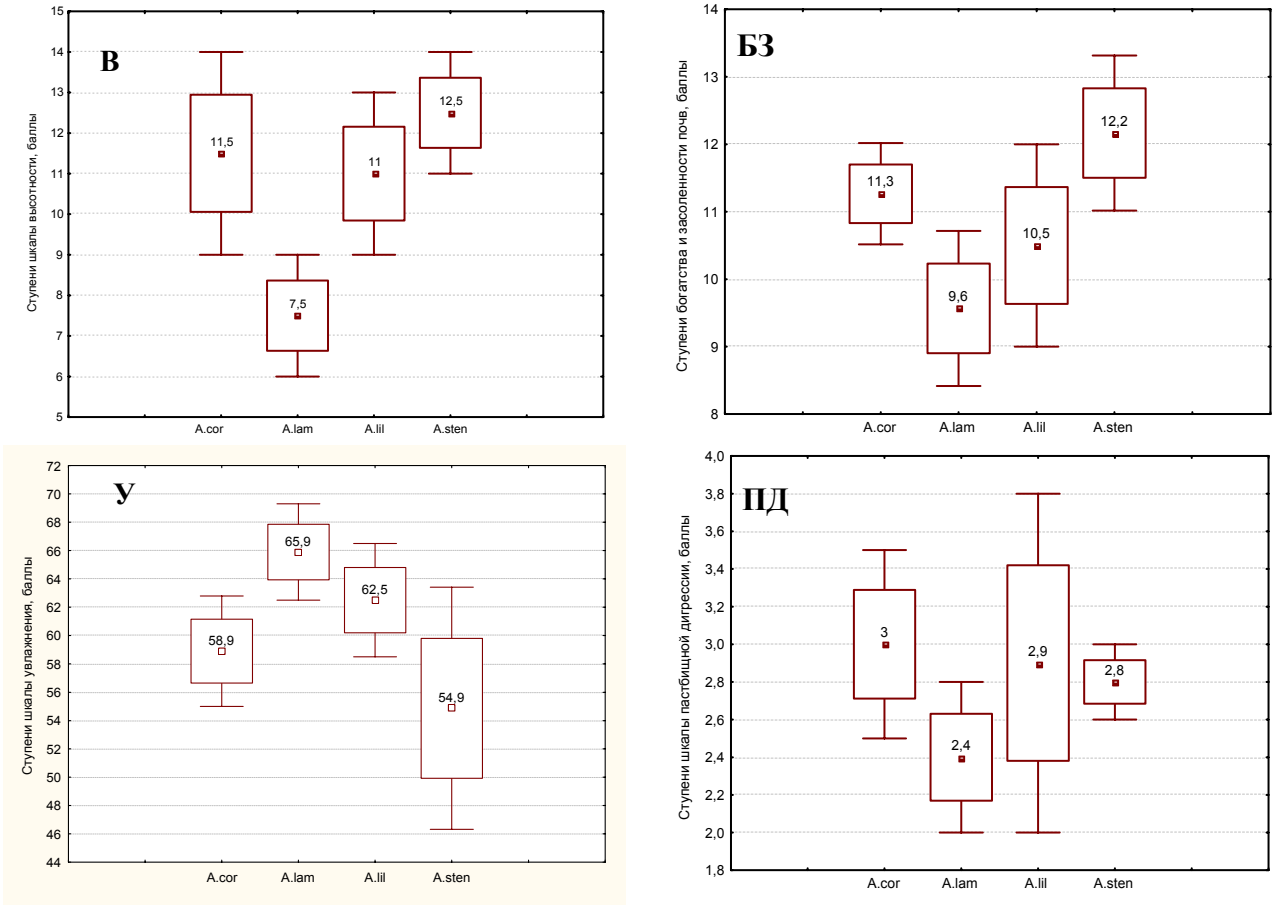


Рисунок 3 – Распределение видов *Adenophora* по шкале высотности, увлажнения, богатства и засоленности почв, шкале пастбищной дигрессии
Приняты обозначения: A.cor – *A. coronopifolia*, A.lam – *A. lamarckii*, A.lil – *A. lilifolia*, A.sten – *A. stenanthina*.

5.3 Размножение. Виды рода *Adenophora* размножаются только с помощью семян. Показатели семенной продуктивности побегов изученных видов рода *Adenophora* являются довольно высокими. Реальная семенная продуктивность (РСП) побега *A. lilifolia* достигает 1218, у *A. stenanthina* – 529, у *A. lamarckii* – 456, у *A. coronopifolia* – 298.

Высокая семенная продуктивность связана, прежде всего, с большим количеством семяпочек в завязи: 127 – у *A. coronopifolia,* 110 – у *A. lilifolia*, 83 – у *A. lamarckii*, 63 – у *A. stenanthina*.

Кроме того, для видов рода *Adenophora* характерен высокий процент плодоцветения: 99,6 – у *A. golubinzevaeana,* 84,0 – у *A. lilifolia*, 79,0 – у *A. lamarckii*, 64,0 – у *A. coronopifolia,* 61,0 – у *A. stenanthina*.

Самые изменчивые элементы семенной продуктивности – количество плодов на побеге и количество семян в коробочке. Результаты исследований показали, что *A. stenanthina* является наиболее изменчивым видом по всем показателям семенной продуктивности. Это свидетельствует о приспособленности вида к условиям обитания.

5.4 Возрастной состав ценопопуляций. Изучение возрастного состава популяций позволило установить, что у четырех видов (*A. coronopifolia, A. lamarckii*, *A. lilifolia*, *A. stenanthina*) ценопопуляции однотипные – нормальные неполночленные. Характер возрастных спектров у изученных видов также однотипный. Возрастные спектры одно- и двухвершинные с максимумом на особях прегенеративного или генеративного периодов. У *A. stenanthina* установлены только двухвершинные возрастные спектры (Рисунок 4).

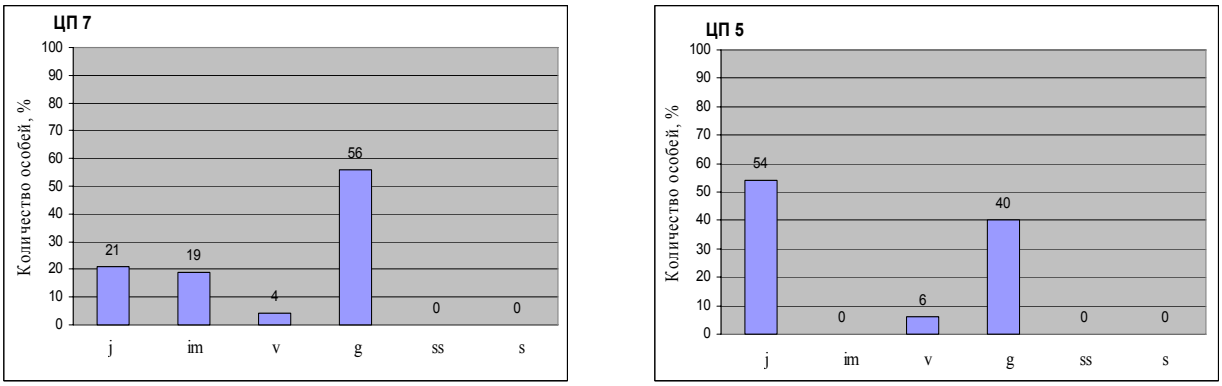


Рисунок 4 – Выявленный возрастной спектр популяций
ЦП 7 – ценопопуляция *A. coronopifolia* в разреженном лиственничном разнотравно-осоковом лесу, ЦП 5 – ценопопуляция *A. lamarckii* в елово-березовом разнотравном лесу.

Разное положение абсолютного максимума и варьирование количественных соотношений возрастных состояний можно объяснить волнообразными процессами возобновления, происходящими в ценопопуляциях. Об успешности самоподдержания ценопопуляций свидетельствует наличие прегенеративных особей и проростков.

По жизненной стратегии изученные виды рода *Adenophora* относятся к патиентам, о чем свидетельствуют плотность и возрастной состав ценопопуляций.

Глава 6. Рациональное использование и охрана природных популяций видов рода *Adenophora.* Возможности введения в культуру

6.1 К изучению биохимического состава некоторых видов рода *Adenophora.* Использование надземной массы вместо подземной является одним из эффективных способов охраны сырьевых видов. В традиционной медицине используются подземные органы видов рода *Adenophora.* В результате проведенных исследований установлено, что надземная масса пяти видов рода *Adenophora* (*A. coronopifolia, A. golubinzevaeana, A. lamarckii, A. lilifolia, A. stenanthina*) по наличию БАВ не уступает подземным органам. Наиболее перспективными по количественному содержанию в траве БАВ являются *A. golubinzevaeana* и *A. stenanthina*. Наименее перспективным видом по содержанию БАВ является *A. lilifolia*, хотя отличается довольно обширным ареалом и биологической активностью довольно широкого спектра.

6.2 Природные ресурсы бубенчиков на Кузнецком Алатау. *A. coronopifolia, A. lamarckii, A. lilifolia*, *A. stenanthina* относятся к условно-промысловым видам с ресурсами II–III

категории. Природные ресурсы этих видов могут использоваться, в основном, для нужд местного населения, и только в некоторых местообитаниях возможен промышленный сбор сырья для региональной аптечной сети. У этих видов изучены базовые ресурсные показатели (плотность и масса побегов, масса сырья с единицы площади), выявлены возможные места заготовки сырья (надземной массы), а также рекомендован режим заготовки.

У четырех видов установлены коэффициенты усушки надземной массы в разных местообитаниях: у *A. coronopifolia* – от 2,23 в разнотравно-злаковой луговой степи до 3,29 в лиственнично-березовом разнотравно-осоковом лесу, у *A. lamarckii* – от 2,35 в кедрово-елово-березовом разнотравном лесу до 4,94 в темнохвойном разнотравном лесу, у *A. lilifolia* – от 3,27 до 3,4 в лиственнично-березовом разнотравно-осоковом и разнотравном лесу соответственно и у *A. stenanthina* – от 1,7 в разнотравно-злаковой степи до 3,22 на осоково-разнотравном остепненном лугу.

Наибольшая масса сырья (надземные органы) с единицы площади установлена для *A. lamarckii* (21,9 г/м^2). У *A. coronopifolia, A. stenanthina* и *A. lilifolia* масса сырья меньше, соответственно – 15,81 г/м^2, 14,1 г/м^2 и 8,53 г/м^2. У *A. coronopifolia* масса сырья изменяется от 2,45 до 15,81 г/м^2 и зависит в большей степени от массы побегов. У *A. lamarckii*, *A. lilifolia* и *A. stenanthina* масса сырья изменяется от 0,84 до 21,9 г/м^2, что в значительной степени связано с плотностью побегов.

Режим заготовки надземной массы для условно промысловых видов рода *Adenophora* включает следующие правила: периодичность сбора – не чаще одного раза в три года; сроки сбора сырья – конец июля – начало августа; способы заготовки – срезание побегов на высоте 10 см от уровня почвы.

6.4 Экспресс-методика определения ресурсных показателей. Для четырех условно промысловых видов рода *Adenophora* (*A. coronopifolia, A. lamarckii, A. lilifolia, A. stenanthina*) разработана экспресс-методика определения массы сырья с единицы площади. У всех видов во всех изученных местообитаниях (за небольшим исключением) установлена значительная связь (тесная корреляция) между массой и высотой побега и диаметром его у основания. Коэффициент корреляции в среднем изменяется от 0,54 до 0,84 (Рисунок 5, 6).

Рассчитаны уравнения прямой регрессии и построены графики для *A. coronopifolia, A. lamarckii, A. lilifolia, A. stenanthina*, с помощью которых можно определять массу побегов, измерив лишь их высоту или диаметр.

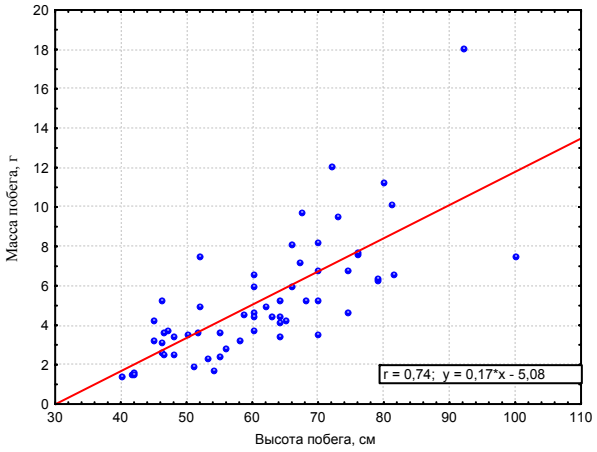


Рисунок 5 – Линия регрессии для определения массы побегов *A. coronopifolia* по их высоте на разнотравно-осоковом лесном лугу

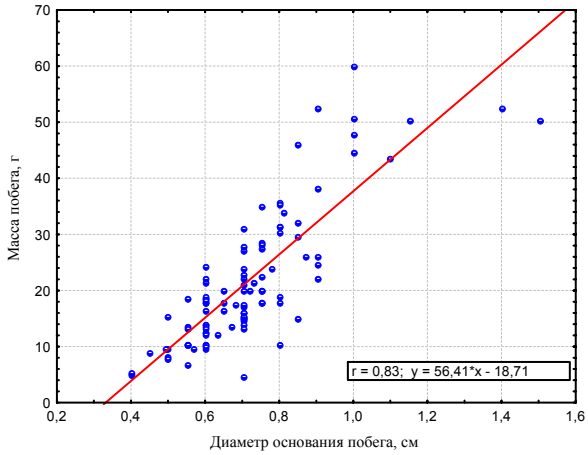


Рисунок 6 – Линия регрессии для определения массы побегов *A. lamarckii* по их диаметру в темнохвойном разнотравном лесу

6.5 Охрана редких видов рода *Adenophora* на Кузнецком Алатау. *A. golubinzevaeana, A. tricuspidata* и *A. rupestris* – имеют ресурсы IV категории. Заготовка сырья таких видов недопустима. Виды являются достаточно редкими на Кузнецком Алатау и нуждаются в охране. *A. golubinzevaeana* охраняется в заповеднике «Кузнецкий Алатау» (западный макросклон), *A. tricuspidata* и *A. rupestris* – могут охраняться в природном заказнике «Июсский» (восточный макросклон, среднее течение р. Белый Июс).

6.6 Возможности введения в культуру (г. Томск). По экологическим требованиям перспективны для введения в культуру на юге Томской области лесные, высокогорные и лесостепные виды (*A. lilifolia, A. lamarckii* и *A. golubinzevaeana, A. coronopifolia*). Однако, полевая всхожесть семян установлена только у *A. coronopifolia.*

Онтогенез этого вида в культуре и в природных условиях однотипен. В культуре отчетливо выражена полицикличность побега: розеточный → полурозеточный.

В культуре генеративные особи на четвертый год превосходят по размерам и массе в среднем в 1,5 раза многолетние дикорастущие растения и могут использоваться для сбора сырья (травы). Установлено, что *A. coronopifolia* – перспективный вид для интродукции и создания промышленной плантации на юге Томской области.

ВЫВОДЫ

1. На Кузнецком Алатау установлено семь видов и три разновидности рода *Adenophora,* которые образуют две сходные группы: первая – *A. golubinzevaeana*, *A. lamarckii* и *A. lilifolia*, вторая – *A. coronopifolia* и *A. rupestris. A. tricuspidata* и *A. stenanthina* имеют достаточно отдаленное сходство с вышеуказанными видами. Изученные виды варьируют по всем выявленным диагностическим признакам (17), как количественным, так и качественным, в основном, с высоким и средним уровнем изменчивости. Выявленная внутрипопуляционная изменчивость может быть в ряде случаев больше, чем межпопуляционная и видовая.
2. По типу ареалов *A. lilifolia* является евразийским (казахстано-сибирско-европейским) видом. *A. stenanthina, A. tricuspidata, A. lamarckii* относятся к центральноазиатским, *A. coronopifolia* – к восточноазиатским. Два вида являются эндемиками разного уровня: *A. golubinzevaeana* – эндемик Западного Саяна и Кузнецкого Алатау, *A. rupestris* – южносибирский эндемик (субэндемик Хакасии). По поясно-зональной приуроченности пять видов относятся к монтанной группе (*A. coronopifolia, A. rupestris*, *A. stenanthina, A. tricuspidata* – горно-степные виды, *A. lilifolia* – придаточно-монтанный вид). *A. lamarckii, A. golubinzevaeana* относятся к высокогорной группе (монтанно-высокогорные виды).
3. В пределах Кузнецкого Алатау наиболее разнообразен ценокомплекс у *A. coronopifolia*, который составляют лесные, луговые и степные фитоценозы. Менее разнообразны ценокомплексы у *A. golubinzevaeana, A. lamarckii* и *A. lilifolia*, которые включают лесные и луговые фитоценозы. У *A. stenanthina* ценокомплекс включает только степные сообщества.
4. По шкале высотности *A. coronopifolia, A. lilifolia* и *A. stenanthina* – виды среднегорного пояса, *A. golubinzevaeana* и *A. lamarckii* – виды субальпийского и верхнегорного поясов. По шкале увлажнения *A. stenanthina* – гемиксерофит-ксеромезофит, *A. coronopifolia* – ксеромезофит, *A. lilifolia* – ксеромезофит-эумезофит,

A. golubinzevaeana и *A. lamarckii* – эумезофиты. По шкале богатства и засоленности почв все виды относятся к мезоэутрофофитам. По шкале пастбищной дигрессии виды произрастают в условиях сенокосной стадии, где влияние выпаса отсутствует. Наиболее широкую амплитуду по шкале высотности имеет *A. coronopifolia,* по шкале увлажнения – *A. stenanthina,* по шкалам богатства и засоленности почв и пастбищной дигрессии – *A. lilifolia.*

5. По ритмам сезонного развития виды рода *Adenophora* – летнезеленые растения со средне- и позднелетним сроком цветения (июль – август).

По основным биоморфологическим показателям виды рода *Adenophora* относятся к полурозеточным (*A. coronopifolia, A. lilifolia*, *A. lamarckii*, *A. rupestris*, *A. stenanthina*) и безрозеточным (*A. golubinzevaeana, A. tricuspidata*) короткокорневищно-стержнекорневым многолетним травянистым поликарпическим растениям. Изученные виды рода *Adenophora* характеризуются полным онтогенезом. Онтоморфогенез происходит со сменой типов побега (розеточный → полурозеточный; розеточный → безрозеточный) и характеризуется листовой серией: от почковидно-сердцевидных черешковых листьев (розеточные побеги) до сидячих, удлиненных, с клиновидным основанием (безрозеточные побеги).

6. Виды рода *Adenophora* размножаются только семенами. Высокая РСП побега (488,41–1218,7) отмечена у *A. lilifolia*, *A. stenanthina.* Более низкую РСП побега (226,02–456,45) имеют *A. coronopifolia* и *A. lamarckii.* Наиболее изменчивым видом по всем показателям семенной продуктивности является *A. stenanthina*.

По возрастному составу ценопопуляции *A. coronopifolia, A. lamarckii*, *A. lilifolia*, *A. stenanthina* являются однотипными – нормальными неполночленными. Характер возрастных спектров также однотипный. Возрастные спектры одно- и двухвершинные с максимумом на особях прегенеративного или генеративного периодов. По жизненной стратегии изученные виды рода *Adenophora* относятся к патиентам.

7. Надземная масса *A. coronopifolia, A. golubinzevaeana, A. lamarckii, A. lilifolia, A. stenanthina* не уступает подземным органам по наличию исследованных БАВ. Наиболее перспективными видами по количественному содержанию в траве БАВ являются *A. golubinzevaeana* и *A. stenanthina*, наименее перспективным – *A. lilifolia*.

8. *A. coronopifolia, A. lamarckii, A. lilifolia*, *A. stenanthina* являются условно промысловыми видами с ресурсами II–III категории. Наибольшая масса сырья с единицы площади установлена у *A. lamarckii* – 21,9 г/м^2 (воздушно-сухое состояние). *A. golubinzevaeana, A. tricuspidata* и *A. rupestris* – редкие виды на Кузнецком Алатау, нуждающиеся в охране, природные ресурсы IV категории, заготовка сырья недопустима.

Для условно промысловых видов разработана экспресс-методика определения массы сырья с единицы площади. С помощью полученных уравнений прямой регрессии и графиков можно определять массу побегов, измерив только их высоту или диаметр (у основания).

9. Сырьевая база изученных видов должна основываться на создании культурных плантаций. *A. coronopifolia* – перспективный вид для интродукции и создания плантаций на юге Томской области. Онтогенез вида в природе и в культуре однотипен. На четвертый год в культуре генеративные особи превосходят по размерам и массе в среднем в 1,5 раза многолетние дикорастущие растения и могут использоваться для сбора сырья (травы).

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Некратова Н. А. К изучению биохимического состава некоторых видов рода *Adenophora* Fisch. (сем. *Campanulaceae*) / Н. А. Некратова, Г. И. Высочина, Л. Н. Зибарева, Т. А. Кукушкина, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева) // Вестн. Том. гос. ун-та. – 2007. – № 305. – С. 197–201.

2. Мирошниченко Е. В. (Тукмачева Е. В.) К изучению изменчивости видов рода *Adenophora* Fischer на Кузнецком Алатау // Сб. тр. региональной науч.-практ. конф. ТСХИ НГАУ «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике». – Томск, 2008. – Вып. 11. – С. 31–37.

3. Мирошниченко Е. В. (Тукмачева Е. В.) К изучению онтогенеза и возрастного состава популяций видов рода *Adenophora* (сем. *Campanulaceae*) / Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева), Н. А. Некратова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы 4 междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2005. – С. 32–35.

4. Мирошниченко Е. В. (Тукмачева Е. В.) К изучению семенной продуктивности рода *Adenophora* Fisch. // Актуальные проблемы биологии и экологии : тез. докл. XII молодежной науч.-практ. конф. Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – Сыктывкар, 2005. – С. 152.

5. Мирошниченко Е. В. (Тукмачева Е. В.) Материалы по онтогенезу *A. stenanthina* и *A. coronopifolia* (сем. *Campanulaceae*) / Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева), Н. А. Некратова // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы III междунар. науч. конф., посвященный 120-летию Гербария им. П. Н. Крылова Том. гос. ун-та. – Томск, 2005. – С. 139.

6. Мирошниченко Е. В. (Тукмачева Е. В.) Морфология семян и проростков трех видов рода *Adenophora* Fischer // Современные тенденции развития аграрной науки в России : материалы IV междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых, посвящ. 70-летию НГАУ (28–30 марта 2006 г.). – Новосибирск, 2006. – С. 51–52.

7. Некратова Н. А. К изучению биологии *Adenophora coronopifolia* (сем. *Campanulaceae*) в культуре / Н. А. Некратова, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева) // Сб. тр. региональной науч.-практ. конф. ТСХИ НГАУ «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике». – Томск, 2006. – Вып. 9. – С. 201–206.

8. Некратова Н. А. Морфология и всхожесть семян некоторых перспективных для медицины растений (роды *Adenophora*, *Saussurea*, *Solidago*) / Н. А. Некратова, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева), О. Н. Сергеева // VII Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». – Пущино, 2007. – С. 218–221.

9. Некратова Н. А. О создании коллекции лекарственных растений / Н. А. Некратова, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева), О. Н. Сергеева // Сб. тр. региональной науч.-практ. конф. ТСХИ НГАУ «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике». – Томск, 2005. – Вып. 8. – С. 206–210.

10. Некратова Н. А. Род *Adenophora* Fisch. во флоре Кузнецкого Алатау / Н. А. Некратова, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева) // Сб. тр. региональной науч.-практ. конф. ТСХИ НГАУ «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике». – Томск, 2004. – Вып. 7. – С. 183–186.

11. Некратова Н. А. Род *Adenophora* Fischer во флоре Алтае-Саянской горной области и перспективы его применения в медицине / Н. А. Некратова, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева), А. П. Карпов // Лекарственное растениеводство : междунар. конф. : сб. науч. тр. – М., 2006. – С. 80–85.
12. Некратова Н. А. Экология и ценокомплексы некоторых видов рода *Adenophora* Fisch. на Кузнецком Алатау/ Н. А. Некратова, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева) // Сб. тр. региональной науч.-практ. конф. ТСХИ НГАУ «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике». – Томск, 2007. – Вып. 10. – С. 36–45.
13. Некратова Н. А. Экспресс-метод определения массы сырья некоторых лекарственных растений / Н. А. Некратова, Е. В. Мирошниченко (Е. В. Тукмачева), М. Н. Некратова // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов : материалы междунар. науч.-практ. конф., Иркутск, 26–30 мая 2005 г. – Иркутск, 2005. – С. 578–583.