

Тамахина А. Я.

Tamakhina A. Y.

**АДАПТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ КРЕСТОВНИКА ЯКОВА  
(SENECIO JACOBÆA L.)**

**THE ADAPTIVE POTENTIAL OF JACOB'S GROUNDWORT  
(SENECIO JACOBÆA L.)**

Среди видов рода *Senecio* практический интерес представляет крестовник Якова (*Senecio jacobæa* L.), являющийся типичным представителем флоры горных фитоценозов Северного Кавказа. Целью исследования стало изучение адаптивного потенциала *S. jacobæa*. В задачи исследований входила оценка механизмов морфологической и физиологической адаптации *S. jacobæa* в экотопах, различающихся по уровню обеспеченности факторами-ресурсами и факторами-условиями. Исследования проводили на территории горной зоны Кабардино-Балкарской Республики (КБР) в 2019-2020 гг. Лимитирующим фактором для *S. jacobæa* в границах ареала на территории КБР являются увлажнение и богатство почвы. Умеренное обилие (0,3-2,5%) отмечено для экотопов с лугово-степным и сухолуговым умеренно и сильно переменным увлажнением, на довольно богатых почвах. Для *S. jacobæa* характерно сочетание рудеральной эколого-фитоценотической стратегии с флуктуационной эксплерентностью. Адаптация *S. jacobæa* к неблагоприятным экологическим условиям мест произрастания (повышение высоты над уровнем моря, смена континентального климата на климат альпийского типа, минимальное содержание питательных элементов в примитивных горных почвах) проявляется в снижении высоты побегов, формировании карликовых розеточных форм, увеличении диаметра цветков, снижении накопления пирролизидиновых алкалоидов. По результатам исследований содержание пирролизидиновых алкалоидов в цветках *S. jacobæa* в 4,5-9,1 раз выше, чем в корнях и листьях. Высокий уровень межпопуляционной изменчивости морфометрических параметров и содержания пирролизидиновых алкалоидов свидетельствует о значительном адаптивном потенциале крестовника Якова и повышении

конкурентоспособности в благоприятных эколого-фитоценотических условиях.

Among the species of the genus *Senecio*, Jacob's groundwort is of practical interest (*Senecio jacobæa* L.), which is a typical representative of the flora of mountain phytocenoses of the North Caucasus. The aim of the study was to study the adaptive potential of *S. jacobæa*. The objectives of the research included the assessment of the mechanisms of morphological and physiological adaptation of *S. jacobæa* in ecotopes that differ in terms of the level of supply of factors-resources and factors-conditions. The studies were carried out on the territory of the mountainous zone of the Kabardino-Balkarian Republic (KBR) in 2019-2020. The limiting factor for *S. jacobæa* within the boundaries of the range on the territory of the KBR is soil moisture and richness. A moderate abundance (0,3-2,5%) was noted for ecotopes with meadow-steppe and dry meadow moderate and highly variable moisture content, on rather rich soils. *S. jacobæa* is characterized by a combination of a ruderal ecological-phytocenotic strategy with fluctuational exploration. Adaptation of *S. jacobæa* to unfavorable ecological conditions of growing places (elevation above sea level, change of continental climate to climate of alpine type, minimal content of nutrients in primitive mountain soils) is manifested in a decrease in the height of shoots, the formation of dwarf rosette forms, an increase in the diameter of flowers, a decrease in accumulation of pyrrolizidine alkaloids. According to the research results, the content of pyrrolizidine alkaloids in the flowers of *S. jacobæa* is 4,5-9,1 times higher than in the roots and leaves. The high level of interpopulation variability of morphometric parameters and the content of pyrrolizidine alkaloids indicates a significant adaptive potential of Jacob's groundwort and an increase in competitiveness in favorable ecological and phytocenotic conditions.

**Ключевые слова:** *Senecio jacobaea* L., адаптация, экотоп, пирролизидиновые алкалоиды, экологические факторы, эколого-фитоценоти-ческая стратегия.

**Key words:** *Senecio jacobaea* L., adaptation, ecotope, pyrrolizidine alkaloids, ecological factors, ecological-phytocenotic strategy.

**Тамахина Аида Яковлевна –**

доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры товароведения, туризма и права, ФГБОУ ВО Кабардино-Балкарский ГАУ, г. Нальчик  
Тел.: 8 928 709 36 52  
E-mail: [aida17032007@yandex.ru](mailto:aida17032007@yandex.ru)

**Tamakhina Aida Yakovlevna –**

Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Department of Commodity research, tourism and law, FSBEI HE Kabardino-Balkarian SAU, Nalchik  
Tel.: 8 928 709 36 52  
E-mail: [aida17032007@yandex.ru](mailto:aida17032007@yandex.ru)

**Введение.** Род *Senecio* относится к наиболее многочисленным в семействе Asteraceae и включает по разным подсчётам от 1 до 3 тыс. видов. На территории Северного Кавказа произрастает 26 видов крестовника [1], среди которых особый интерес представляет крестовник Якова (*Senecio jacobaea* L.).

В европейском ареале *S. jacobaea* является типичным представителем сообществ лесов, мезофильных и суходольных лугов, луговых степей, степей, рудеральных и литоральных ценозов [2-6]. В зависимости от условий произрастания является двулетним (семенное размножение) или многолетним (вегетативное и семенное размножение).

Наиболее широко *S. jacobaea* известен, как алкалоидонос. Из надземной части растения выделены токсичные пирролизидиновые алкалоиды (якобин, яколин, якоцин, якозин, сенеционин, сенецифиллин и др.). Их содержание в траве *S. jacobaea* колеблется от 1 до 5% в зависимости от стадии развития растений. Алкалоиды при длительном действии ведут к циррозу печени, поражениям желудка, кишечника, нарушению общего обмена. Отравлениям подвергаются преимущественно лошади и крупный рогатый скот [7, 8].

Следует отметить, что *S. jacobaea* является прекрасным медоносом. В расчёте на одно растение суточная нектаропродуктивность растений варьирует от 100 до 250 мг [9]. Однако мед, собранный пчелами с *S. jacobaea*, представляет опасность ввиду высокого содержания пирролизидиновых алкалоидов и их N-оксидов. По данным последних исследований общее содержание

алкалоидов в нектаре крестовника Якова достигает 3,31 мг/кг, что повышает риск пищевых отравлений людей [10].

На территории Северного Кавказа *S. jacobaea*, впрочем, как и другие виды крестовников, изучен фрагментарно. В частности, отсутствуют сведения об эколого-фитоценотической приуроченности вида, способах адаптации к разнообразию экологических ресурсов и условий горных ландшафтов.

В связи с вышеизложенным целью данной работы стало изучение адаптивного потенциала *S. jacobaea* в экотопах Кабардино-Балкарской Республики (КБР). В задачи исследований входили изучение механизмов морфологической и физиологической адаптации крестовника Якова в экотопах, различающихся по уровню обеспеченности факторами-ресурсами и факторами-условиями.

**Объект и методы исследования.** Объектом исследования стали ценопопуляции (ЦП) *S. jacobaea*, произрастающие в горной зоне Кабардино-Балкарии. Экологические условия экотопов (увлажнение и богатство почвы, переменность увлажнения) оценивали по шкалам Раменского-Цаценкина. В каждой из ЦП в период цветения растений *S. jacobaea* (конец июля-начало августа 2019-2020 гг.) определяли проективное обилие, высоту растений, диаметр корзинок и воздушно-сухую фитомассу. Площадь учетных площадок в каждом экотопе по 1 м<sup>2</sup>. Биологическая повторность 3-х-кратная. Содержание суммы алкалоидов в цветках, листьях и корнях определяли методом Маха

и Ледерлея [11]. Аналитическая повторность 3-х-кратная. Статистическая обработка включала определение коэффициента вариации (CV).

**Результаты и обсуждение.** *S. jacobaea* рассеянно произрастает по всей территории КБР, но более часто встречается в горных степях и на каменистых склонах. По данным собственных исследований растения крестовника Якова отмечены в составе полувысокотравных лугов в долинах рек Тютю-су (ЦП1), Юсенги (ЦП2), Адыл-су (ЦП3) и Азау (ЦП4) на высоте 1400-2500 м н. у. м. Единичные особи произрастают на высоте 3200 м н.у.м. в НП «Приэльбрусье» (ЦП5).

Массовая встречаемость вида в исследуемых экотопах не отмечена. Умеренное обилие (0,3-2,5%) характерно для экотопов с лугово-степным и сухолуговым умеренно и сильно переменным увлажнением, на довольно богатых почвах. Единичная встречаемость отмечена на не типичной для вида высоте (ЦП5) на примитивных высоко каменистых горных почвах (табл. 1).

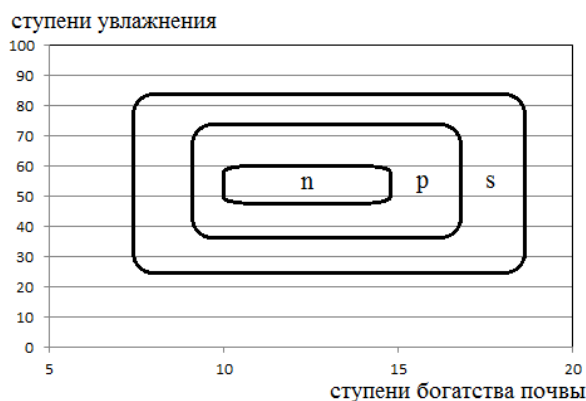
**Таблица 1** – Экологическая характеристика мест произрастания ценопопуляций *Senecio jacobaea*

ЦП	Увлажнение, степени	Богатство почвы, степени	Переменность увлажнения, степени	Обилие, %
1	77-88	10-13	16-18	2,5
2	53-63	10-13	9-11	1,5
3	64-76	14-16	12-15	2,0
4	50-55	17-19	12-15	1,0
5	64-76	7-9	9-11	s (1-3 экз.)

Для крестовника Якова характерна значительная толерантность к переменности увлажнения, недостатку влаги и богатству почв, однако растения отдают предпочтение легким, хорошо дренированным почвам с pH более 7 на карбонатных породах (известняках, мелах, мергелях) [12-14]. Вид успешно адаптируется к высоким и низким температурам [8].

Согласно полученным результатам лимитирующим фактором для вида в границах ареала на территории КБР является увлажнение-богатство почвы (рис. 1).

Частота встречаемости *S. jacobaea* повышается на чрезмерно выпасаемых пастбищах, на пустырях, обочинах дорог. Это свидетельствует о рудеральной эколого-фитоценотической стратегии вида, основными признаками которой являются высокая плодовитость и способность быстро распространяться на новые местообитания. На одном растении крестовника Якова образуется в среднем 30 тыс. семян, а их жизнеспособность сохраняется до 15-18 лет. *S. jacobaea* участвует в восстановительных сукцессиях на месте вырубок лесов [15], на залежах [16] и техногенно-нарушенных землях [17]. Помимо рудеральности виду свойственна флуктуационная эксплерентность, о чем свидетельствует повышение проективного обилия в благоприятных условиях экотопов, способность положительно реагировать на ослабление конкуренции и недолго доминировать при ослаблении доминантов, несмотря на малое участие в формировании фитоценозов.



**Рисунок 1** – Изоплеты разных обилий *Senecio jacobaea* по двум экологическим факторам – увлажнению и богатству почвы

Главным способом адаптации *S. jacobaea* к условиям экотопов является морфологическая (рис. 2). В благоприятных условиях увлажнения и богатства почвы высота растений достигает 60-80 см, а диаметр корзинок 1,5-2,5 см. В условиях ограниченности факторов-ресурсов, интенсивного воздействия ветра и низких температур растения формируют карликовую розеточную форму (высота 5-20 см), при этом диаметр корзинок увеличивается до 3,0 см. В целом по экотопам уровень варьирования высоты

растений очень высокий, а диаметр корзинок и фитомассы – высокий (табл. 2).

Одним из механизмов повышения конкурентоспособности растений является повышение высоты побегов, фотосинтезирующей способности и синтез

пирролизидиновых алкалоидов [18]. Для подтверждения этой гипотезы нами определено общее содержание пирролизидиновых алкалоидов в 5-ти ЦП *S. jacobaea* (табл. 3).



а)



б)

**Рисунок 2** – Растения *Senecio jacobaea* на степном лугу (а) и в нише между обломками горных пород (б). Приэльбрусье, фото автора

**Таблица 2** – Морфологические параметры ЦП *Senecio jacobaea* в экотопах КБР

ЦП	Высота, см	Диаметр корзинок, см	Фитомасса, г (возд.-сух. вес)
1	80,6±4,5	1,6±0,3	6,8±1,0
2	68,3±3,3	2,1±0,5	6,2±0,4
3	5,2±1,1	3,0±0,2	2,3±0,1
4	76,8±6,8	1,8±0,6	6,4±0,8
5	56,4±5,2	2,4±0,4	5,3±0,7
CV, %	53,35	25,21	33,67

**Таблица 3** – Содержание суммы пирролизидиновых алкалоидов в разных органах растений *S. jacobaea*, %

ЦП	Цветки	Листья	Корни
1	1,26±0,20	0,13±0,05	0,25±0,07
2	1,12±0,18	0,10±0,02	0,21±0,04
3	0,53±0,10	0,08±0,03	0,14±0,05
4	1,27±0,11	0,15±0,05	0,28±0,10
5	0,84±0,15	0,11±0,04	0,20±0,03

$\bar{X}$	1,00	0,11	0,22
CV, %	29,22	23,70	24,63

По результатам исследований содержание пирролизидиновых алкалоидов в цветках *S. jacobaea* в 4,5-9,1 раз выше, чем в корнях и листьях. Аналогичные результаты получены D. Cheng et al (2017): более высокие концентрации алкалоидов в подземной части по сравнению с надземной частью растений *S. jacobaea* отмечены в вегетативной стадии, а самые высокие - в цветках [19]. В подземных органах *S. lampsanoides* общее содержание алкалоидов (0,32%) превышало аналогичный показатель в надземной части на 0,07% [20].

Среди растений *S. jacobaea* выделены хемотипы якобина, эруцифолина и сенеционина. В пределах большинства популяций относительное содержание алкалоидов значительно варьирует между отдельными растениями [21], что свидетельствует о важной роли алкалоидов в физиологической адаптации растений к



экологическому стрессу. Межпопуляционные различия в накоплении алкалоидов обусловлены, по-видимому, высотой над у. м. и различием в увлажнении и обеспеченности почв азотом. Так, наименьшее содержание алкалоидов отмечено у растений ЦП5, произрастающих на высоте, превышающей высотные отметки границ ареала для *S. jacobaea*, и испытывающих недостаток питательных элементов из почвы. Полученные результаты подтверждаются данными о снижении содержания алкалоидов у крестовника плосколистного на высоте более 2000 м н.у.м., что обусловлено резким снижением среднегодовой температуры и сменой континентального климата на климат альпийского типа [22].

Важную роль в адаптации *S. jacobaea* к стрессовым условиям играет гибридизация в природе с *S. aquaticus*, что лежит в основе эволюции защиты и устойчивости растений за счет синтеза гибридами уникальных сочетаний защитных химических веществ, специфичных для каждого из родительских видов [23].

Высокий уровень межпопуляционной изменчивости морфометрических параметров и содержания пирролизидиновых алкалоидов свидетельствует о высоком адаптивном и конкурентном потенциале крестовника Якова.

**Область применения результатов:** биологические ресурсы, экология растений.

### Литература

1. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т.3. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1980. – 328 с.

2. Коломийчук В.П. Таксономическое разнообразие семейства Asteraceae Dumort. во флоре Восточного Приазовья // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2015. – №2. – С. 14-24.

3. Ковыльные степи Вейделевского района Белгородской области / А.В. Полуянов, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина, Т.Д. Филатова // Бюллетень Брянского отделения РБО. – 2015. – № 1(5). – С. 55-62.

4. Тамахина А.Я., Гадиева А.А., Кагермазова А.Ч. Оценка биоразнообразия

**Заключение.** Крестовник Якова является типичным представителем флоры горных фитоценозов Кабардино-Балкарии. Лимитирующим фактором для *S. jacobaea* в границах ареала на территории КБР является увлажнение – богатство почвы. Умеренное обилие растений крестовника (0,3-2,5%) характерно для экотопов с лугово-степным и сухолуговым, умеренно и сильно переменным увлажнением на довольно богатых почвах. Для *S. jacobaea* характерно сочетание рудеральной эколого-фитоценотической стратегии с флуктуационной эксплерентностью. Адаптация *S. jacobaea* к неблагоприятным экологическим условиям мест произрастания (повышение высоты над уровнем моря, смена континентального климата на климат альпийского типа, минимальное содержание питательных элементов в примитивных горных почвах) проявляется в снижении высоты побегов, формировании карликовых розеточных форм, увеличении диаметра цветков, снижении накопления пирролизидиновых алкалоидов. По результатам исследований содержание пирролизидиновых алкалоидов в цветках *S. jacobaea* в 4,5-9,1 раз выше, чем в корнях и листьях. Высокий уровень межпопуляционной изменчивости морфометрических параметров и содержания пирролизидиновых алкалоидов свидетельствует о значительном адаптивном потенциале крестовника Якова и повышении конкурентоспособности в благоприятных эколого-фитоценотических условиях.

горных лугов Кабардино-Балкарии // Вестник КрасГАУ. – 2013. – 38. – С. 112-117.

5. Тищенко М.П., Королук А.Ю., Макунина Н.И. Суходольные луга северной лесостепи и подтайги Тобол-Иртышского междуречья // Растительность России. – 2015. – № 26. – С. 129-147.

### References

1. Galushko A.I. Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'. T.3. – Rostov-na-Donu: Izd-vo Rostovskogo universiteta, 1980. – 328 s.

2. Kolomijchuk V.P. Taksonomicheskoe raznoobrazie semejstva Asteraceae Dumort. vo flore Vostochnogo Priazov'ya // Botanicheskij vestnik Severnogo Kavkaza. – 2015. – №2. – S. 14-24.

3. Kovyl'nye stepi Vejdelevskogo rajona Belgorodskoj oblasti / A.V. Poluyanov, N.I. Zolotuhin, I.B. Zolotuhina, T.D. Filatova // Byulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO. – 2015. – № 1(5). – S. 55-62.
4. Tamahina A.Y., Gadieva A.A., Kagermazova A.Ch. Ocenka bioraznoobraziya gornyh lugov Kabardino-Balkarii // Vestnik KrasGAU. – 2013. – 38. – S. 112-117.
5. Tishchenko M.P., Korolyuk A.Y., Makunina N.I. Suhodol'nye luga severnoj lesostepi i podtajgi Tobol-Irtyshskogo mezhdurech'ya // Rastitel'nost' Rossii. – 2015. – № 26. – S. 129-147.
6. Ассоциации луговых степей Южного Урала / С.М. Ямалов, А.В. Баянов, А.А. Мулдашев, Е.А. Аверина // Растительность России. – 2013. – № 22. – С. 106-125.
7. Vrieling K., Derridj S. Pyrrolizidine alkaloids in and on the leaf surface of *Senecio jacobaea* L. // Phytochemistry. – 2003. – Vol. 64. – N 7. – P. 1223-1228. doi: 10.1016/j.phytochem.2003.08.024
8. *Senecio jacobaea* (common ragwort). URL: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/49558#tosummaryOfInvasiveness>
9. Прибылова Е.П., Иванов Е.С. Оценка нектаропродуктивности видов растений и травянистых экосистем Рязанской области // Вестник РУДН, серия Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2011. – № 2. – С. 16-21.
10. Gottschalk C., Kaltner F., Zimmermann M., Korten R., Morris O., Schwaiger K., Gareis M. Spread of *Jacobaea vulgaris* and Occurrence of Pyrrolizidine Alkaloids in Regionally Produced Honeys from Northern Germany: Inter- and Intra-Site Variations and Risk Assessment for Special Consumer Groups // Toxins. – 2020. – Vol. 12. – N 441. – 19 p. doi:10.3390/toxins12070441
11. Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 320 с.
12. Ralphs M.H. Ecological relationships between poisonous plants and rangeland condition: A Review // J. Range Manage. – 2002. – Vol. 55. – N 3. – P. 285-290. – [2002. – Vol. 55. – N 3. – P. 285-290.](#)
13. Демина О.Н., Королюк А.Ю., Рогаль Л.Л. Кальцефитные степи Ростовской области // Растительность России. – 2016. – № 29. – С. 21-45.
14. Полуянов А.В., Золотухин Н.И., Золотухина И.Б. Псаммофитные степи Курской и Белгородской областей // Бюллетень Брянского отделения РБО. – 2017. – № 3 (11). – С. 57-62.
15. Особенности восстановительной динамики на месте вырубок елово-пихтовых широколиственных лесов / В.Б. Мартыненко, П.С. Широких, Э.З. Башиева, Р.М. Хазиахметов // Известия Самарского Научного центра РАН. – 2014. – Т. 16. – №5. – С. 150-157.
6. Ассоциации луговых степей Южного Урала / С.М. Ямалов, А.В. Баянов, А.А. Мулдашев, Е.А. Аверина // Rastitel'nost' Rossii. – 2013. – № 22. – S. 106-125.
7. Vrieling K., Derridj S. Pyrrolizidine alkaloids in and on the leaf surface of *Senecio jacobaea* L. // Phytochemistry. – 2003. – Vol. 64. – N 7. – P. 1223-1228. doi: 10.1016/j.phytochem.2003.08.024
8. *Senecio jacobaea* (common ragwort). URL: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/49558#tosummaryOfInvasiveness>
9. Pribylova E.P., Ivanov E.S. Ocenka nektaroproduktivnosti vidov rastenij i travyanistyh ekosistem Ryazanskoj oblasti // Vestnik RUDN, seriya Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti. – 2011. – № 2. – S. 16-21.
10. Gottschalk C., Kaltner F., Zimmermann M., Korten R., Morris O., Schwaiger K., Gareis M. Spread of *Jacobaea vulgaris* and Occurrence of Pyrrolizidine Alkaloids in Regionally Produced Honeys from Northern Germany: Inter- and Intra-Site Variations and Risk Assessment for Special Consumer Groups // Toxins. – 2020. – Vol. 12. – N 441. – 19 p. doi:10.3390/toxins12070441
11. Ermakov A.I. Metody biohimicheskogo issledovaniya rastenij. – L.: Agropromizdat, 1987. – 320 s.
12. Ralphs M.H. Ecological relationships between poisonous plants and rangeland condition: A Review // J. Range Manage. – 2002. – Vol. 55. – N 3. – P. 285-290.
13. Demina O.N., Korolyuk A.Y., Rogal' L.L. Kal'cefитные степи Ростовской области // Rastitel'nost' Rossii. – 2016. – № 29. – S. 21-45.

14. Poluyanov A.V., Zolotuhin N.I., Zolotuhina I.B. Psammofitnye stepi Kurskoj i Belgorodskoj oblasti // Byulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO. – 2017. – № 3 (11). – S. 57-62.
15. Osobennosti vosstanovitel'noj dinamiki na meste vyrubok elovo-pihtovyh shirokolistvennyh lesov / V.B. Martynenko, P.S. Shirokih, E.Z. Baisheva, R.M. Haziahmetov // Izvestiya Samarskogo Nauchnogo centra RAN. – 2014. – T. 16. – №5. – S. 150-157.
16. Ключев Ю.А. Анализ восстановительной сукцессии на залежах Клетнянского Полесья (в пределах Брянской области) // Бюллетень Брянского отделения РБО. – 2013. – № 2 (2). – С. 55-61.
17. Жуков С.П. Дифференциация экологических ниш видов и формирование фитоценозов на техногенно нарушенных землях // Промышленная ботаника. – 2011. – Т. 11. – С. 36-41.
18. Lin T., Klinkhamer P.G.L., Pons T.L., Mulder P.P.J., Vrieling K. Evolution of Increased Photosynthetic Capacity and Its Underlying Traits in Invasive *Jacobaea vulgaris* // Front. Plant Sci. – 2019. – Vol. 10. – P. 10-16. doi: 10.3389/fpls.2019.01016
19. Cheng D., Nguyen V.T., Ndiokubwayo N., Ge J., Mulder P.P.J. Pyrrolizidine alkaloid variation in *Senecio vulgaris* populations from native and invasive ranges // Peer J. – 2017. – Vol. 14. – 22 p. doi: 10.7717/peerj.3686
20. Zhitar' B.N. Alkaloidy *Senecio lampanoides* DC. Флоры Западного Кавказа // Медицинский альманах. – 2010. – №4 (13). – С. 74-77.
21. Macel M., Vrieling K., Klinkhamer P.G. Variation in pyrrolizidine alkaloid patterns of *Senecio jacobaea* // Phytochemistry. – 2004. – 65 (7). – P. 865-873. doi: 10.1016/j.phytochem.2004.02.009
22. Муравьева Д.А., Самылина И.А., Яковлев Г.П. Фармакогнозия. – М: Медицина, 2002. – 656 с.
23. Kirk H., Macel M., Klinkhamer P., Vrieling K. Natural hybridization between *Senecio jacobaea* and *Senecio aquaticus*: Molecular and chemical evidence // Molecular ecology. – 2004. – N 13. – P. 2267-2274. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02235.x
16. Klyuev Y.A. Analiz vosstanovitel'noj successii na zalezah Kletnyanskogo Poles'ya (v predelah Bryanskoj oblasti) // Byulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO. – 2013. – № 2 (2). – S. 55-61.
17. Zhukov S.P. Differenciaciya ekologicheskikh nish vidov i formirovanie fitocenzov na tekhnogenno narushennyh zemlyah // Promyshlennaya botanika. – 2011. – T. 11. – S. 36-41.
18. Lin T., Klinkhamer P.G.L., Pons T.L., Mulder P.P.J., Vrieling K. Evolution of Increased Photosynthetic Capacity and Its Underlying Traits in Invasive *Jacobaea vulgaris* // Front. Plant Sci. – 2019. – Vol. 10. – P. 10-16. doi: 10.3389/fpls.2019.01016
19. Cheng D., Nguyen V.T., Ndiokubwayo N., Ge J., Mulder P.P.J. Pyrrolizidine alkaloid variation in *Senecio vulgaris* populations from native and invasive ranges // Peer J. – 2017. – Vol. 14. – 22 p. doi: 10.7717/peerj.3686
20. Zhitar' B.N. Alkaloidy *Senecio lampanoides* DC. Flory Zapadnogo Kavkaza // Medicinskij al'manah. – 2010. – №4 (13). – S. 74-77.
21. Macel M., Vrieling K., Klinkhamer P.G. Variation in pyrrolizidine alkaloid patterns of *Senecio jacobaea* // Phytochemistry. – 2004. – 65 (7). – P. 865-873. doi: 10.1016/j.phytochem.2004.02.009
22. Murav'eva D.A., Samylina I.A., Yakovlev G.P. Farmakognoziya. – M: Medicina, 2002. – 656 s.
23. Kirk H., Macel M., Klinkhamer P., Vrieling K. Natural hybridization between *Senecio jacobaea* and *Senecio aquaticus*: Molecular and chemical evidence // Molecular ecology. – 2004. – N 13. – P. 2267-2274. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02235.x

