

БАРСУКОВА Ирина Николаевна

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *PRUNELLA VULGARIS* L.  
И СТРУКТУРА ЕЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НА ЮГЕ СИБИРИ**

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова».

Научный руководитель – доктор биологических наук, профессор  
Черемушкина Вера Алексеевна.

Официальные оппоненты: Османова Гюльнара Орудж кзы,  
доктор биологических наук, доцент,  
ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет»,  
профессор;

Харина Татьяна Георгиевна,  
кандидат биологических наук,  
ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский  
Томский государственный университет», научный сотрудник.

Ведущая организация – ФГБУН «Ботанический сад-институт» Уфимского научного центра РАН.

Защита состоится 2016 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383) 330–19–86.

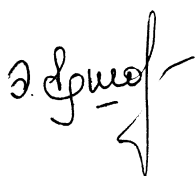
E-mail: botgard@ngs.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <http://www.csbg.nsc.ru>.

Автореферат разослан

2016 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Ершова Эльвира Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

В эпоху активного стремления к восстановлению и сохранению биологического разнообразия на разных уровнях организации особую актуальность приобретают исследования, связанные как с выявлением механизмов устойчивости видовых популяций в природе (Работнов, 1975; Смирнова, 1987; Злобин, 1989, 2009), так и с введением в культуру растений, обладающих ценными свойствами. В основе их лежит всестороннее изучение биологии видов с использованием методов популяционно-онтогенетического подхода (Работнов, 1950а, б; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Harper, 1977; Gatzuk et al., 1980; Silvertown, 1982; The population..., 1985; Заугольнова, 1994; Жукова, 1995, 2006; Черемушкина, 2004; Марков, 2012; и др.). Особую важность использование подобного подхода приобретает при исследовании подчиненных в сообществе видов, обладающих полезными свойствами.

К одним из них относится ценное лекарственное чрезвычайно полиморфное растение семейства *Lamiaceae* Lindl. – *Prunella vulgaris* L. Вид обладает противомикробными и противовирусными свойствами, противораковым действием, проявляет антифунгальную активность (Dmitruk, 1999; Kageyama et al., 2000; Дикорастущие..., 2001; Дмитрук и др., 2001; Brindley et al., 2009; Chen et al., 2012; Hwang et al., 2013; Буданцев и др., 2015; и др.). В природе он малопродуктивен. В связи с этим исследование его экологических, морфологических, онтогенетических и репродуктивных характеристик в естественных условиях и при интродукции позволит выявить пути адаптации к условиям среды обитания, механизмы устойчивости его природных и интродукционных популяций и получать культурные посевы с высокой степенью урожайности и содержания биологически активных веществ.

В литературе имеются сведения об изучении особей *P. vulgaris* в Европе (Böcher, 1940, 1949; Winn, 1985, 1988; Macek et al., 2003), европейской части России (Серебряков, 1947, 1949; Рысина, 1973; Нухимовский, 2002; Закамская и др., 2010, 2013; и др.), в Новосибирской (Курочкина, 2015) и Томской (Харина и др., 1995) областях, тогда как данные об особенностях популяционной биологии вида и структуре его ценопопуляций в естественных условиях Республики Хакасия отсутствуют. Интродукционные исследования в Красноярском крае ранее не проводились.

**Цель работы** – изучение биологических особенностей и структуры ценопопуляций *P. vulgaris* для выявления закономерностей устойчивого развития вида в природе и в условиях интродукции.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- выявить распространение и эколого-фитоценологическую приуроченность *P. vulgaris* в Хакасии;
- изучить жизненные формы, описать онтогенез особей и его поливариантность в разных условиях естественного произрастания в Хакасии и в условиях интродукционного эксперимента на юге Красноярского края;
- описать особенности побегообразования и ритм годичного развития *P. vulgaris* в природе и интродукции;
- рассмотреть особенности репродуктивной биологии и биологической продуктивности изучаемого вида в природе и в интродукционном эксперименте;
- исследовать онтогенетическую структуру ценопопуляций разных жизненных форм *P. vulgaris* в Хакасии и дать оценку их состояния;
- определить содержание биологически активных веществ в надземной части особей в разные фенологические фазы развития.

**Положения, выносимые на защиту:** 1. Устойчивость ценопопуляций *P. vulgaris* в различных эколого-ценотических условиях обитания обеспечивается формированием длиннокорневищной и кистекорневой жизненных форм.

2. Сокращение продолжительности онтогенеза изучаемого вида до 2 лет, высокие показатели биомассы особей, семенной продуктивности и прорастания эремов, а также значительное содержание биологически активных веществ определяют перспективность использования интродуцированных растений.

**Научная новизна работы.** Впервые выявлено разнообразие жизненных форм и описан онтогенез особей *P. vulgaris* в разных эколого-фитоценотических условиях Хакасии и в условиях интродукционного эксперимента. Впервые описан малый жизненный цикл побегов; изучен ритм развития особей *P. vulgaris* в природе и интродукции. В разных естественных условиях обитания на территории исследования выявлены особенности онтогенетической структуры ценопопуляций вида. Дана оценка их состояния с использованием организменных и популяционных признаков. Впервые рассмотрены особенности репродуктивной биологии и биологической продуктивности особей в Хакасии и при интродукции на юге Красноярского края. Проведен сравнительный анализ содержания биологически активных веществ в растительном сырье *P. vulgaris*, собранном в природе и культуре.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты работы вносят существенный вклад в представления о жизненных формах, индивидуальном развитии, особенностях побегообразования, репродуктивной биологии *P. vulgaris* на территории Хакасии и в условиях интродукционного эксперимента. Данные по структуре и оценке состояния ценопопуляций позволяют определить текущее состояние вида в естественных условиях произрастания, а также служат прогностической основой при разработке мер их рационального использования. Результаты интродукционных исследований дают возможность говорить о перспективности выращивания *P. vulgaris* в условиях юга Красноярского края. Сведения о химическом составе растительного сырья, а также изучение накопления основных групп биологически активных веществ органами растения в разные фазы развития являются основанием для установления рациональных сроков сбора сырья и могут использоваться в производстве. Итогом изучения биологических особенностей *P. vulgaris* стало написание рекомендаций по ее выращиванию, которые следует учитывать при возделывании и введении вида в культуру.

Полученные результаты могут быть использованы при преподавании дисциплин «Ботаника. Анатомия и морфология растений», «Фитоценология», «Экология растений», спецкурса «Популяционная биология растений».

**Апробация работы.** Результаты исследований были представлены на XVII Международной научной школе-конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (г. Абакан, 2013); I Международной научной конференции «Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы» (г. Новосибирск, 2013); VI Международной конференции молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция» (г. Одесса, 2013); III (V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (г. Новосибирск, 2014); Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (г. Барнаул, 2013, 2015).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 2 в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы, приложения. Работа изложена на 249 страницах машинописного текста, содержит 35 рисунков и 19 таблиц. Библиографический список включает 348 источников, в том числе 38 иностранных.

## ГЛАВА 1. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ХАКАСИИ. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ

Популяционные исследования *P. vulgaris* проведены в пределах Алтае-Саянской горной области в Республике Хакасия, интродукционные наблюдения – на юге Красноярского края в Курагинском районе. В главе приводится краткая характеристика физико-географических условий территорий исследования. Очерк составлен на основе литературных данных (Градобоев, 1954; Гавлина, 1954; Воскресенский, 1957; Лиханов и др., 1961; Михайлов, 1961; Куминова, 1971; Куминова и др., 1976; Рельеф Алтае-Саянской..., 1988; Шимолин, 2000; Пешкова, 2001; Покровский и др., 2001; Макунина и др., 2003; Воеводина, 2008).

## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЕГО ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

*P. vulgaris* – единственный и широко распространенный на территории Хакасии представитель рода *Prunella* L. Изучаемый вид имеет циркумбореальный ареал. На евроазиатском континенте он распространен от Британских островов до Дальнего Востока, на севере доходит до Арктической зоны, южной границей являются территории Центральной, Юго-Западной и Юго-Восточной Азии (Printz, 1921; Борисова, 1954; Smith, 1972; Растительные..., 1991; Xi-Wen et al., 1994; Фризен, 1997). На территории Хакасии условно можно выделить три группы, образованные большим числом находений вида. Первая охватывает южную часть республики и заходит в Таштыпский район (Абаканский хребет и северный макросклон Западного Саяна). Отдельными местонахождениями *P. vulgaris* характеризуется юго-восточная часть северного макросклона Западного Саяна, граничащая с Красноярским краем (Бейский район Республики Хакасия). Вторая группа скоплений занимает западную и центральную части Аскизского и Усть-Абаканского районов (в пределах Абаканского хребта). На севере Хакасии, а именно на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау (Ширинский и Орджоникидзевский районы), располагается третья группа местонахождений. Местообитания особей вида, как правило, приурочены к лесному поясу.

В целом на территории Республики Хакасия *P. vulgaris* встречается в открытых, умеренно увлажненных фитоценозах в составе суходольных настоящих и лесных лугов, а также в несформированных сообществах. Вид отсутствует в плотно сомкнутых лесных ценозах, в засушливых условиях, редок в сильно переувлажненных местах обитания (болотистые местности). Установлено произрастание *P. vulgaris* на довольно богатых почвах в условиях сухолугового или влажнолугowego увлажнения.

## ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение *P. vulgaris* проводили в 2011–2015 гг. в различных типах луговых растительных сообществ Хакасии. Биоморфологический анализ осуществляли на особях, собранных в природе и выращенных из семян на интродукционном участке в Красноярском крае.

Экологическую характеристику *P. vulgaris* давали на основании ее распространения в различных фитоценозах. Собственные геоботанические описания сообществ с участием изучаемого вида обрабатывали с помощью пакета компьютерных программ IBIS 6.2 (Зверев, 2007). Описания выполняли по общепринятой методике (Корчагин, 1964) во всех сообществах, где была изучена структура ценопопуляций вида. Проведено 24 геоботанических описания с выявлением полного видового состава, общего проективного покрытия, субстрата, антропогенных факторов.

Жизненную форму характеризовали согласно представлениям И. Г. Серебрякова (1962, 1964) и Т. И. Серебряковой (1972, 1980) по взрослым особям, находящимся в

зрелом генеративном состоянии. Для ее установления, помимо собственных сборов, анализировали гербарные коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS), Томского государственного университета, г. Томск (ТК), Хакасского государственного университета им. Н. Ф. Катанова, г. Абакан (HGU). При описании жизненной формы особей *P. vulgaris*, выращенных в условиях интродукционного эксперимента, придерживались классификации В. Н. Голубева (1962).

Онтогенез описан по общепринятым методикам (Работнов, 1950а; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988). Проанализировано свыше 7 500 гербарных образцов. При биометрической характеристике особей учитывали высоту вегетативного и генеративного побегов, число генеративных побегов (только в эксперименте), длину и ширину листа, длину черешка, длину соцветия, длину главного корня, число боковых и придаточных корней, диаметр и длину корневища (только в природных ценопопуляциях), диаметр куста (только в эксперименте). Выборка в каждом онтогенетическом состоянии в природных условиях составила 25–30 особей и 10–25 особей при изучении в условиях интродукции.

Наблюдения за ритмом годичного развития и описание малого жизненного цикла *P. vulgaris* проводили согласно методике И. Г. Серебрякова (1947, 1954). Фенологические ритмы развития *P. vulgaris* в интродукционном эксперименте описывали по методике И. Н. Бейдемана (1974). Успех интродукции оценивали по комплексу признаков, предложенных Р. А. Карписоной (1987).

В природных ценопопуляциях (далее - ЦП) онтогенетическую структуру различных биоморф вида изучали с использованием популяционно-онтогенетического подхода (Работнов, 1950а, б; Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Заугольнова, 1994; Жукова, 1995; Глотов, 1998; Животовский, 2001; и др.).

При построении онтогенетических спектров и характеристике структуры ценопопуляций опирались на представления о базовом и характерном спектрах (Заугольнова, 1994; Черемушкина, 2008).

Для интегральной характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций применяли демографические показатели (Уранов, 1975; Одум, 1986; Жукова, 1987; Глотов, 1998; Животовский, 2001). При расчете показателя сходства изученных популяций (R) и его выборочной ошибки (mR) опирались на представления Л. А. Животовского (1979). Тип ценопопуляции устанавливали по классификации Т. А. Работнова (1945, 1950б), А. А. Уранова, О. В. Смирновой (1969) и классификации «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001).

Состояние 11 ценопопуляций оценено с использованием комплекса признаков (Заугольнова, 1985, 1994). Выбор признаков был обусловлен их информативностью, диапазоном варьирования и силой корреляционного взаимодействия (Злобин, 1989).

Изучение семенной продуктивности проводили по методике И. В. Вайнагий (1973, 1974) и Р. Е. Левиной (1981) на отобранных случайным способом из условий интродукции и естественных мест обитания модельных зрелых генеративных особях разных жизненных форм. Особенности прорастания семян (далее понятия «семена» и «эремы» используются в качестве синонимов) при разных режимах проращивания также изучали на семенах, собранных в природе и в интродукции (Майсурадзе и др., 1984). Семена наиболее часто встречающейся в Хакасии длиннокорневищной жизненной формы *P. vulgaris* высевали с целью изучения биологической (сырьевой) продуктивности (Майсурадзе и др., 1984).

Для определения содержания биологически активных веществ (далее - БАВ) использовали надземную часть (листья, соцветия, стебли) *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы. Растения собирали в разных эколого-ценотических условиях во время массового цветения. Для сравнения пробы сырья брали и в условиях интродукционного эксперимента в разные фенологические фазы. Определение содержания фе-

нольных соединений (флавонолов, катехинов и танинов), пектиновых веществ (пектинов и протопектинов), каротиноидов и сапонинов проведено сотрудниками лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Анализ количественного содержания групп БАВ проводили методами спектрофотометрии на СФ-26 (флавонолы, катехины, танины, каротиноиды), фотоэлектроколориметрии на ФЭК-58 (пектины, протопектины), гравиметрии (сапонины). Все показатели рассчитывали на абсолютно сухую массу сырья.

Результаты статистически обрабатывали при помощи пакетов компьютерных программ «EXCEL» и «STATISTICA 6.0».

#### ГЛАВА 4. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ОНТОГЕНЕЗ *PRUNELLA VULGARIS*

Исследования, проведенные нами на территории Республики Хакасия, позволили описать две жизненные формы *P. vulgaris* и изучить их онтогенез (Барсукова и др., 2014).

Среди наиболее существенных признаков–маркеров жизненных форм, и, как следствие, онтогенетических состояний травянистых многолетников, выделены следующие: тип корневой системы, появление и особенности строения корневища, способ нарастания, время заложения почек, цикличность побегов и их ветвление, начало вегетативного размножения.

*Длиннокорневищная биоморфа* наиболее часто встречается на изучаемой территории. Она характерна для особей *P. vulgaris*, произрастающих в составе суходольных настоящих и лесных лугов лесного пояса растительности Хакасии на суглинистых почвах (Рисунок 1, А). Кроме того, длиннокорневищная биоморфа описана и в несформированных растительных сообществах на субстратах, лишенных примеси песка (обочины дорог, придорожные насыпи).

*Кистекорневая биоморфа* формируется на песчаном субстрате суходольных настоящих и лесных лугов лесного пояса (Рисунок 1, Б). Появление песчаных выходов связано с сильной трансформацией в результате действия абиотических, биотических и антропогенных факторов (разрушение плодородного слоя почвы грязевыми потоками, земляными накопками и пороями животных).

У взрослых особей длиннокорневищной жизненной формы образуется слабодиффузный клон, состоящий из полицентрических систем парциальных побегов и кустов, связанных эпигеогенным длинным корневищем, или отдельных рамет, находящихся на разных этапах онтогенеза. У особей кистекорневой жизненной формы клоны компактные, состоят из кустящихся и некустящихся партикул. Основными структурными единицами длиннокорневищной биоморфы выступают дициклический среднерозеточный и озимый моноциклический полурозеточный монокарпический, а кистекорневой – дициклический полурозеточный монокарпический побеги. Для особей этого вида характерно образование большого числа вегетативных побегов с неполным циклом развития, выполняющих фотосинтезирующую функцию.

Онтогенезы семенных особей обеих жизненных форм сложные, неполные (отсутствуют особи в сенильном онтогенетическом состоянии). Длительность онтогенеза особей *P. vulgaris* длиннокорневищной биоморфы до начала вегетативного размножения – 4–7 лет, кистекорневой – 5–8 лет. Вегетативное размножение у особей обеих жизненных форм наступает в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии. У особей длиннокорневищной биоморфы раметы омоложены до имматурного, виргинильного или молодого генеративного состояний и способны к многократной партикуляции. В онтогенезе сменяются следующие фазы морфогенеза: первичный побег – первичный разветвленный побег – куртина – система парциальных побегов и кустов – парциальный куст – парциальный побег. Партикулы особей *P. vulgaris* кистекорневой биоморфы не омолаживаются, но способны к дальнейшей партикуляции. Последовательно сменяются фазы первичного побега – первичного разветвленного побега – первичного куста –

клона – кустящейся партикулы – некустящейся партикулы. Согласно классификации Л. А. Жуковой (1995) онтогенез особей длиннокорневищной жизненной формы относится к *G*-типу, *G*<sub>2</sub>-подтипу, а кистекорневой – к *B*-типу.

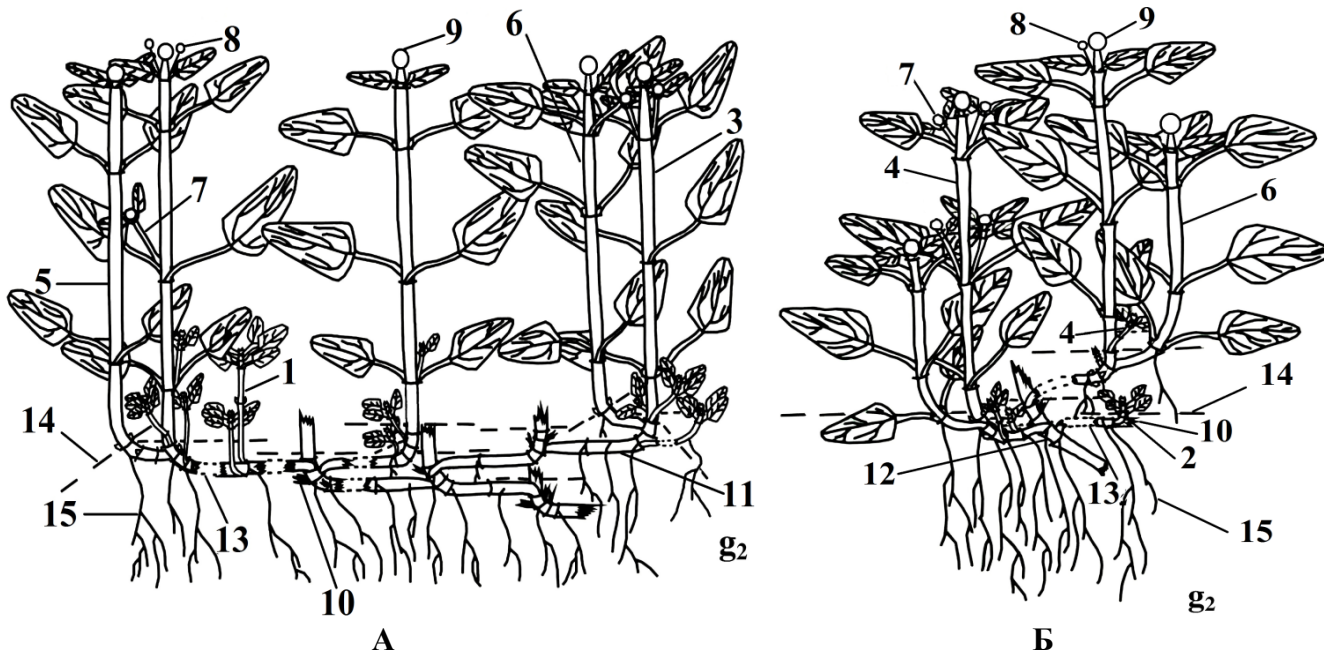


Рисунок 1 – Особи *Prunella vulgaris* длиннокорневищной (А) и кистекорневой (Б) жизненных форм в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии.

*Условные обозначения.* 1 – верхнерозеточный вегетативный побег; 2 – розеточный вегетативный побег; 3 – дициклический среднерозеточный генеративный побег; 4 – дициклический полурозеточный генеративный побег; 5 – озимый моноциклический полурозеточный генеративный побег; 6 – моноциклический удлиненный генеративный побег; 7 – параклади; 8 – парциальное соцветие; 9 – главное соцветие; 10 – отмерший побег; 11 – длинное корневище; 12 – короткое корневище; 13 – перегнивание корневища; 14 – поверхность почвы; 15 – придаточные корни (число придаточных корней показано условно).

В условиях интродукционного эксперимента у *P. vulgaris* формируется *стержне-кистекорневая биоморфа*. Взрослые особи представляют собой первичный куст, состоящий из 250–300 отличимых по структуре побегов: дициклических полурозеточных и среднерозеточных генеративных, озимых моноциклических полурозеточных и удлиненных генеративных, моноциклических удлиненных генеративных, а также розеточных, верхнерозеточных и/или удлиненных вегетативных. Основными структурными единицами выступают дициклические среднерозеточный и полурозеточный монокарпические побеги.

В большинстве случаев онтогенез семенных особей простой (лишь у отдельных особей возможна партикуляция), неполный (отсутствуют особи в субсенильном и сенильном онтогенетических состояниях, могут отсутствовать особи в молодом генеративном состоянии, часто отсутствуют старые генеративные особи). В онтогенезе сменяются фазы морфогенеза: первичный побег – первичный куст. Однако в случае перехода особей в старое генеративное состояние образуется компактный клон из кустящихся партикул. Длительность онтогенеза особей *P. vulgaris*, в отличие от естественных местообитаний, в условиях интродукционного эксперимента сокращается до 2, реже 3 лет. Установлено, что на смену и продолжительность онтогенетических состояний оказывает влияние время посева и появления всходов, а также погодные условия вегетационного сезона. В связи с этим у особей возможны два варианта онтогенеза. Начальные их этапы (*p-it*) присутствуют в обоих вариантах (Барсукова, 2015).



*1-й вариант.* При осеннем посеве и благоприятных условиях (устойчивые высокие среднесуточные температуры воздуха (20–25 °С) и отсутствие их резких колебаний, достаточное увлажнение) весны следующего года у тех особей *P. vulgaris*, которые появились раньше других, прегенеративный период сокращается, и они зацветают в первый год жизни. У особей последовательно сменяются состояния: виргинильное – молодое генеративное – зрелое генеративное.

*2-й вариант.* В случае осеннего посева (при неблагоприятных условиях весеннего сезона следующего года), а также весеннего посева у особей *P. vulgaris* длительность прегенеративного периода увеличивается, цветение наступает только на второй год жизни. У них отмечается пропуск молодого генеративного состояния: особи виргинильного состояния переходят в зрелое генеративное.

По шкале Р. А. Карпионовой (1987), учитывающей успех интродукции, установлена перспективность выращивания *P. vulgaris* на юге Красноярского края.

## **ГЛАВА 5. ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ И СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ *PRUNELLA VULGARIS***

В природе *P. vulgaris* – симподиально нарастающее многолетнее травянистое поликарпическое длительновегетирующее летне-зимнезеленое растение. Изучение малого жизненного цикла побегов длиннокорневищной биоморфы показало, что дициклический среднерозеточный и озимый моноциклический полурозеточный побег закладываются к середине-концу июля в розеточной части побега предыдущего порядка (Рисунок 2). Установлено, что внутривеичная фаза развития дициклического побега длится в течение 8 месяцев, по истечении которых почка трогается в рост, и на побеге разворачиваются зеленые листья весенней генерации (отмирают к началу осени). Позднее закладывается розеточная часть с листьями осенней генерации, которые погибнут к середине июня следующего года. Формирование генеративной сферы происходит только весной второго года жизни побега. На внепочечную фазу развития приходится 18 месяцев. Почки озимых моноциклических полурозеточных побегов трогаются в рост ко второй декаде сентября, образуется одна пара ассимилирующих листьев. На следующий год формируется удлиненная ортотропная часть побегов, они укореняются и зацветают. К концу лета надземная часть побегов отмирает до базальной части. Период развития озимого моноциклического полурозеточного побега от момента заложения до отмирания его удлиненной части длится около 14 месяцев.

Точно так же как и в естественных местах обитания, в условиях интродукции *P. vulgaris* относится к длительновегетирующим летне-зимнезеленым растениям. При сравнении ритма сезонного развития вида в природе и в культуре установлено, что особи проходят одинаковые фенологические фазы: вегетации, бутонизации, цветения, плодоношения и рассеивания эремов. Наступление фаз отличается в природе не более чем на 6–10 дней, а в интродукции – на 3–7 дней. В естественных местообитаниях погодные условия в год наблюдения, а именно теплая ранняя весна 2013 г., способствовали более раннему наступлению фенофаз бутонизации (середина второй декады июня), цветения (начало первой декады июля), плодоношения (конец второй декады июля) и рассеивания эремов (середина первой декады августа) по сравнению с 2012 г. (сдвиг на 6–10 дней), который отличался прохладной и дождливой весной. В интродукции различия в наступлении фенофаз могут быть связаны не только с метеорологическими условиями, но также и со временем появления всходов. Так, при осеннем посеве 2011 г. появление всходов *P. vulgaris* наблюдалось в первой декаде мая 2012 г. при сумме положительных температур  $> 5\text{ °C} - 161,5^\circ$  и  $> 10\text{ °C} - 84,4^\circ$  (Рисунок 3). Благодаря рано установившемуся и продолжительному теплоте периоду отдельные особи быстро образовали

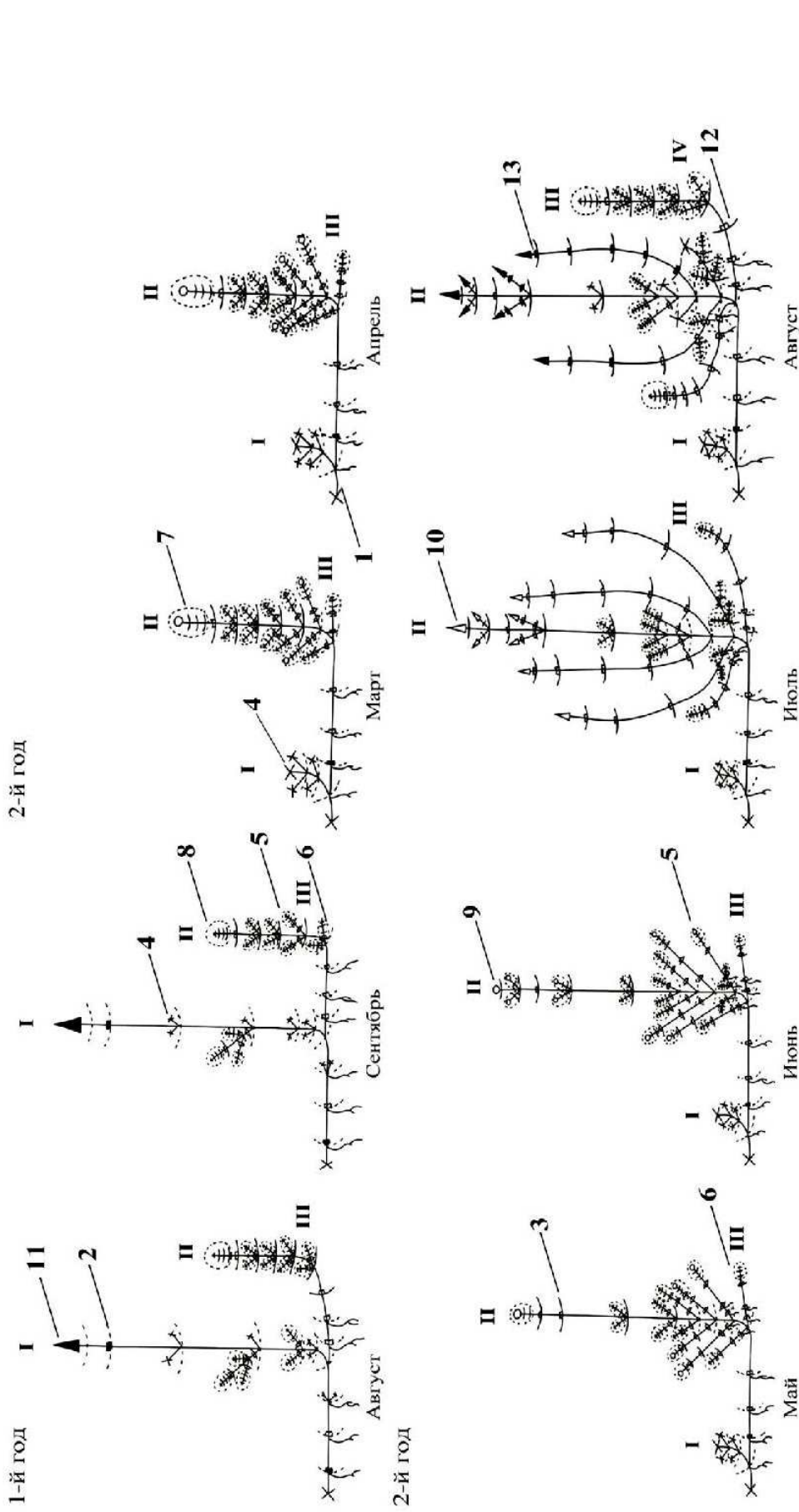


Рисунок 2 – Малый жизненный цикл дициклического среднерозеточного и озимого моноциклического полурозеточного монокарпических побегов *Prunella vulgaris* длиннокорневидной жизненной формы.

Условные обозначения. I–IV порядок ветвления. Узлы раздвинуты условно, поверхность почвы не показана. 1 – многолетняя часть; 2 – отмерший лист; 3 – ассимилирующий лист; 4 – отмерший побег; 5 – озимый моноциклический полурозеточный побег; 6 – дициклический среднерозеточный побег; 7 – открытая генеративная почка; 8 – открытая вегетативная почка; 9 – бутон; 10 – соцветие; 11 – отмершее соцветие; 12 – живые почки; 13 – отмершие почки.

мощную надземную массу, перешли в молодое генеративное состояние и зацвели. Остальные же остались в вегетативном состоянии. По сравнению с фенологическими фазами 2012 г. в природе, в условиях интродукции фаза бутонизации началась на 5 дней позднее (конец третьей декады июня), время наступления остальных стадий не различается, и только фаза рассеивания эремов в интродукции наступила на 10 дней раньше (середина первой декады августа), что, вероятно, связано с расположением интродуцированных особей на открытом местообитании. В 2013 г. перезимовавшие особи перешли в зрелое генеративное состояние. Фенологические спектры особей, цветущих в 2012 г., во второй год вегетации совпали с фенологическими фазами ранее нецветущих особей. Наступление фенофаз в культуре в 2013 г. также незначительно отличается от природы. Исключение представляют только фазы цветения (начало третьей декады июня) и рассеивания эремов (конец третьей декады июля), начавшиеся в интродукции раньше на 10 и 7 дней соответственно.

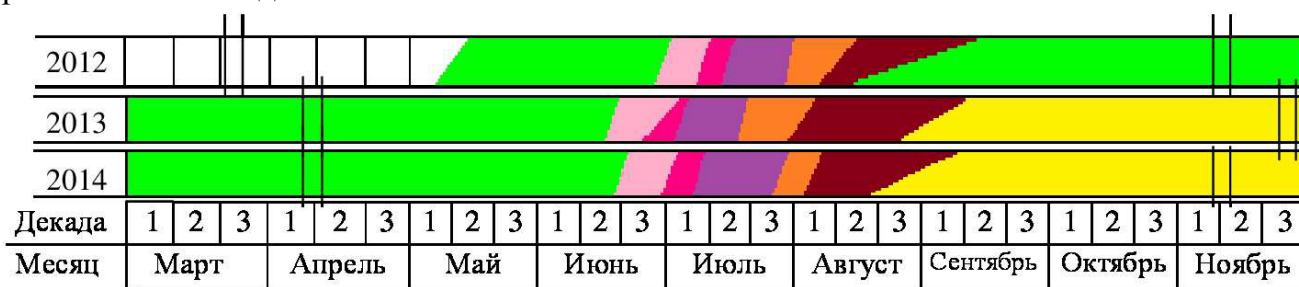


Рисунок 3 – Фенологические спектры *Prunella vulgaris* в интродукционном эксперименте при осеннем посеве 2011 г.

Условные обозначения: || – установление или сход снежного покрова; ■ – отрастание и вегетация; ■ – бутонизация; ■ – начало цветения; ■ – массовое цветение; ■ – окончание цветения и плодоношение; ■ – рассеивание эремов; ■ – окончание вегетации.

Весной 2014 г. единичные оставшиеся в живых особи перешли в старое генеративное состояние. Начало бутонизации отмечено в конце второй декады июня, цветения – третьей декады, плодоношения и рассеивания эремов – в конце третьей декады июля и в начале первой декады августа соответственно.

Отмечено варьирование продолжительности фенологических фаз в природе и культуре, что вызвано более мощной морфоструктурой интродуцированных особей, а именно числом генеративных побегов и цветков в соцветиях. Наиболее существенно различия сказываются на длительности фаз цветения и рассеивания эремов при сравнении природных особей и культурных особей второго года вегетации (зрелые генеративные особи).

## ГЛАВА 6. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *PRUNELLA VULGARIS*

Изучение показателей семенной продуктивности особей *P. vulgaris* длиннокорневичной (ЦП 2, 9) и кистекорневой (ЦП 20, 21) жизненных форм проводили в вегетационный период 2012–2014 гг. на четырех модельных ценопопуляциях, расположенных в разных эколого-фитоценологических условиях: на лесных мятликово-ежовом (ЦП 2) и злаково-хвощевом (ЦП 20), а также на настоящих манжетковом (ЦП 9) и ежово-очитковом (ЦП 21) лугах (Таблица 1).

Сравнение показателей потенциальной семенной продуктивности (ПСП) у особей обеих жизненных форм в большинстве случаев показало их сходство. Самые высокие значения потенциальной семенной продуктивности складываются во всех изученных эколого-ценологических условиях обитания в 2012 г., низкие – в 2013 г. или 2014 г. При этом наиболь-

шие значения продуктивности (ПСП –  $160,32 \pm 9,59$  шт.; РСП –  $149,24 \pm 8,77$  шт.) отмечены в 2012 г. на лесных, а наименьшие (ПСП –  $85,44 \pm 6,17$  шт.; РСП –  $73,64 \pm 4,98$  шт.) – в 2013 г. на настоящих лугах. Значения реальной семенной продуктивности в условиях как природы, так и культуры, немногим ниже значений потенциальной семенной продуктивности.

Таблица 1 – Семенная продуктивность особей *Prunella vulgaris* в естественных местообитаниях (на 1 генеративный побег)

№ ЦП	Год	ПСП, шт.	V*, %	РСП, шт.	V, %	Кпр, %
2	2012	$160,32 \pm 9,59^{**}$ 84-240	29,91	$149,24 \pm 8,77$ 76-229	29,38	93,1
	2013	$135,68 \pm 8,04$ 72-216	29,65	$122,40 \pm 8,12$ 48-207	33,18	90,2
	2014	$125,76 \pm 6,54$ 72-192	26,00	$111,20 \pm 5,97$ 62-186	26,86	88,4
9	2012	$121,28 \pm 7,96$ 72-192	32,82	$110,76 \pm 7,22$ 61-181	32,57	91,5
	2013	$100,80 \pm 6,04$ 48-168	29,96	$85,84 \pm 6,46$ 29-142	37,62	85,2
	2014	$111,36 \pm 4,97$ 48-168	22,33	$101,08 \pm 4,65$ 40-152	22,98	90,7
20	2012	$134,88 \pm 8,59$ 36-216	31,87	$124,72 \pm 8,17$ 28-204	32,77	92,4
	2013	$120,96 \pm 7,65$ 48-192	31,63	$109,44 \pm 6,82$ 36-174	31,19	90,4
	2014	$111,52 \pm 11,95$ 24-168	53,58	$96,84 \pm 10,76$ 16-156	55,58	86,8
21	2012	$112,64 \pm 8,03$ 36-168	35,67	$103,76 \pm 7,61$ 24-156	36,69	92,1
	2013	$85,44 \pm 6,17$ 36-144	36,11	$73,64 \pm 4,98$ 27-111	33,83	86,2
	2014	$98,80 \pm 6,82$ 24-144	34,47	$87,24 \pm 5,50$ 24-124	31,54	88,2

Примечание. \* – коэффициент вариации; \*\* – над чертой – среднее значение  $\pm$  ошибка среднего значения; под чертой – минимальное значение – максимальное значение.

При интродукции происходит возрастание всех элементов продуктивности в 2–5 раз вне зависимости от эколого-географического происхождения семян. Это связано с существенным увеличением на побегах числа цветков в главном соцветии (до 78 шт.), парциальном соцветии и паракладях (до 48 шт.). Кроме того, различия репродуктивных показателей обусловлены онтогенетическим состоянием растений. Так, наибольшие значения ПСП (до 688 шт.) и РСП (до 676 шт.) наблюдаются у особей второго года вегетации, т. е. у особей зрелого генеративного состояния (Таблица 2). Коэффициент семенной продуктивности (Кпр) в природе колеблется в пределах от 85,2 до 93,1 %, в культуре – от 94,0 до 96,6 %.

Всхожесть и энергия прорастания семян через 6 месяцев после сбора значительно выше по сравнению со всхожестью семян, хранившихся в течение 2 лет. Наибольшими значениями показателей отличаются особи длиннокорневищной жизненной формы. Процент прорастания обычно выше у эремов обеих жизненных форм, собранных на настоящих лугах (Таблица 3). Оптимальной для проращивания эремов оказывается температура 28–30 °С. При указанном температурном режиме всхожесть семян 6-месячного срока хранения колеблется от 62,5 до 90,5 %, через 2 года после сбора – от 30,0 до 69,5 %.

Таблица 2 – Семенная продуктивность особей *Prunella vulgaris* в условиях интродукции (на 1 генеративный побег)

№ ЦП	Год	ПСП, шт.	V, %	РСП, шт.	V, %	Кпр, %
2	2012	<u>366,72±11,29</u>	15,39	<u>352,92±10,90</u>	15,45	96,2
	1-й год вегетации*	264-480		240-457		
	2013	<u>499,64±18,23</u>	18,24	<u>493,52±17,91</u>	18,15	98,7
	2-й год вегетации*	336-648		331-631		
	2014	-***	-	-	-	-
	3-й год вегетации					
9	2012	<u>308,48±9,93</u>	16,11	<u>297,88±9,47</u>	15,90	96,6
	1-й год вегетации	216-384		198-359		
	2013	<u>547,84±13,01</u>	11,87	<u>537,24±13,05</u>	12,14	98,0
	2-й год вегетации	444-688		436-676		
	2014	<u>318,68±12,61</u>	19,78	<u>299,56±12,56</u>	20,96	94,0
	3-й год вегетации**	144-408		136-388		
20	2012	<u>306,40±9,88</u>	16,13	<u>295,44±10,02</u>	16,97	96,4
	1-й год вегетации	192-384		187-374		
	2013	<u>463,84±16,78</u>	18,09	<u>449,88±16,73</u>	18,59	97,0
	2-й год вегетации	336-624		331-615		
	2014	<u>296,60±15,87</u>	26,75	<u>283,80±16,12</u>	28,41	95,7
	3-й год вегетации	120-408		116-401		
21	2012	-	-	-	-	-
	1-й год вегетации					
	2013	<u>456,20±17,76</u>	19,47	<u>441,76±17,27</u>	19,54	96,8
	2-й год вегетации	336-600		325-598		
	2014	-	-	-	-	-
	3-й год вегетации					

Примечание. \* – у генеративных особей 1 и 2 года вегетации подсчет показателей проводили на побегах I или II порядков; \*\* – у генеративных особей 3 года вегетации подсчет показателей проводили на побегах III или IV порядков; \*\*\* – отсутствие особей или отсутствие у них генеративных побегов. Остальные обозначения те же, что и в таблице 1.

Таблица 3 – Особенности прорастания эремов *Prunella vulgaris* естественных местообитаний

№ ЦП	6 месяцев хранения (t = 28–30 °С)*		2 года хранения (t = 28–30 °С)	
	Всхожесть, %	Число проросших эремов (на 10-й день), %	Всхожесть, %	Число проросших эремов (на 10-й день), %
2	65,5	54,0	53,5	53,5
9	90,5	86,5	69,5	64,5
20	62,5	62,5	30,0	30,0
21	86,5	86,5	49,0	47,0

Примечание. \* – температурный режим.

Всхожесть семян, собранных в культуре, несколько выше (до 97,5 %), чем в природе. Выше энергия прорастания (96,5 % на 10-й день проращивания). Высокая всхожесть и коэффициент семенной продуктивности позволяют считать *P. vulgaris* видом с хорошей потенциальной способностью к семенному размножению. В природе появление всходов носит нерегулярный характер и зависит от погодных условий (температура воздуха, выпадение осадков) текущего года, а также от общего проективного покрытия сообщества, в котором произрастает вид. Так, снижение числа сопутствующих видов

приводит к прорастанию значительной части семян, и, напротив, их увеличение резко тормозит появление всходов и дальнейшее их выживание.

Биологическая продуктивность особей *P. vulgaris* в культуре выше, по сравнению с их естественными местами обитания. Наибольшей надземной массой отличаются особи второго года вегетации в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии при плотности посева 100 семян/пог. м. Надземная масса сухого сырья, полученного в интродукции с особей второго года вегетации ( $228,05 \pm 36,05$  г/пог. м), более чем в 10 раз превышает сухую массу сырья, собранного в природе ( $g_2-3,17$  г/м<sup>2</sup>).

## ГЛАВА 7. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ОЦЕНКА ИХ СОСТОЯНИЯ

Во всех исследованных фитоценозах изученные ценопопуляции характеризуются резким варьированием средних значений экологической плотности особей (от  $28,8 \pm 5,8$  до  $188,5 \pm 29,8$  особей/м<sup>2</sup>), которая зависит от эколого-фитоценологических и антропогенных факторов.

Ценопопуляции *P. vulgaris* обеих жизненных форм нормальные, в основном неполночленные. Самоподдержание ценопопуляций вида длиннокорневищной биоморфы осуществляется семенным и вегетативным путем, кистекорневой – семенным. Онтогенетическая структура вне зависимости от эколого-ценологической приуроченности имеет один тип спектра: левосторонний, в большинстве случаев – одновершинный (Рисунки 4, 5).

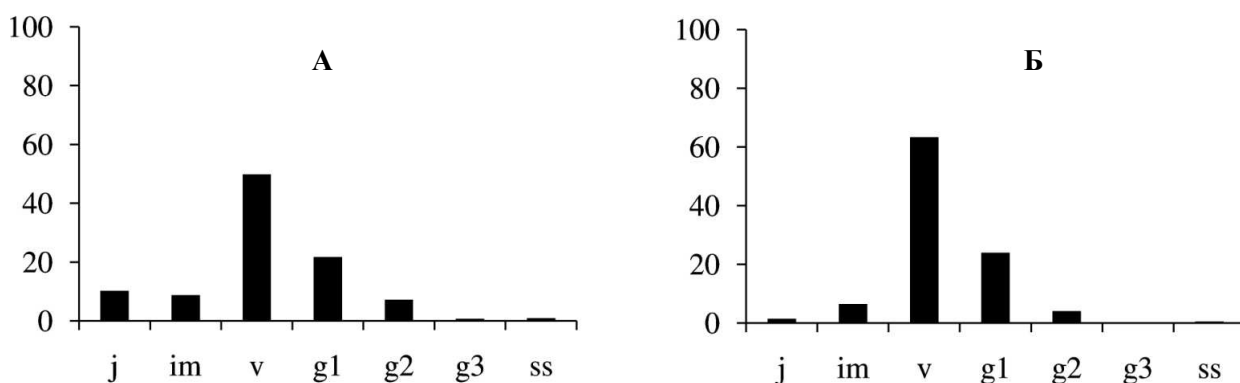


Рисунок 4 – Онтогенетические спектры ценопопуляций *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы.

А – базовый спектр для слабонарушенных сообществ; Б – усредненный спектр для сообществ с интенсивной антропогенной нагрузкой (ось ОХ – онтогенетическое состояние; ось ОУ – число особей, %).

Правая часть спектров ценопопуляций характеризуется низкой долей особей в старом генеративном и субсенильном состояниях или вовсе их отсутствием, что связано с небольшой продолжительностью их жизни и быстрым отмиранием. У *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы в базовом спектре для слабонарушенных сообществ и в усредненном спектре для сообществ с интенсивной антропогенной нагрузкой абсолютный максимум приходится на виргинильные, в редких случаях на молодые генеративные особи. В слабонарушенных фитоценозах в некоторых ценопопуляциях обнаружена двухвершинность онтогенетических спектров, в случае которой абсолютный и локальный максимумы приходятся на ювенильные или виргинильные особи.

Установлено, что онтогенетическая структура определяется биологическими свойствами вида, а именно небольшой продолжительностью начальных этапов онтогенеза (*p-im*), увеличением длительности пребывания особей в виргинильном состоянии до 3 лет, интенсивным вегетативным размножением в зрелом генеративном состоянии, происходящим с образованием омоложенных рамет.



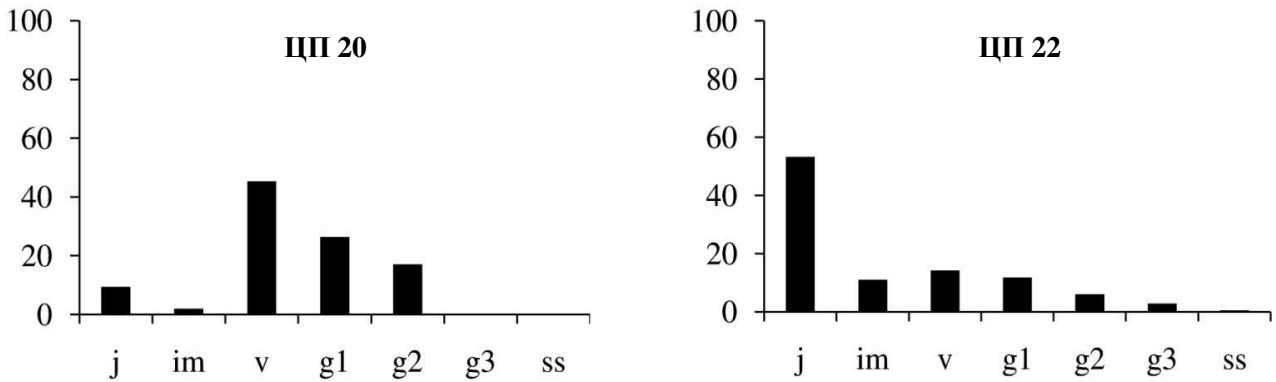


Рисунок 5 – Левосторонний онтогенетический спектр ценопопуляций 20, 22 *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы.

У *P. vulgaris* кистекорневой жизненной формы абсолютный максимум приходится на виргинильные, реже на ювенильные особи. Накопление особей в ювенильном онтогенетическом состоянии связано с хорошим семенным размножением. Однако быстрое прохождение начальных этапов онтогенеза (*p-im*) и увеличение длительности жизни особей в виргинильном состоянии объясняют появление пика на последних.

По классификации «дельта-омега» все изученные ценопопуляции относятся к молодым, реже – к зреющим (ЦП 2, 13).

Для оценки состояния ценопопуляций были выбраны ценопопуляции *P. vulgaris* длиннокорневищной и кистекорневой жизненных форм, с учетом их разнообразной эколого-ценотической приуроченности и антропогенной нагрузки (Рисунок 6).

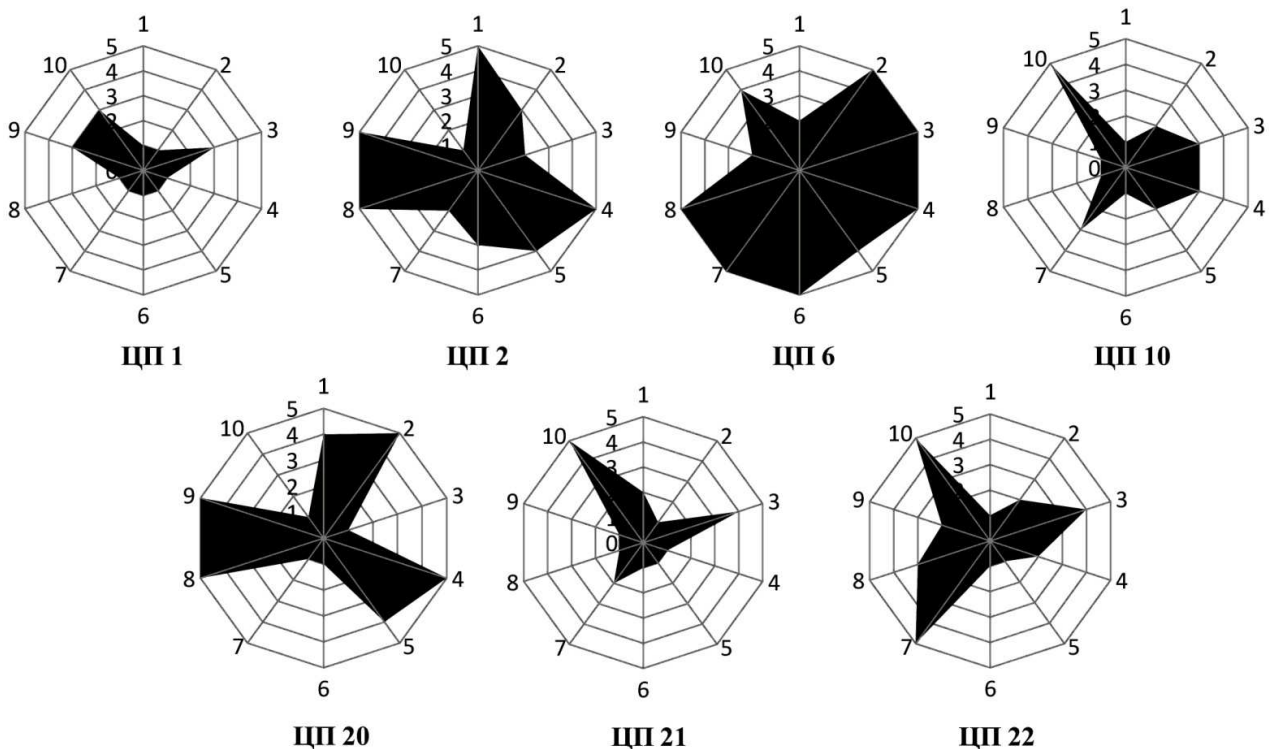


Рисунок 6 – Оценка состояния ценопопуляций *Prunella vulgaris* длиннокорневищной (ЦП 1,2,6,10) и кистекорневой (ЦП 20–22) жизненных форм (в баллах).

**Организменные признаки:** 1 – число генеративных побегов, шт.; 2 – высота генеративных побегов, см; 3 – число вегетативных побегов, шт.; 4 – ПСП растения  $g_2$ , шт./особь; 5 – биомасса растения  $g_2$ , г.  
**Популяционные признаки:** 6 – эффективная плотность ценопопуляции; 7 – плотность, особь/м<sup>2</sup>; 8 – биомасса растений, особь/м<sup>2</sup>; 9 – доля  $g_2$  растений, %; 10 – доля j-im-v растений, %.

Выявлено, что максимальные значения сумм баллов организменных и популяционных признаков у особей обеих жизненных форм складываются в ценопопуляциях, изученных на лесных лугах (ЦП 2, 6, 20). Вероятно, именно сообщества лесных лугов являются благоприятными для роста и развития *P. vulgaris*, поскольку в них формируется мощная надземная часть растения, наблюдаются высокие показатели биомассы особей, значительные показатели доли зрелых особей и плотности особей.

В пессимальном состоянии находятся ценопопуляции на пырейном (ЦП 1) и ежово-очитковом (ЦП 21) настоящих лугах. В них выявлены самые низкие показатели суммы баллов по организменным и популяционным признакам.

Остальные ценопопуляции (ЦП 10, 22), изученные на настоящих лугах, занимают промежуточное положение. Сумма баллов организменных признаков в этих условиях ниже (ЦП 22) или равна популяционным (ЦП 10). Проведенные исследования показали, что лесные луга можно считать реальным оптимумом для вида *P. vulgaris* длиннокорневичной и кистекорневой жизненных форм.

## **ГЛАВА 8. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ *PRUNELLA VULGARIS* В ПРИРОДЕ И В ИНТРОДУКЦИОННОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ**

Для анализа на содержание основных групп БАВ *P. vulgaris* использовали надземную часть растений, собранных в условиях естественного произрастания в фазе массового цветения и в условиях интродукционного эксперимента в разные фазы развития: вегетации, бутонизации, начала цветения, массового цветения, окончания цветения и начала плодоношения.

Биохимические исследования показали, что надземная часть *P. vulgaris* характеризуется значительным содержанием практически всех исследуемых БАВ.

В естественных условиях произрастания наибольшим содержанием флавонолов отличаются листья *P. vulgaris* (1,11–3,92 %). Наблюдается тенденция повышения накопления флавонолов при увеличении освещенности местообитания.

Содержание танинов в листьях *P. vulgaris*, произрастающей в Хакасии, высокое, в пределах 28,92–35,11 %, что в 1,5 раза выше, чем в репродуктивных органах (18,03–21,91 %). В стеблях накопление танинов незначительно (до 10,84 %).

Количество катехинов в надземной массе растений, собранных в природе, низкое, но остается относительно постоянным (0,02–0,06 %), что свидетельствует о стабильном их накоплении.

По нашим данным, в естественных условиях содержание пектинов примерно в 8 раз уступает содержанию протопектинов. Наибольшим накоплением пектинов отличаются листья растений (0,98–1,49 %), редко – репродуктивные органы (до 1,47 %), тогда как протопектины присутствуют и в репродуктивных органах (8,35–10,05 %), и в листьях (7,32–10,12 %), и в стеблях (6,50–8,21 %) в значительных количествах.

Вся надземная часть *P. vulgaris* может быть источником сапонинов, особенно много их накапливается в листьях – 15,79–21,91 %. Репродуктивные органы и стебли содержат меньшее их количество (8,47–10,53 % и 13,51–13,81 % соответственно).

Нами установлено, что в листьях *P. vulgaris* присутствует достаточно большое количество каротиноидов (до 76,97–107,02 мг%). В репродуктивных органах и стеблях их намного меньше (соответственно 21,22–25,16 мг% и 3,45–10,40 мг%).

В интродукционном эксперименте в фазе вегетации листья *P. vulgaris* содержат около 0,61 % флавонолов. В процессе роста и развития растений происходит постепенное увеличение флавонолов в листьях до 2,22 % в начале цветения и 2,41 % в период массового цветения. В фазе окончания цветения и начала плодоношения их содержание снижается до 1,84 %. В репродуктивных органах и стеблях флавонолов меньше, чем в листьях. Наи-



большее их количество также отмечено в начале цветения и массовом цветении. Количество флавонолов в репродуктивных органах в периоды начала цветения и массового цветения не превышает 1,78 и 1,03 %, в стеблях – 0,60 и 0,41 % соответственно.

Максимальное содержание танинов отмечено в листьях *P. vulgaris* в фазе бутонизации (25,40 %). К массовому цветению их количество постепенно снижается до 21,15 %. Некоторый подъем наблюдается к концу вегетации (23,35 %). В репродуктивных органах содержание танинов так же, как и флавонолов, ниже, чем в листьях (1,71–25,09 %). Повышение наблюдалось только в фазу бутонизации (до 22,88 %) и начала цветения (25,09 %). В стеблях танинов мало (4,27–9,65 %).

Количество катехинов в сырье, собранном на интродукционном участке, так же, как и в природном сырье, остается на одном уровне (0,02–0,06 %).

Пектиновые вещества представлены в основном протопектинами. Пектинов в надземной массе *P. vulgaris* в 5 раз меньше, чем протопектинов. В листьях содержание пектинов варьируется от 1,48 до 2,73 %, достигая наибольшего содержания в начале цветения и наименьшего – в фазе окончания цветения и начала плодоношения. В репродуктивных органах и стеблях их количество ниже (0,61–1,46 % и 0,33–0,96 % соответственно). Наибольшим накоплением протопектинов отличаются репродуктивные органы и стебли растений. Самое высокое их содержание отмечено в начале цветения (в репродуктивных органах – 8,44 %, в стеблях – 8,60 %). К концу вегетации количество протопектинов снижалось. В листьях протопектинов примерно в 1,5 раза меньше.

В динамике накопления сапонинов отмечены два срока наибольшего их содержания. В фазе вегетации накопление сапонинов максимально в стеблях (30,03 %), но к началу бутонизации оно снижается. В начале цветения содержание сапонинов увеличивается в листьях (25,96 %). В репродуктивных органах их количество варьируется в пределах от 5,37 до 21,91 %, достигая большего значения в начале цветения.

По нашим данным, максимальное количество каротиноидов в листьях *P. vulgaris* приходится на фазы вегетации (106,91 мг%) и окончания цветения и начала плодоношения (159,35 мг%), а в остальные периоды оно снижается (до 82,22 мг%). В репродуктивных органах и стеблях содержание каротиноидов гораздо ниже и составляет 4,85–30,77 % и 2,66–23,91 мг% соответственно.

Проведенное исследование показало, что в естественных условиях произрастания и в условиях интродукционного эксперимента наиболее богаты флавонолами, танинами, катехинами, пектинами, сапонинами и каротиноидами листья *P. vulgaris*, протопектинами – вся надземная масса. В природе наибольшее содержание большинства исследованных веществ зарегистрировано в сырье, собранном на манжетковом настоящем лугу, наименьшее – на лугах мятликово-ежовом лесном и разнотравно-злаковом настоящем. В целом накопление основных групп БАВ в надземной массе *P. vulgaris* в фазе массового цветения в естественных условиях и в условиях культуры различается незначительно. В интродукции наблюдается увеличение содержания пектинов. Максимальное накопление биологически активных веществ в культуре отмечено в период бутонизации – массового цветения, в природе – во время массового цветения. Следовательно, надземная масса *P. vulgaris*, собранная в эти фенологические фазы, может быть использована в качестве лекарственного сырья.

## ВЫВОДЫ

1. На территории Хакасии местонахождения *P. vulgaris* приурочены к открытым, умеренно увлажненным местообитаниям в составе формаций суходольных настоящих и лесных лугов лесного пояса. Вид часто произрастает в несформированных сообществах. Сплошных зарослей не образует и выступает в роли ассектатора.

2. В естественных ценозах *P. vulgaris* – это *длиннокорневищный* и *кистекорневой* многолетний поликарпик. Основными структурными единицами этих биоморф будут: дициклический среднерозеточный, дициклический полурозеточный и озимый моноциклический полурозеточный монокарпические побеги. В условиях интродукционного эксперимента *P. vulgaris* – *стержне-кистекорневой* двулетний монокарпик или малолетний поликарпик с дициклическими среднерозеточными и полурозеточными монокарпическими побегами.

3. В природе онтогенез семенных особей сложный, неполный. Вегетативное размножение наступает в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии. У особей длиннокорневищной биоморфы образуются слабодиффузные клоны с омоложенными до имматурного, виргинильного или молодого генеративного онтогенетических состояний раметами, способными к многократной партикуляции; у особей кистекорневой биоморфы формируются компактные клоны с неомоложенными партикулами, также способными к дальнейшей партикуляции. В интродукции онтогенез семенных особей простой, неполный, как правило, партикуляция отсутствует.

4. Для особей *P. vulgaris* выявлено два типа поливариантности онтогенеза: морфологическая и динамическая (по темпам развития). Для каждой жизненной формы характерен свой вариант морфогенеза, который определяется различиями эколого-фитоценологических условий и типом субстрата.

5. *P. vulgaris* относится к длительновегетирующим летне-зимнезеленым растениям. Прохождение фенологических фаз связано с погодными условиями местообитаний особей: колебаниями температуры воздуха, количеством осадков и характером их распределения, высотой снежного покрова и временем его схода. На фенофазы в интродукции влияние оказывает также и время появления всходов. Наступление фаз в природе отличается не более чем на 6–10 дней, в культуре – на 3–7 дней.

6. *P. vulgaris* – вид с хорошей потенциальной способностью к семенному размножению. В различных эколого-фитоценологических условиях потенциальная семенная продуктивность особей длиннокорневищной и кистекорневой жизненных форм варьирует в среднем от 85,4 до 160,3 шт., реальная – от 73,6 до 149,2 шт.; всхожесть эремов при оптимальном режиме проращивания колеблется от 62,5 до 90,5 %. Появление всходов в природе носит нерегулярный характер и зависит от погодных условий (температура воздуха, количество осадков) текущего года, а также от общего проективного покрытия сообщества. В условиях интродукции показатели семенной продуктивности увеличиваются в 2–5 раз, проращивания эремов – не более чем в 1,5 раза.

7. Биологическая продуктивность особей *P. vulgaris* в культуре в 5–10 раз выше, по сравнению с их естественными местами обитания (19,77 г/м<sup>2</sup>). Наибольшей надземной массой отличаются особи второго года вегетации зрелого генеративного онтогенетического состояния (228,05 ± 36,05 г/пог. м) при плотности посева в 100 семян на 1 пог. м.

8. Исследованные природные ценопопуляции *P. vulgaris* обеих жизненных форм – нормальные, в основном неполночленные. Большинство ценопопуляций характеризуются левосторонним одновершинным онтогенетическим спектром. Плотность особей *P. vulgaris* разных жизненных форм в среднем варьирует в широких пределах от 28,8 до 188,5 особей/м<sup>2</sup> и находится в прямой зависимости от эколого-фитоценологического окружения и антропогенной нагрузки. Оценка состояния ценопопуляций *P. vulgaris* обеих жизненных форм по организменным и популяционным признакам выявила, что лесные луга можно считать реальным оптимумом для вида.

9. В естественных условиях произрастания и в условиях интродукции содержание основных биологически активных веществ в надземной массе *P. vulgaris* в фазе массового цветения различается незначительно. В культуре наблюдается увеличение количества

пектинов (в природе – 2,73 %, в культуре – 3,57 %). Листья *P. vulgaris* наиболее богаты флавонолами (3,92 %), танинами (35,11 %), пектинами (1,49 %), сапонинами (21,91 %) и каротиноидами (107,02 мг%), надземная масса в целом – протопектинами (25,79 %). Максимальное накопление этих веществ в культуре отмечено в период бутонизации – массового цветения, в природе – в период массового цветения.

10. По характеру роста, развития, размножения и содержания биологически активных веществ *P. vulgaris* является перспективным видом для выращивания в условиях юга Красноярского края.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в рецензируемых изданиях из списка ВАК

1. Барсукова, И. Н. Онтогенез и жизненная форма *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в Республике Хакасия / И. Н. Барсукова, В. А. Черемушкина // Растительные ресурсы. – 2014. – Т. 50, вып. 3. – С. 347–359.
2. Мяделец, М. А. Содержание биологически активных веществ в *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в зависимости от фазы развития / М. А. Мяделец, Т. А. Кукушкина, И. Н. Барсукова // Сибирский медицинский журнал (Иркутск). – 2014. – Т. 127, № 4. – С. 102–105.

### Статьи в прочих изданиях

3. Барсукова, И. Н. Биология прорастания семян *Prunella vulgaris* L. / И. Н. Барсукова // Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция: материалы VI Междунар. конф. молодых ученых (Одесса, 13–17 мая 2013 г.). – Одесса: Печатный дом, 2013. – С. 121–123.
4. Барсукова, И. Н. Биология *Prunella vulgaris* L. в Хакасии / И. Н. Барсукова // Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы: материалы I Междунар. конф. (Новосибирск, 21–22 мая 2013 г.). – Новосибирск: Изд-во НГАУ, 2013. – С. 22–24.
5. Барсукова, И. Н. Семенная продуктивность *Prunella vulgaris* L. в природных условиях Хакасии и интродукции / И. Н. Барсукова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник статей по матер. XII Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 28–30 октября 2013 г.). – Барнаул: ИП Колмогоров И. А., 2013. – С. 216–217.
6. Малышева, Ю. С. Жизненное состояние особей *Prunella vulgaris* L. и их ценопопуляций в луговых растительных сообществах / Ю. С. Малышева, И. Н. Барсукова // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: материалы XVII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. – Абакан: Изд-во ФГБОУ ВПО «ХГУ им. Н. Ф. Катанова», 2013. – Т. I, вып. 17. – С. 27–28.
7. Барсукова, И. Н. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.) (длиннокорневищная жизненная форма) / И. Н. Барсукова, В. А. Черемушкина // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2013. – Т. VII. – С. 278–284.
8. Барсукова, И. Н. Особенности онтогенезов разных жизненных форм *Prunella vulgaris* L. в условиях Хакасии / И. Н. Барсукова // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы III (V) Всерос. молод. конф. с участием иностр. ученых (Новосибирск, 10–14 ноября 2014 г.). – Новосибирск: Изд-во «Академиздат», 2014. – С. 94–95.
9. Мяделец, М. А. Содержание биологически активных веществ в *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в зависимости от фазы развития и условий произрастания / М. А. Мяделец, И. Н. Барсукова // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы III (V) Всерос. молод. конф. с участием иностр. ученых (Новосибирск, 10–14 ноября 2014 г.). – Новосибирск: Изд-во «Академиздат», 2014. – С. 168–169.
10. Барсукова, И. Н. Краткие итоги развития *Prunella vulgaris* L. в условиях интродукции в Красноярском крае / И. Н. Барсукова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник статей по матер. XIV Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 250–252.