

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«ХАКАССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. Н.Ф. КАТАНОВА»

На правах рукописи

БАРСУКОВА Ирина Николаевна

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

03.02.01 – «Ботаника»

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук, профессор
В.А. Черемушкина

Абакан – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1 ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ХАКАСИИ. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ	8
1.1 Природно-климатические условия Хакасии	8
1.2 Характеристика района интродукции	10
ГЛАВА 2 ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЕГО ЭКОЛОГО- ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	12
2.1 Характеристика <i>Prunella vulgaris</i>	12
2.2 Географическая и фитоценотическая приуроченность <i>Prunella vulgaris</i> в Хакасии	19
2.3 Экологические особенности <i>Prunella vulgaris</i>	25
ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	30
3.1 Методы исследования	30
3.2 Характеристика местообитаний изученных ценопопуляций	41
ГЛАВА 4 ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ОНТОГЕНЕЗ PRUNELLA VULGARIS	46
4.1 Некоторые аспекты изучения жизненной формы, онтогенеза растений и его поливариантности	46
4.2 Разнообразие жизненных форм и особенности онтогенеза <i>Prunella vulgaris</i>	56
4.2.1 Онтогенез <i>Prunella vulgaris</i> в естественных условиях обитания	58
4.2.2 Онтогенез <i>Prunella vulgaris</i> в интродукционном эксперименте	67
4.2.3 Поливариантность онтогенеза <i>Prunella vulgaris</i>	79
ГЛАВА 5 ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ И СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ PRUNELLA VULGARIS	83
5.1 Общие представления о побегообразовании и сезонном ритме развития растений	83
5.2 Ритм годичного развития и малый жизненный цикл <i>Prunella vulgaris</i> в природе	87

5.3 Сезонное развитие <i>Prunella vulgaris</i> в интродукционном эксперименте.....	96
ГЛАВА 6 РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ <i>PRUNELLA VULGARIS</i>.....	103
6.1 Понятие о семенной продуктивности растений.....	103
6.2 Особенности репродуктивной биологии <i>Prunella vulgaris</i>	106
6.3 Семенная продуктивность <i>Prunella vulgaris</i> в природе и в интродукционном эксперименте.....	109
6.4 Биология прорастания эремов <i>Prunella vulgaris</i> в природе и в интродукционном эксперименте.....	116
6.5 Биологическая продуктивность <i>Prunella vulgaris</i> в природе и в интродукционном эксперименте.....	125
ГЛАВА 7 ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ОЦЕНКА ИХ СОСТОЯНИЯ.....	128
7.1 Представление об онтогенетической структуре и оценке состояния ценогенетических популяций.....	128
7.2 Плотность особей <i>Prunella vulgaris</i> в Хакасии.....	137
7.3 Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Prunella vulgaris</i> в Хакасии	147
7.4 Оценка состояния ценопопуляций <i>Prunella vulgaris</i> в Хакасии.....	160
ГЛАВА 8 ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ <i>PRUNELLA VULGARIS</i> В ПРИРОДЕ И В ИНТРОДУКЦИОННОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ.....	174
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ВЫРАЩИВАНИЮ <i>PRUNELLA VULGARIS</i>	181
ВЫВОДЫ.....	182
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	185
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	218

ВВЕДЕНИЕ

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 ценологических популяций *P. vulgaris* для выявления закономерностей устойчивого развития вида в природе и в условиях интродукции.

Задачи:

1. Выявить распространение и эколого-фитоценологическую приуроченность *P. vulgaris* в Хакасии;
2. 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;
3. Описать особенности побегообразования и ритм годичного развития *P. vulgaris* в природе и интродукции;
4. Рассмотреть особенности репродуктивной биологии и биологической продуктивности изучаемого вида в природе и в интродукционном эксперименте;
5. Исследовать онтогенетическую структуру ценопопуляций разных жизненных форм *P. vulgaris* в Хакасии и дать оценку их состояния;
6. 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-ценологических условиях обитания обеспечивается формированием длиннокорневищной и кистекорневой жизненных форм.
2. Сокращение продолжительности онтогенеза изучаемого вида до 2-х 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-фитоценологических 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.

Благодарности. Выражаю глубокую Благодарность своему Наставнику и Научному руководителю доктору биологических наук, профессору Вере Алексеевне Черемушкиной за ценные советы, дискуссии и поддержку на всех этапах написания работы. Считаю приятным долгом поблагодарить доктора биологических наук, профессора Галину Ивановну Высочину и сотрудников лаборатории фитохимии за помощь в определении содержания биологически активных веществ в образцах и обсуждении результатов. Особую признательность выражаю сотрудникам лаборатории интродукции лекарственных и пряно-ароматических растений к.б.н., с.н.с. Алексею Юрьевичу Асташенкову, к.б.н., с.н.с. Наталье Ивановне Гордеевой, к.б.н., с.н.с. Гульноре Робеховне Денисовой, к.б.н., н.с. Елизавете Кузьминичне Комаревцевой, к.б.н., с.н.с. Наталье Юрьевне Курочкиной, к.б.н., н.с. Евгении Борисовне Таловской за постоянное внимание к моей работе и критические замечания.

Отдельные и самые глубокие слова благодарности и признательности выражаю своим Родителям, Мужу и Дочери, поддерживающим меня во всех моих начинаниях.

ГЛАВА 1 ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ХАКАСИИ. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ

1.1 Природно-климатические условия Хакасии

Популяционные исследования *P. vulgaris* проведены в пределах Алтае-Саянской горной области на территории Хакасии.

Республика находится практически в центре Азиатского материка и является неоднородной: одна ее треть принадлежит равнинным пространствам Минусинских котловин и две трети – горным сооружениям Кузнецкого нагорья и Западного Саяна, обрамляющим котловины с запада и юга. Крупная межгорная Минусинская депрессия, окруженная со всех сторон горными поднятиями, располагается по обе стороны от долины Енисея и разделяется хребтами на самостоятельные котловины: Южно-Минусинскую, Сыдо-Ербинскую и Северо-Минусинскую, которые характеризуются степными и лесостепными ландшафтами (Куминова и др., 1976а; Покровский и др., 2001).

Кузнецкое нагорье на территории республики объединяет восточный макросклон Кузнецкого Алатау, Абаканский хребет и Батеневский кряж, в пределах которых преобладает среднегорный рельеф (800-1200 м) с подтаежными и горнотаежными ландшафтами (Покровский и др., 2001). Абсолютные высоты Кузнецкого Алатау увеличиваются с севера на юг до 2100 м, в результате чего в приподнятых частях развиваются высокогорные участки. Шлейф восточного макросклона Кузнецкого Алатау представлен лесостепной растительностью (Лиханов и др., 1961; Макунина и др., 2003). По характеру тектонической структуры Кузнецкое нагорье представляет собой систему остаточных массивов древней складчато-глыбовой горной страны, сложенную протерозойскими и нижнепалеозойским породами (Куминова и др., 1976а; Покровский и др., 2001).

Субмеридиональный Абаканский хребет связывает Кузнецкий Алатау и Батеневский кряж со структурами Западного Саяна. На территорию Хакасии заходит северный его макросклон, который занимает юго-западную часть республики и простирается от Кузнецкого Алатау в северо-восточном направлении (Градобоев, 1954; Михайлов, 1961; Куминова и др., 1976а; Покровский и др., 2001). Западный Саян, входящий в пределы Алтае-Саянской горной области, является частью обширного Мон-

голо-Сибирского горного пояса и в геологическом отношении представляет собой древне-палеозойское складчато-глыбовое сооружение, сложенное мощным комплексом палеозойских и докембрийских отложений (Рельеф Алтае-Саянской..., 1988). Он характеризуется расчлененным и крутосклонным среднегорным рельефом, наиболее высокие и расчлененные части которого расположены на юго-западе, где наивысшая точка (г. Каратош) имеет абсолютную высоту 2930 м. К северу и югу от осевого хребта высоты падают, достигая у границы с Минусинской впадиной 500-700 м (Воскресенский, 1957; Лиханов и др., 1961; Михайлов, 1961). Значительные площади высокогорий северного макросклона Западного Саяна принадлежат выровненным поверхностям с ледниковыми формами рельефа. В строении растительного покрова выделяются высокогорный и лесной пояса (Куминова и др., 1976а; Покровский и др., 2001).

Сочетание высоких хребтов и межгорных впадин определяют вертикальную зональность климатического режима Хакасии, в тесной зависимости от которого находятся и особенности распределения растительности по данной территории (Куминова, 1971; Куминова и др., 1976а; Пешкова, 2001; Покровский и др., 2001).

Климат Хакасии резко-континентальный, с большими амплитудами колебаний температур. Азиатский стационарный антициклон, расположенный зимой к югу от Саян, обуславливает суровость зим и малую мощность снежного покрова. Высокие горы видоизменяют процессы циркуляции воздушных масс, образуя внутри котловин нисходящие сухие и теплые воздушные течения – фены. В связи с этим климат республики характеризуется недостаточным увлажнением в степной зоне и преобладанием ветров юго-западного направления. Одной из особенностей климата Хакасии выступает инверсия в распределении зимних температур. Самым холодным месяцем является январь, средние температуры которого возрастают в направлении горных систем до – минус 14 °С. Воздух, переваливая через Саяны, нагревается, поэтому в предгорных частях республики зима теплее, чем на дне котловины. Распределение атмосферных осадков связано и с высотными условиями и экспозицией склонов. Наибольшее их количество (более 1500 мм в год) выпадает на высокогорных склонах Западного Саяна. Юго-западные и западные воздушные потоки, преодолевая высокогорные области Западного Саяна и Кузнецкого Алатау, охлаждаются и дают обильные осадки, поэтому минимальные суммы осадков (275-375 мм в год) отмечаются в пониженных частях Минусинских котловин. В лесостепи осадки составляют 380-500

мм, а в лесном поясе – до 1000 мм. Горные территории с высотами 800-1200 м и более высокогорные районы находятся в условиях избыточного увлажнения. Степная же зона характеризуется полуаридным или даже аридным климатом (Гавлина, 1954; Кумина и др., 1976а; Покровский и др., 2001).

Вышеуказанные географические и природно-климатические особенности Республики Хакасия являются основополагающими и определяют размещение *P. vulgaris* на ее территории.

1.2 Характеристика района интродукции

Интродукционные наблюдения за *P. vulgaris* осуществляли на юге Красноярского края в Курагинском районе (пгт. Курагино). По геоботаническому районированию Курагинский район входит в Алтае-Саянскую страну и принадлежит Минусинской степной, Восточно-Саянской и частично Западно-Саянской горнотаежным провинциям. Входит в Идринско-Курагинский лесостепной округ Южно-Минусинской котловины (Шимолин, 2000; Воеводина, 2008).

Климат района резко-континентальный, свойственный для области гор Южной Сибири. Характерны большие годовая и суточные амплитуды температуры воздуха, сравнительно небольшая годовая сумма осадков и неравномерное их распределение в течение года. Средняя температура июля – плюс 18 °С, января – минус 21 °С. Годовые амплитуды температур около 75 градусов. Устойчивый снеговой покров устанавливается во второй декаде ноября, его высота в среднем достигает 40-70 см. Продолжительность морозного периода составляет в среднем 135 дней, безморозного – 95-100 дней. Весна начинается в третьей декаде марта, лето – в третьей декаде мая. Среднегодовое количество осадков – 300-600 мм в год, при этом за сентябрь и октябрь выпадает около 20 % годовых осадков. Вегетационный период – 140-145 дней (Шимолин, 2000).

Почвы на территории проведения исследования лугово-черноземные среднесуглинистые (описание почвенного профиля выполнено совместно с Н.В. Куткиной, канд. биол. наук ФГБНУ НИИАП Хакасии). Обычен следующий почвенный профиль: А₁ – гумусовый горизонт (гумус – 8-9 %, до 30 см), темно-серый, свежий, среднесуглинистый, комковато-пылеватый, слабо уплотнен, переход по цвету ясный; А₂ – (от 30 до 55 см) темно-серый, влажный, среднесуглинистый,

комковато-зернистый, уплотнен, тонкопористый, переход по цвету постепенный; В₁ – (от 55 до 105 см) серо-бурый, влажный, среднесуглинистый, комковато-зернистый, уплотнен, тонкопористый, переход по цвету ясный; С – (от 105 до 145 см) – подсти-
лающая материнская порода.

ГЛАВА 2 ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЕГО ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

2.1 Характеристика *Prunella vulgaris*

Род *Prunella* L. (*Brunella* Moench) входит в состав семейства *Lamiaceae* Lindl. и охватывает около 15 видов, сгруппированных в два ряда по принципу окраски венчика и прицветников. Первый ряд – *Vulgares* Boriss. – включает виды с фиолетовыми или темно-лиловыми венчиками и прицветниками, второй – *Albae* Boriss. – с желтовато-белыми венчиками и зелеными прицветниками (Борисова, 1954).

Единственный и широко распространенный на территории Хакасии представитель указанного рода – *P. vulgaris* – черноголовка обыкновенная (рисунок 1). Это многолетнее травянистое поликарпическое растение с симподиально нарастающим корневищем, относящееся к ряду *Vulgares* Boriss. (Барсукова и др., 2014).



Рисунок 1 – *Prunella vulgaris* в естественных условиях обитания

Рядом авторов изучаемый вид отнесен к олигокарпикам (Winn, 1988; Miller et al., 1994).

P. vulgaris имеет циркумбореальный ареал, включающий Австралию, Северную Америку, Евразию и северную часть Африки. На евроазиатском континенте вид распространен от Британских островов до Дальнего Востока, на севере доходит до Арк-

тической 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).

Для *P. vulgaris* характерны прямостоящие или приподнимающиеся, снизу гладкие, а в верхней части шероховато опушенные стебли, 8-50 см высотой. Взрослые растения с продолговато-яйцевидными, тупыми, цельнокрайними или отдаленно зубчато-городчатыми листьями, 2-6 см длиной и 1-3 см шириной, гладкими или редко-волосистыми. Нижние листья на черешках более длинных, чем пластинка; пара самых верхних листьев, подпирающих соцветие, – сидячая. Главное соцветие – открытый брактеозный тирс. Прицветники широкояйцевидные или почти округлые, с сердцевидным основанием, перепончато-сетчатые, волосистые. Чашечка сидячая или на короткой ножке, у основания чаще волосистая, двугубая. Нижняя губа до середины двураздельная, верхняя – с короткими шиповидными зубчиками. Венчик фиолетовый, 9-12 мм длиной, гладкий, двугубый. Верхняя губа широко-обратнойцевидная, вогнутая; нижняя немного короче, трехлопастная с городчатым краем. Нити тычинок длинные, с шиловидным зубчиком под пыльником (Борисова, 1954; Кузнецова и др., 1992; Фризен, 1997). Пестик *P. vulgaris* образован двумя медианными карпеллами, гинецей – синкарпный (Марков и др., 2013). В Айове L. Qu и M.P. Widrlechner (2011), изучая особенности морфологии цветка, выращенных из семян особей вида, наблюдали существенные различия в структуре пестиков. Оказалось, что у образцов, собранных в Японии и Китае, они хорошо видны и выступают на 2 мм над верхней частью венчика. Пестики американских образцов (Айова, Орегон, Миссури, Джорджия, Иллинойс) короткие.

Цветет *P. vulgaris* с июня до сентября. По наблюдениям A.A. Winn и P.A. Werner (1987), на юго-западе Мичигана особи изучаемого вида способны образовывать от 1 до 10 прямостоящих генеративных побегов. При этом цветение каждой особи может продолжаться более месяца, поскольку последовательность зацветания акропетальная.

Плод *P. vulgaris* – ценобий, состоит из четырех орешкообразных трехгранных блестящих плодиков – эремов (плод подробно описан в гл. 6; пгл. 6.2). В каждом заключен крупный, прямой, полностью развитый зародыш, окруженный слоем эндосперма (Николаева и др., 1985; Шабес и др., 2010).

P. vulgaris эффективно размножается и расселяется вегетативным путем (Голубев, 1961; Schmid, 1985; Рысин и др., 1987; Winn, 1988; Харина и др., 1995), но также способна и к активному размножению при помощи семян (Левина, 1957; Рысина, 1973; Харина и др., 1995). Рядом авторов относится к сорным растениям (Майсунян и др., 1978; Абрамова, 1996) и травам со средним кормовым достоинством (Раменский и др., 1956).

По мнению Р.Е. Левиной (1957, 1987), вид принадлежит к растениям – баллистам, для которых характерны упругие, сильно пружинящие плодоножки. Раскрытие вместилища зачатков в основном происходит во влажном воздухе (гигрохазия), а дождливая ветреная погода способствует их раскачиванию и обсеменению.

P. vulgaris отличается чрезвычайной полиморфностью. Так, различают var. *hispida* DC с волосистыми щетинистыми стеблями и цельными щетинистыми листьями; в Западном и Восточном Закавказье, а иногда и в других местах на протяжении всего ареала встречается var. *pinnatifida* (Pers.) Benth. с надрезанными или рассеченными стеблевыми листьями; var. *polygonifolia* Boriss. (отмечена у г. Благовещенска) с тремя резко выраженными зубцами верхней губы чашечки, с длинным столбиком, превышающим венчик, с длинно-клиновидными листьями; на Камчатке, Курильских островах отмечен var. *japonica* (Makino) Kudo с густо и белоопушенными стеблями, прицветниками и листьями на длинных черешках, с темно-лиловыми небольшими цветками (Борисова, 1954). П. Рубцовым в 1953 году в Калифорнии была обнаружена смешанная популяция *P. vulgaris* ssp. *vulgaris* и *P. vulgaris* ssp. *lanceolata*. Первый подвид считался интродуцированным из Евразии, а второй мог быть местным, из Северной Америки (Nelson, 1964).

P. vulgaris обладает ценными лекарственными свойствами. Траву используют в китайской и индийской медицине, а также в гомеопатии и народной медицине многих стран (Шретер, 1975; Болотник и др., 2013; Алексеева и др., 2013). В обычной медицинской практике она входит в состав пищевой добавки «Influbiotic Rapid», которую рекомендуют использовать при первых симптомах гриппа и простуды, а соцветия – в состав комбинированного препарата растительного происхождения «Mammoleptin», применяемого в качестве противовоспалительного, противоотечного и анальгезирующего средства при лечении масталгии и кистозной мастопатии (Golembiovska et al., 2014). Известно также использование биологически активных комплексов из тра-

вы *P. vulgaris* для эффективного лечения дерматитов различного происхождения. Так, дерматологическая мазь «Prunella» прошла предклинические испытания (Dmitruk, 1999a).

Из надземной части растения выделены полисахариды (прунеллин, галактоновая кислота), терпеноиды (олеаноловая и урсоловая кислоты), фенилпропаноиды (розмариновая, кофейная, феруловая кислоты и их производные), кумарины (эскулетин), флавоноиды (кверцетин, рутин, кемпферол), танины (галловая и эллаговая кислоты, протоанцианиды), сапонины, эфирное масло (камфора, бетулиновая и гексановая кислоты, фенхон), витамины С, В1, К. Настойка *P. vulgaris* обладает гипотензивным, жидкий экстракт – противосудорожным, сухой – жаропонижающим действиями. Этанольный экстракт из травы растения – противораковым действием. Розмариновая кислота проявляет иммуномодулирующие, фенольные соединения – ранозаживляющие и антиоксидантные, фенольные соединения и полисахариды – противоопухолевые свойства. *P. vulgaris* – перспективное фунгицидное растение (Dmitruk, 1999b; Дикорастущие..., 2001; Дмитрук и др., 2001; Liu, 2003; Psotová et al., 2003; Zhang, 2006; Растительные ..., 2011; Болотник и др., 2013; Hwang et al., 2013; Буданцев и др., 2015; Петрова и др., 2015, 2016).

Китайскими учеными из надземной части растения выделено до 0,5 % эфирного масла. Установлено, что из всех его компонентов, в листьях *P. vulgaris* преобладает углеводород аромодендрен, а в соцветиях и стеблях – пальмитиновая кислота. Доказана антибактериальная активность эфирного экстракта (Wang, 1994; Дикорастущие..., 2001; Chen et al., 2012). *P. vulgaris* обладает противомикробными свойствами широкого спектра действия по отношению к бактериям (*Salmonella typhi*, *Escherichia coli* и др.) и патогенным грибкам (*Rhizostonia solani*, *Phytophthora ifestans*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Fusarium oxysporum*) (Rasool et al., 2013). Противомикробные свойства извлечений надземной части *P. vulgaris* установлены С.В. Водолазовой с соавторами (2011) при анализе сырья, собранного на территории Республики Хакасия.

К настоящему времени на предмет выявления антивирусных свойств интенсивно изучены водные экстракты из *P. vulgaris*. Оказалось, что главный компонент этой фракции - сульфатированный полисахарид прунеллин, оказывает противовирусные действия в отношении вируса иммунодефицита человека и вируса герпеса 1-го и 2-го типов (Kageyama et al., 2000; Brindley et al., 2009).

На всем протяжении своего циркумбореального ареала *P. vulgaris* обычно произрастает в полосе предгорий и низкогорий; на лесных опушках, в разреженных березовых лесах и осиновых перелесках, в зарослях кустарников, на влажных, иногда засоленных лугах и полянах, по берегам озер, стариц, на прирусловых галечниках, вдоль лесных дорог (Борисова, 1954; Xi-wen et al., 1994).

В европейской части России (Московская область) *P. vulgaris* образует микрогруппировки в ельниках, ельниках-черничниках, березняках орляково-разнотравных, на пойменных злаково-разнотравных и суходольных разнотравно-злаковых лугах. В лесных фитоценозах скопления вида приурочены к светлым местообитаниям (окна, просеки, заросшие дороги). Сопутствующими видами в изученных типах лесов выступают *Oxalis acetosella* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Fragaria vesca* L., а в луговых сообществах – *Achillea millefolium* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Equisetum arvense* L. (Абрамова, 1996).

В северо-западной части европейской России и в Кировской области изучаемый вид встречается в сосняках кисличном (*Oxalido-Pinetum*) и неморальнотравном (*Aegopodio-Pinetum*). Эти ассоциации характеризуются доминированием в травяном ярусе *Oxalis acetosella* и видов бореальных хвойных лесов. В древостое постоянны береза и ель. В последней ассоциации присутствуют неморальные травянистые виды – *Aegopodium podagraria* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Viola mirabilis* L. Постоянство *P. vulgaris* в сообществах данных ассоциаций колеблется от 9 до 20 % (Василевич и др., 2011). С довольно высоким процентом постоянства (до 80 %) вид входит в состав влажных разнотравных лугов северо-запада европейской России. Доминирование гигромезофитов и мезофитов *Succisa pratensis* Moench, *Potentilla erecta*, *Polygonum bistorta* L., *Geum rivale* L., *Geranium palustre* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. объясняется особенностями размещения таких фитоценозов в нижних частях склонов и в понижениях рельефа (Василевич, 2006).

В подтаежной подзоне Западно-Сибирской равнины в пределах Тобол-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий *P. vulgaris* встречается на суходольных настоящих лугах и выступает в качестве диагностического вида (проективное покрытие достигает 9 %) класса *Plantaginetea majoris* в составе ассоциаций: *Cirsio setosi* – *Phleetum pratensis*, *Loto corniculati* – *Agrostietum tenuis* и *Aegopodio podagrariae* – *Phleetum pratensis*. Подобные луга располагаются на пологих дренированных склонах

водоразделов, на месте бывших пашен, в долинах крупных рек, по небольшим депрессиям и опушкам травяных мелколиственных лесов. Некоторые имеют залежное происхождение (Тищенко, 2012).

В Тыве вид отмечен в окрестностях с. Бельбей по берегу реки Каа-Хем, на полевицевых лугах. Указывается для долин рек Сыстыг-Хем и Алгиак. В Тыве *P. vulgaris* считается редкой (Определитель..., 1984; Тимохина и др., 2007). В Монголии вовсе отсутствует (Грубов, 1982).

На юге Красноярского края *P. vulgaris* выступает второстепенным доминантом на овсяницевых лугах. В западной части Восточного Саяна входит в состав высоко-травных лугов с доминированием *Aconitum excelsum* Rchb и *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill (Зверева, 1965; Павлова, 1980). В подтаежном поясе южных предгорий Западного Саяна (правобережье Енисея, окр. с. Ср. Шушь) встречена в нижнем ярусе разнотравно-ежового луга (Павлова, 1971). Довольно обильно произрастает на настоящих (пырейных, белополевицевых, нивяниковых, клеверных, овсяницевых, тимофеевковых, ежовых) и редка или единична на болотистых (канарейниковых) лугах лесной области поймы Енисея (Номоконов, 1959). Л.И. Номоконов (1959) отмечает, что увлажнение настоящих лугов енисейской поймы, на которых встречается изучаемый вид, – преимущественно атмосферное, лишь в годы наиболее высокого подъема воды они эпизодически затопляются весной.

В Красноярском крае и в Новосибирской области (в нижней, средней и верхней частях восточного макросклона Салаирского кряжа) вид единично входит в состав мелколиственно-светлохвойных мезофильных травяных лесов, в древесном ярусе которых преобладают *Pinus sylvestris* L., с участием *Betula pendula* Roth и *Larix sibirica* Ledeb. Несколько повышается процент участия *P. vulgaris* в сообществах лесных ассоциаций *Caragano fruticis* – *Pinetum sylvestris* и *Astragalo glycyphyllo* – *Pinetum sylvestris* Северо-Восточного Алтая и Новосибирской области, приуроченных к более влажным местообитаниям (ложбины) (Ермаков и др., 1991; Зеленая книга..., 1996; Лашинский, 2009).

На лесных лугах, возникших в результате антропогенных воздействий на месте смешанных лесов, *P. vulgaris* с *Filipendula vulgaris* Moench, *Peucedanum morisonii* Besser ex Spreng., *Potentilla fragarioides* L., *Viola hirta* L. отмечена по пологим и крутым склонам гор в лесном и лесостепном поясах Северного и Северо-Западного

Алтая (Ermakov et al., 1999b). На восточном макросклоне Кузнецкого Алатау встречаются высокотравные лесные луга с диагностическими луговыми и лугово-лесными видами злаков *Poa sibirica* Roshev., *Dactylis glomerata* L., *Alopecurus pratensis* L., а также разнотравья *Alchemilla vulgaris* S. l., *Bistorta major* Gray, *Heracleum dissectum* Ledeb., *Cirsium heterophyllum*, *Geranium albiflorum* Ledeb. Проективное покрытие *P. vulgaris* в них не превышает 1 %. Подобные растительные сообщества Н.И. Макунина с соавторами (2003) отнесли к ассоциации *Trollio asiaticae* – *Poetum sibiricae* и субассоциации *T. a.* – *P. s. deschampsietosum cespitosae*.

Высокотравные сообщества при регулярном хозяйственном использовании сменяются настоящими лугами. На пологих склонах предгорий и низкогорий Алтая, Саян и Кузнецкого Алатау *P. vulgaris* с *Pimpinella saxifraga* L., *Equisetum pratense* Ehrh. доминирует в ассоциации *Leucanthemo vulgaris-Festucetum pratensis* (Ermakov et al., 1999a; Ermakov et al., 1999b). На восточном макросклоне Кузнецкого Алатау *P. vulgaris* наряду с *Alchemilla vulgaris*, *Festuca pratensis* Huds., *Ranunculus propinquus* C. A. Mey. доминирует на настоящих овсяницево-манжетковых лугах верхнего, горно-таежного подпояса ассоциации *Trifolio pratensis* – *Alchemilletum vulgaris*. Проективное покрытие вида достигает до 10 % (Макунина и др., 2003).

В подтаежных и лесостепных ландшафтах низкогорий Северного Алтая *P. vulgaris* была единично отмечена в нижнем подъярусе остепненных разнотравно-злаковых полидоминантных лугов, диагностическими видами которых выступают луговые (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*) и лугово-лесные (*Brachypodium pinnatum* (L.) see Palisot, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.) злаки (Королюк и др., 2001).

Таким образом, в Сибири *P. vulgaris* наиболее часто встречается в лесостепных и лесных поясах в составе настоящих лугов (проективное покрытие в среднем составляет 10 %), реже на лесных лугах (проективное покрытие в среднем 4 %) и лишь единично на остепненных лугах и в сообществах зональных гемибореальных лесов (Ermakov et al., 1999a; Королюк и др., 2001). В связи с тем, что *P. vulgaris* встречается преимущественно на лугах, Г.Г. Павлова (1980), А.В. Ронгинская (1988) и Н.Б. Ермаков (2006) относят ее к луговой фитоценотической группе.

2.2 Географическая и фитоценотическая приуроченность

Prunella vulgaris в Хакасии

Анализ гербарных коллекций Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS), Томского государственного университета, г. Томск (ТК), Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, г. Абакан (НГУ), собственных находений, а также литературных данных (Быченникова, 1965; Анкипович, 1993; Анкипович, 1997) позволил установить распространение вида в Хакасии (рисунок 2).

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). При этом 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 Орджоникидзеvский районы), располагается третья группа местонахождений.

Некоторые исследователи (Мартьянов, 1923; Быченникова, 1965; Анкипович, 1997; Анкипович, 1999; Галенковская, 2004; Шауло, 2006) отмечают, что на территории Республики Хакасия изучаемый вид встречается во всех поясах растительности (степном, лесостепном, лесном и высокогорном). В Каталоге флоры Республики Хакасия (1999) Е.С. Анкипович указал встречаемость вида во всех районах республики.

С учетом данных научных гербариев (NS, ТК, НГУ) и собственных наблюдений было установлено неравномерное распределение изучаемого вида по поясам растительности. Так, большинство местонахождений приурочены к лесному поясу и отсутствуют в степном. Степные сообщества выступают для *P. vulgaris* интразональными, поэтому лишь отдельные особи изучаемого вида встречаются среди характерных типов растительных сообществ исключительно в благоприятных для них условиях.

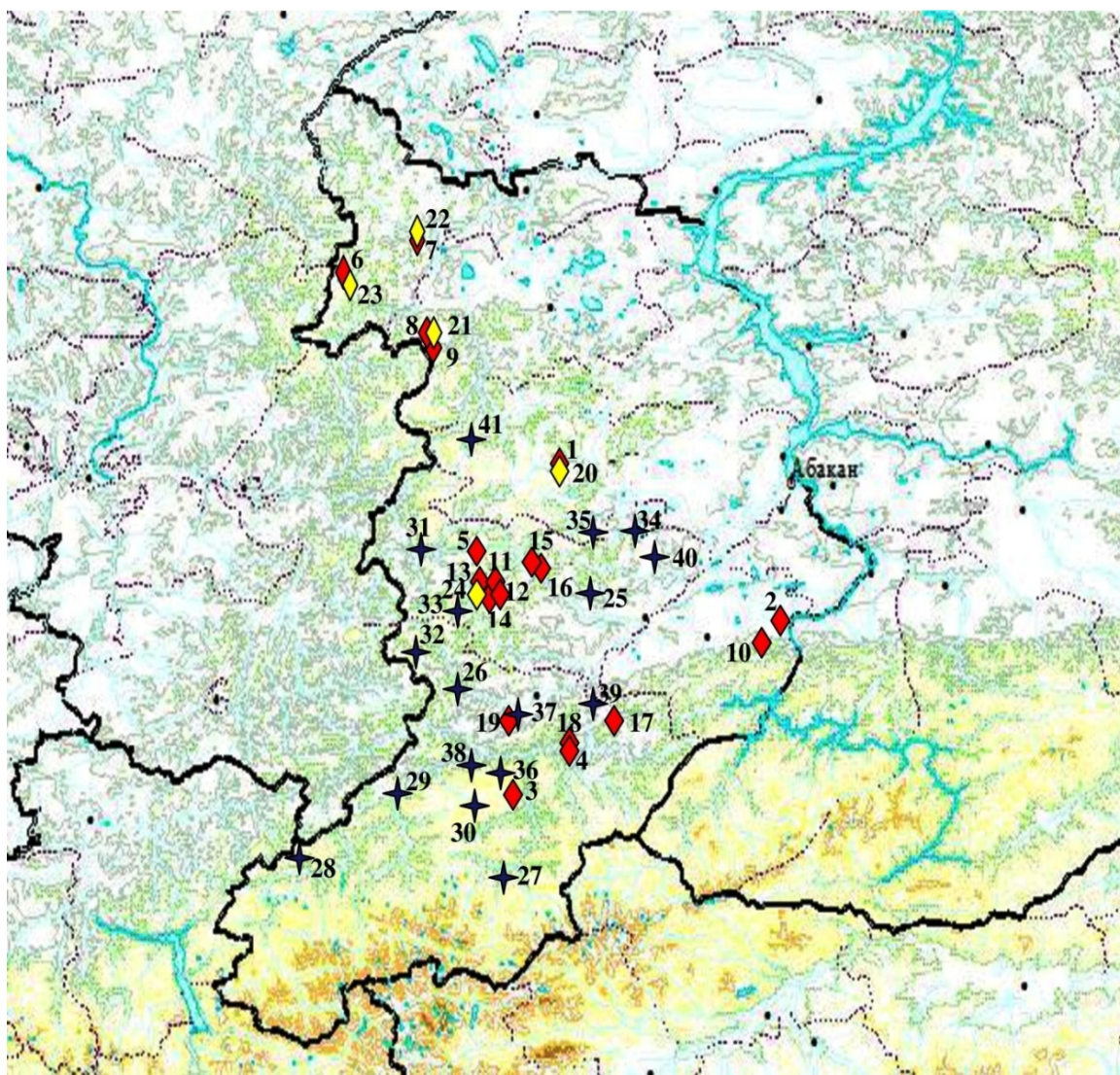


Рисунок 2 – Карта-схема распространения *Prunella vulgaris* на территории Республики Хакасия (масштаб 1:4000000)

- ◆ – местонахождения особей длиннокорневищной жизненной формы по собственным данным;
- ◆ – местонахождения особей кистекорневой жизненной формы по собственным данным;
- ★ – местонахождения вида по литературным данным и данным гербариев.

Примечание – 1, 20 – окр. с. Усть-Бюрь; 2 – окр. г. Саяногорск; 3 – окр. с. Кубайка; 4, 18 – окр. г. Абаза; 5 – окр. пгт. Бискампжа; 6, 23 – окр. с. Приискское; 7, 22 – окр. с. Орджоникидзевское; 8, 9, 21 – окр. п. Коммунар; 10 – окр. д. Богословка; 11, 12, 13, 14, 24 – окр. пгт. Вершина Теи; 15, 16 – окр. с. Бирикчуль; 17 – окр. п. М. Арбаты; 19 – окр. д. М. Сея; 25 – окр. д. Казановка; 26 – окр. с. Верх-Таштып; 27 – хр. Моныйш; 28 – верховье р. Ик-Су; 29 – Абаканский хребет, окр. п. Центральный (берег реки Абакан); 30 – окр. г. Б. Анзас; 31 – окр. ст. Балыксу; 32 – Абаканский хребет, р. Бол. Таштып; 33 – Абаканский хребет, р. Бол. Шора; 34 – окр. д. Камышта; 35 – р. Немир; 36 – прииск «Черкасова» на М. Анзасе; 37 – окр. с. Б. Сея; 38 – хр. Хансын; 39 – перевал «Матрос» между с. Монок и п. Арбаты; 40 – окр. оз. Балланкуль; 41 – р. Тамалык.

Так, В.Н. Голубев (1965) при изучении эколого-биологических особенностей растений лесостепных сообществ указывал, что в случае произрастания *P. vulgaris* в луговой степи, она ведет себя как полуэфмероид и при резком иссушении теряет свои надземные органы.

По низкогорьям Абаканского хребта изучаемый вид заходит на лесостепные участки, где может единично встречаться на остепненных лугах, опушках разреженных лиственных и березовых лесов или в ивняковых зарослях в поймах рек. В пределы высокогорий *P. vulgaris* проникает из лесного и лесостепного пояса, но, поскольку, относится к видам не свойственным высокогорной флоре, высоко не поднимается и произрастает на границе с лесным поясом. Подобные виды И.М. Красноборов относил к горно-равнинным, а Л.И. Малышев называл «придаточными» (Красноборов, 1976).

Лесостепной пояс Хакасии занимает высоты 600-800 м над уровнем моря. Он характеризуется сочетанием степных пространств по склонам южных экспозиций с хвойными и лиственными лесными массивами по узким долинам рек. Леса расположены небольшими фрагментами лишь на вершинах грив и холмов (Куминова, 1976; Гуреева и др., 2002; Макунина, 2010). Лесной элемент образуют *Betula pendula*, *Populus tremula* L. и *Larix sibirica*. Среди степной растительности развиты луговые и настоящие степи, значительные пространства приходятся на остепненные суходольные луга. Из доминантов травяного яруса присутствуют *Phleum phleoides* (L.) Н. Karst., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Poa angustifolia* L., *Iris ruthenica* Ker. Gawl. Почвы: темно-серые лесные, оподзоленные и выщелоченные черноземы (Куминова, 1976).

Местообитания *P. vulgaris* в сообществах лесостепного пояса были установлены Э.А. Ершовой (Усть-Абаканский район, окр. д. Камышта) и Е.С. Анкиповичем (Усть-Абаканский район, дол. р. Немир, Аскизский район, окр. оз. Баланкуль) (сведения приведены по данным Гербария им. П.Н. Крылова (ТК)). Кроме того, вид отмечен и в окр. с. Казановка Аскизского района (данные Гербария ХГУ им. Н.Ф. Катанова (НГУ)). Нахождения *P. vulgaris* в сообществах лесостепного пояса на территории Усть-Абаканского и Аскизского районов, указанные в материалах гербариев, нами не подтвердились. Вероятно, в этих районах исследователями были встречены интразональные популяции особей вида.

Основное число местонахождений *P. vulgaris* приурочено к склонам различных экспозиций и к равнинным участкам долин рек лесного пояса Хакасии, который образован подтаежным (800-1000 м над уровнем моря) и таежным (1000-1700 м над уровнем моря) подпоясами (Куминова, 1976). На территории лесного пояса изучаемый вид в основном встречается на открытых участках, где расположены лесные и настоящие суходольные луга. Н.И. Макунина и Т.В. Мальцева (2003) отмечают, что обычно *P. vulgaris* предпочитает слабо- или среднедеградированные луга сенокосного и пастбищного использования. Иногда вид заходит на опушки светлохвойно-лиственничных и сосновых травянистых лесов или разреженных березовых лесов, но в плотно сомкнутых лесных фитоценозах таежного пояса, как правило, не встречается. В связи с этим подробнее остановимся на описании луговых сообществ.

Лесные суходольные луга в Хакасии формируются при систематическом хозяйственном использовании и в основном характерны для подтаежного пояса, где они развиваются на полянах среди леса или занимают пространства вырубок лесов (Куминова, 1976). Такое их расположение ведет к сохранению достаточной влажности почвы.

На склонах различных экспозиций на серых лесных и дерново-подзолистых почвах луга представлены формацией (коротконожково-вейниковой) с доминантами *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Brachypodium pinnatum*. Характеризуются достаточно богатым видовым составом со значительным участием злаков *Poa sibirica*, *Trisetum sibiricum* Rupr., высокотравья *Aconitum excelsum*, *Thalictrum minus* L. и разнотравья *Crepis sibirica* L., *Iris ruthenica*, *Viola uniflora* L., *Vicia unijuga* A. Braun.

Обычно в предгорьях Западного Саяна на черноземно-луговых почвах встречаются ежовые лесные луга. Эдификаторами являются такие виды, как *Dactylis glomerata*, *Calamagrostis arundinaceae*, *Phleum pratense* L., *Lathyrus gmelinii* Fritsch, *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm. Вырубки и гари занимает формация разнотравно-злаковых лесных лугов. Обычны среди доминантов лугово-лесные виды злаков: *Calamagrostis arundinaceae*, *Dactylis glomerata*, *Helictotrichon pubescens*. Из других семейств обильны: *Equisetum pratense*, *Euphorbia pilosa* L., *Trollius asiaticus* L., *Vicia cracca* L. В более влажных условиях, по полянам среди лиственничных, сосновых, березовых лесов, на местах вырубок и гарей лесные луга представлены осоковой формацией. Значение злаков в травостое невелико, его основу образует *Carex*

macroura Meinsh.. Наиболее богата группа разнотравья: *Iris ruthenica*, *Aconitum excelsum*, *Sanguisorba officinalis* L., *Potentilla chrysantha* Trevir. (Куминова и др., 1976б).

На лесных лугах *P. vulgaris* встречается у подножий склонов различных экспозиций, на равнинных местах, в долинах и по берегам рек. В травяном ярусе доминируют злаки *Poa sibirica*, *P. pratensis* L., *Dactylis glomerata*, *Milium effusum* L., *Festuca rubra* L. и разнотравье *Alchemilla vulgaris*, *Carum carvi* L., *Equisetum sylvaticum* L. Часто встречается *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., луговые виды – *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Plantago media* L., *Plantago major* L. Среди высокотравья обычны *Aconitum septentrionale* Koelle, *Bupleurum aureum*. Доминантом в кустарниковом ярусе выступает *Spiraea chamaedrifolia* L., содоминантом – *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, в древесном ярусе часто присутствуют *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula*, *Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr и *P. sylvestris*. Проективное покрытие *P. vulgaris* – 2-7 %.

По пологим нижним частям склонов, днищам логов и межгорным понижениям, по опушкам и полянам среди березовых и светлохвойных лесов на черноземно-луговых почвах умеренного увлажнения встречаются настоящие суходольные луга. Они характеризуются хорошо развитым, густым травостоем, с четко выраженной ярусностью. Эдификаторами настоящих лугов выступают злаки *Agropyron repens* (L.) P. Beauv., *Festuca pratensis*, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Poa pratensis* и разнотравье *Achillea millefolium*, *Plantago media*, *Equisetum pratense*, *Trifolium pratense* L. Флора злаковых настоящих лугов более богата по сравнению со злаковыми лесными лугами. Наиболее часто встречаются луговые виды, лугово-лесных видов мало и их обилие невысоко, редки представители лесного крупнотравья (Куминова и др., 1976б; Ermakov et al., 1999b).

Довольно часто *P. vulgaris* произрастает в составе настоящих лугов в средней или нижней части склонов, либо у их подножий, на равнинных местах, по берегам рек и в их долинах. Изредка может встречаться у самой кромки воды (в прирусловой части поймы) на илистом грунте. Эдификаторами настоящих лугов с ее участием выступают *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis*, *Deschampsia caespitosa*, *Poa pratensis*, *Equisetum pratense*, *Alchemilla vulgaris*, *Trifolium pratense*. Часто встречаются *Achillea millefolium*, *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Plantago me-*

dia, *Plantago major*, виды высокотравья – *Aconitum septentrionale*, *Bupleurum aureum*, *Heracleum dissectum*. В некоторых сообществах настоящих лугов присутствуют лесные элементы *Milium effusum*, *Pulmonaria mollis*. В кустарниковом ярусе часто встречаются *Salix acutifolia* Willd., *S. caprea* L., *Spiraea chamaedrifolia*, а в древесном – *Abies sibirica*, *Betula pendula*, *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*. В некоторых сообществах хорошо развит моховый покров (до 30 %), преобладает *Polytrichum strictum* Brid. и *Polytrichum commune* Hedw. Общее проективное покрытие травостоя на настоящих лугах может достигать 95-98 %, при этом на долю *P. vulgaris* приходится от 2 до 12 %.

Высокогорный пояс Хакасии начинается с высот 1700-1800 м над уровнем моря и охватывает вершины горных хребтов Кузнецкого нагорья и Западного Саяна. Здесь тундровые формации сочетаются с высокогорными (субальпийскими и альпийскими) лугами, зарослями субальпийских кустарников (Куминова, 1976; Седельников, 1976). Отсутствие безморозного периода, процессы морозного выветривания, длительно сохраняющиеся снежники, многолетняя мерзлота, первоначальные стадии становления почвенного покрова и малая мощность почвенных горизонтов отрицательно сказываются на произрастании *P. vulgaris* и препятствуют ее активному распространению (Куминова, 1976; Седельников, 1976, 1988). В связи с этим на границе высокогорного и лесного поясов растительности в составе суходольных настоящих и лесных лугов отмечены только отдельные местонахождения изучаемого вида.

P. vulgaris часто встречается в несформированных сообществах (на отвалах щебня, по обочинам дорог) с сильным антропогенным воздействием. Проективное покрытие вида в них не превышает 2 %, при общем проективном покрытии от 20 до 70 %. Здесь ей обычно сопутствуют *Tussilago farfara* L., *Urtica dioica* L., *Potentilla anserina* L.

Таким образом, на территории Республики Хакасия *P. vulgaris* не образует сплошных зарослей и выступает в роли ассектатора, ее проективное покрытие в фитоценозах в среднем достигает 5 %. Вид отсутствует в плотно сомкнутых лесных ценозах, в засушливых условиях, редок в сильно переувлажненных местах обитания (болотистые местности). Все местонахождения *P. vulgaris* приурочены к открытым, умеренно увлажненным растительным сообществам в составе суходольных настоя-

щих и лесных лугов. Встречается в несформированных сообществах. Произрастает на песчаных и на более тяжелых (суглинистых) почвах.

2.3 Экологические особенности *Prunella vulgaris*

Согласно вышеприведенным сведениям, *P. vulgaris* чувствительна к недостатку почвенной влаги. По отношению к условиям увлажнения вид чаще выступает в роли мезофита (Рысина, 1973; Королева, 1976; Алексеев и др., 1988; и др.), но может быть гигромезофитом (Селедец, 2011) и гигрофитом (по сырым болотистым местам) (Рычин, 1948). О.А. Макаровой (1987), на территории Республик Татарстан и Марий Эл, проведено изучение анатомических особенностей корневищ особей *P. vulgaris* в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии в зависимости от степени увлажнения почвы. Автором были установлены черты ксероморфизма, в основном касающиеся проводящих тканей. Подобную особенность О.А. Макарова объясняет происхождением эпигеогенного корневища из надземного ползучего ассимилирующего побега. При этом наличие мощной аэренхиматизированной первичной коры обеспечивает адаптацию вида к влажной среде. Стоит отметить, что на территории Дальнего Востока изучаемый вид может выступать в роли ксеромезофита (Селедец, 2011).

Экологические условия растительных сообществ, в которых произрастает *P. vulgaris* характеризовались разными авторами (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Селедец, 2011).

Согласно точечным пятибалловым экологическим шкалам Э. Ландольта (1977), *P. vulgaris* встречается на почвах от средне сухих до влажных (ступень – 3 из 5). На территории Центральной Европы (Германия) вид предпочитает свежие почвы (Ellenberg, 1974). По отношению к свету, растение полусветовое, часто произрастающее на свету, но иногда и при затенении (ступень 4 (из 5) по шкалам Э. Ландольта и 7 (из 9) по шкалам Г. Элленберга).

Л.Г. Раменский с соавторами (1956), используя амплитудные шкалы по увлажнению почвы (У), активному богатству и засоленности почвы (БЗ), пастбищной дигрессии (ПД), переменности увлажнения (ПУ) и аллювиальности (А), установили экологические особенности фитоценозов с участием изучаемого вида для европейской части России (таблица 1). По данным авторов *P. vulgaris* может встречаться на почвах с увлажнением от лугово-степного до болотно-лугового, с богатством-засоленностью

от особо бедного олиготрофного до слабо солончаковатого, на территориях как с очень слабым выпасом, так и со сбоем растительного покрова, с переменным увлажнением от высокообеспеченного до резко переменного, с аллювиальностью от очень слабой до катастрофической. Однако, несмотря на это, массово произрастает *P. vulgaris* только на влажных лугах, а в обильных, умеренных и малых количествах в пределах 62-77, 59-83 и 55-88 ступеней, начиная с сухих и свежих лугов (сухолуговое увлажнение), а также в условиях влажных лугов, заходя на сильно сырые луга (ступени 77, 83 и 88, соответственно из 120 по шкале Л.Г. Раменского). Предпочитает почвы от бедных и небогатых (мезотрофные) до довольно богатых и богатых, со слабой и умеренной аллювиальностью. К пастбищной нагрузке *P. vulgaris* чувствительна и уже при умеренном выпасе сокращает свое обилие.

Таблица 1 – Экологическая характеристика *Prunella vulgaris*

Автор	Шкала	Массово (более 8%)	Обильно (2,5-8%)	Умеренно (0,3-2,5%)	Мало (0,1-0,2%)	Единично (менее 0,1%)
Европейская часть России						
Л.Г. Раменский и др. (1956)	У	65-72*	62-77	59-83	55-88	51-90
	БЗ	9-10	7-12	6-14	5-16	3-18
	ПД	-	3-6	2-7	1-8	1-9
	ПУ	-	7-8	2-14	1-16	-
	А	-	-3	-6	-7	-10
Средняя Азия, Алтай, Урал						
И.А. Цаценкин (1967)	В	-	-	8-10	8-10	-
	У	-	-	62-72	59-85	-
	БЗ	-	-	9-11	8-12	-
	ПД	-	-	2-3	2-3	-
Дальний Восток России						
В.П. Селедец (2011)	У	-	-	-	62-82	-
	БЗ	-	-	-	5-9	-
	РПД	-	-	-	2-3	-

Примечание – Шкала: У – увлажнения почвы; БЗ – богатства – засоления почвы; ПД – пастбищной дигрессии; ПУ – переменности увлажнения; А – аллювиальности; В – высотности; РПД – рекреационно-пастбищной дигрессии; *ступени.

В работе И.А. Цаценкина (1967), отражены особенности *P. vulgaris*, входящей в состав растительных сообществ Средней Азии, Алтая и Урала. При этом на исследуемой территории изучаемый вид был обнаружен только в умеренном и малом обилиях. Помимо озвученных выше экологических шкал Л.Г. Раменского с соавторами

(1956), И.А. Цаценкин дополнительно использует шкалу высотности (В), согласно которой *P. vulgaris* распространена от субальпийского до верхнегорного пояса с хвойной растительностью. Показано, что вид может произрастать как на сухих и свежих, так и на сырых лугах, с богатством-засоления почв от небогатых (мезотрофных) до довольно богатых. Предпочитает места обитания с отсутствием выпаса или со слабым его влиянием.

В связи с тем, что *P. vulgaris* обладает циркумбореальным ареалом, для более полного описания экологических особенностей растительных сообществ с ее участием были проанализированы и экологические шкалы В.П. Селедца (2011), составленные им для природной флоры Дальнего Востока России.

Автором были внесены некоторые частичные изменения в экологические шкалы Л.Г. Раменского с соавторами (1956). Так, например, дополнительно к ранее использовавшимся шкалам введена шкала рекреационно-пастбищной дигрессии (РПД) (антропотолерантность), которая охватывает различные типы сбоя: рекреационные, пастбищные и транспортные.

Отмечено, что на территории Дальнего Востока России, *P. vulgaris* встречается исключительно в малом обилии. Произрастает на почвах с увлажнением от сухолугово-лесного до сыролугово-лесного, с богатством-засоления от бедного (олигомезотрофного) до небогатого (мезотрофного). Предпочитает очень слабые антропогенные воздействия со слабозаметными признаками рекреации или слабые антропогенные воздействия (сенокосная стадия) (Селедец, 2011).

Все вышеприведенные данные отражают экологические особенности местобитаний *P. vulgaris* на обширных территориях. Тогда как, региональные сведения, напротив, крайне скудны.

Для характеристики экологической структуры фитоценозов с участием *P. vulgaris* использованы экологические оптимумы растений Южной Сибири (Королук, 2006). В указанной работе А.Ю. Королуком (2006) для изучаемого вида приведены оптимумы увлажнения и богатства-засоления почв (по шкале увлажнения – 62,4 – сухолуговое; по шкале богатства-засоления – 11,8 – довольно богатые).

При обработке собственных геоботанических описаний растительных сообществ Хакасии с участием изучаемого вида, установили их распределение по ступеням шкал Л.Г. Раменского с соавторами (1956) и И.А. Цаценкина (1967) (рисунок 3).

Нами было определено положение фитоценозов на осях экологических факторов (увлажнения и богатства-засоления). Для сообщества (геоботанического описания) экологический статус определяли как среднее значение оптимумов видов (с учетом их проективного покрытия) в описании (Королюк и др., 2005). Данный алгоритм реализован в программе IBIS 6.2 (Зверев, 2007).

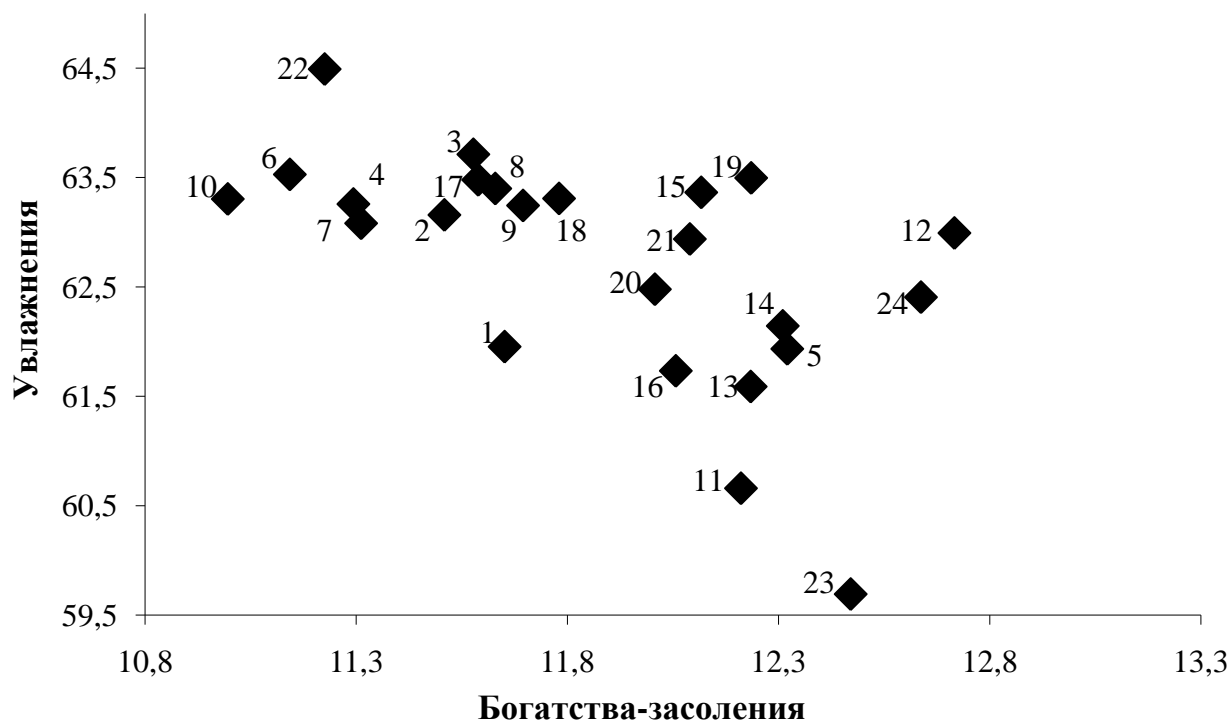


Рисунок 3 – Ординация растительных сообществ с участием *Prunella vulgaris*

Примечание – Номера ценопопуляций соответствуют номерам, приведенным в гл. 3, пгл. 3.2.

Оказалось, что по отношению к богатству-засоления почв, как правило, все исследованные фитоценозы занимают позицию между значениями 10,99 и 12,71, что отражает тенденцию вида к произрастанию на довольно богатых почвах.

Анализ распределения фитоценозов по шкале увлажнения показал, что они укладываются в пределы от 59,69 до 64,49, и характеризуются сухолуговым (ступени 53-63) или влажнолуговым (ступени 64-76) увлажнением. Некоторые из них (№ 2, 3, 6-10, 15, 17-19), попадая в диапазон от 63,15 до 63,71, находятся в области переходной от сухолугового до влажнолугового увлажнения почв. Благодаря экологической двойственности *P. vulgaris* успешно приспосабливается к различным условиям обитания.

Таким образом, рассчитанные для изучаемого вида на территории Хакасии средние экологические показатели по шкале увлажнения (62,72) и богатства-засоления (11,86), в целом совпадают с распределениями, приведенными А.Ю. Королуком (2006), и, как правило, укладываются в диапазон ступеней шкал увлажнения и богатства-засоления Л.Г. Раменского с соавторами (1956), И.А. Цаценкина (1967) и В.П. Селедца (2011).

ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Методы исследования

Изучение на современном этапе особенностей биоморфологии видов и состояния их популяций требует широкого использования классических и современных подходов, а также методов популяционной биологии, интродукционных и биохимических исследований, методов статистического анализа.

Методы популяционной биологии и интродукционных исследований.

В течение 2011-2015 гг. маршрутными и стационарными исследованиями были охвачены различные типы луговых растительных сообществ на территории Республики Хакасия. Биоморфологический анализ проводили 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 популяционная структура вида. Проведено 24 геоботанических описания с указанием координат (получены при помощи GPS навигатора Garmin Dakota 20) (Приложение А). Названия видов высших растений приведены по сводке С.К. Черепанова (1995).

В настоящей работе, понятия «жизненная форма» и «биоморфа» рассматриваются в качестве синонимов в рамках эколого-морфологической концепции Варминга-Серебрякова (Warming, 1884; Серебряков, 1954, 1962a). Жизненную форму характеризовали согласно представлениям И.Г. Серебрякова (1962a, 1964a) 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 (НГУ). Согласно мнению Е.Л. Любарского (1967), к длиннокорневищной биоморфе мы относили особей, размножающихся вегетативно с помощью плагиотропного корневища, нарастающего в год в среднем не менее, чем на 3-5 см (в направлении параллельном поверхности поч-

вы). При описании жизненной формы особей *P. vulgaris*, выращенных в условиях интродукционного эксперимента, придерживались классификации В.Н. Голубева (1962).

При изучении онтогенеза принимали концепцию дискретного его описания, основанную на выделении этапов в процессе индивидуального развития особи (Работнов, 1950а; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988). Типы побегов выделяли согласно работам И.Г. Серебрякова (1952, 1959а), Е.Л. Нухимовского (1997) и Ю.А. Боброва (2009).

Онтогенез описан в различных эколого-фитоценологических условиях обитания *P. vulgaris*, а также в условиях интродукции. Проанализировано свыше 7500 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 (Шмидт, 1984).

По возможности у особей *P. vulgaris* устанавливали абсолютный календарный возраст: до начала отмирания главного корня и разрушения корневища – по числу годовичных приростов. С момента отмирания определяли условный возраст по числу осевых приростов корневища (Уранов, 1975).

В связи с изменениями морфологической структуры особей в течение онтогенеза и согласно характеристикам, приведенным в работах И.Г. Серебрякова (1962а), О.В. Смирновой и др. (1976а), В.А. Черемушкиной (2004), В.А. Черемушкиной и А.Ю. Асташенкова (2014) и др., выделяли фазы морфогенеза.

Наблюдения за ритмом годовичного развития и описание малого жизненного цикла *P. vulgaris* проводили в течение 2012-2013 гг. В работе использовали методику И.Г. Серебрякова (1947, 1954). При изучении побегообразования в природных условиях генеративные особи выкапывали в весенне-летне-осенний период с периодичностью в 5-7 дней, в зимний – 1-2 раза в месяц. Малый жизненный цикл описывали на основе анализа 5-10 особей в каждый срок наблюдения. Предварительно особи фиксировали в смеси спирт:глицерин:вода в соотношении 1:1:1. Почki возобновления просматривали при помощи стереомикроскопа Stemi DV4 (ZEISS). Полученные дан-

ные по ритмике годичного развития оформляли в виде графиков по типу, предложенному И.Г. Серебряковым (1947), где детально отображается ритмика развития листового аппарата и почек возобновления. Цветение и плодоношение обозначали значками, предложенными В.В. Алехиным (1926). Принадлежность к феноритмотипу определяли согласно классификации И.В. Борисовой (1972).

Фенологические ритмы развития *P. vulgaris* в интродукционном эксперименте описывали по методике И.Н. Бейдеман (1974). Отмечали фенофазы вегетации, бутонизации, начала цветения, массового цветения, окончания цветения, плодоношения, рассеивания эремов, отмирания. Успех интродукции оценивали по комплексу признаков, предложенных Р.А. Карписоной (1987).

В природных ценопопуляциях (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.). Сплошной учет особей в каждом онтогенетическом состоянии проводили на основе заложенных случайным или регулярным способом 4-10 пробных площадок размером 1 м^2 на трансектах шириной 1 м. Кроме того, все особи распределяли по происхождению на семенные и вегетативные.

В качестве счетной единицы у длиннокорневищной жизненной формы принимали особь, парциальные кусты и побеги; кистекорневой – особь, клон, кустящиеся и некустящиеся партикулы.

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 следующие демографические показатели: индексы восстановления (I_B) и старения ($I_{СТ}$); возрастности (Δ) и эффективности (ω) (Уранов, 1975; Жукова, 1987; Глотов, 1998; Животовский, 2001).

Индекс восстановления (Жукова, 1987; Глотов, 1998):

$$I_B = \frac{\sum_{i=3}^5 n_i}{\sum_{i=3}^8 n_i}, \quad (1)$$

Индекс старения (Глотов, 1998):

$$I_{СТ} = \frac{\sum_{i=9}^{11} n_i}{\sum_{i=3}^{11} n_i}, \quad (2)$$

где n_i – абсолютное число растений i -го онтогенетического состояния.

Индекс возрастности (Δ) – доля энергии, потребленная особью к данному онтогенетическому состоянию, по отношению ко всей энергии, доступной особи в течение полного онтогенеза (Уранов, 1975).

$$\Delta = \frac{\sum Ki * Mi}{N}, \quad (3)$$

где Ki – весовой коэффициент для i -го онтогенетического состояния;

Mi – плотность i -го онтогенетического состояния;

N – плотность ценопопуляции.

Индекс эффективности (ω) – энергетическая нагрузка на среду, вызываемая «средним» растением (в долях от энергетической эффективности растений g_2 этой популяции) (Животовский, 2001).

$$\omega = \frac{\sum n_i * e_i}{\sum n_i}, \quad (4)$$

где n_i – абсолютное число растений i -го онтогенетического состояния;

e_i – эффективность растений i -го онтогенетического состояния.

Экологическую плотность рассчитывали путем подсчета численности особей на единице обитаемого пространства (Одум, 1986).

При расчете **показателя сходства** изученных популяций (R) и его **выборочной ошибки** (m_R) опирались на представления Л.А. Животовского (1979). Показатель сходства оценивает частоту общих морф в сравниваемых популяциях и изменяется на отрезке от 0 (общие морфы отсутствуют) до 1 (распределение частот морф одинаково во всех выборках).

$$R = r_1 + r_2 + \dots + r_m, \quad (5)$$

где

$$r_i = \sqrt[k]{p_{i1} p_{i2} \dots p_{im}}, \quad (6)$$

$$\frac{n_{ij}}{N_j} = p_{ij}, \quad (7)$$

k – количество сравниваемых популяций;

p_{ij} – частота i -й морфы в j -й выборке;

n_{ij} – численность i -й морфы в j -й выборке;

N_j – численность j -й выборки.

$$mR = \sqrt{\frac{1}{k} \left(\sum_{i=\text{общ}} \frac{r_i^2}{\check{n}_i} - \frac{R^2}{\check{N}} \right)}, \quad (8)$$

где \check{n}_i – среднее гармоническое численностей i -й морфы;

\check{N} – среднее гармоническое численности всех k выборок.

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

В качестве организменных признаков были выбраны: число вегетативных и генеративных побегов, высота генеративных побегов, потенциальная семенная продуктивность и биомасса особи в зрелом генеративном состоянии (g_2); среди популяционных – эффективная плотность ценопопуляции, плотность особей на 1 м², биомасса особей на 1 м², доля особей в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии (g_2), доля особей молодой фракции ($j-im-v$).

Для оценки состояния диапазон каждого признака разбивали на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале. Каждому классу присваивали балл: наименьший балл соответствовал наименьшим показателям (Заугольнова, 1994). Результаты представлены в виде полигональных диаграмм.

Изучение вопросов репродуктивной биологии, а именно семенной продуктивности, проводили по общепринятой методике И.В. Вайнагий (1973, 1974) и Р.Е. Левиной (1981). Подсчеты вели в вегетационный период 2012-2014 гг. на отобранных случайным способом модельных зрелых генеративных особях разных жизненных форм: 10-ти особях в условиях интродукции и 25-ти – в естественных местах обитания. В природе изучение продуктивности у особей длиннокорневищной жизненной формы осуществляли в ЦП 2 и 9; кистекорневой – в ЦП 20 и 21 (стационарные ценопопуляции). В культуре семенную продуктивность подсчитывали на особях, выращенных из эремов, собранных в этих же ценопопуляциях (2, 9, 20 и 21, соответственно). Определяли потенциальную семенную продуктивность (ПСП) (у *P. vulgaris*

ее нужно определять, как количество цветков, умноженное на 4 эрема), реальную семенную продуктивность (РСП) и коэффициент семенной продуктивности ($K_{\text{сп}}$) в расчете на один генеративный побег (включая парциальные соцветия и паракладии). При учете ПСП, руководствуясь мнением Р.Е. Левиной (1981), из числа цветков соцветия исключали цветки в фазе плотного бутона. Побеги отбирали в фазе молочно-восковой спелости эремов.

Особенности прорастания семян (далее в работе понятия «семена» и «эремы» используются в качестве синонимов) изучали на семенах, собранных в природе и в условиях интродукции. До постановки опыта определяли морфометрические параметры семян. Размеры 30 шт. эремов каждого образца измеряли с помощью бинокулярного микроскопа Миктрон 400М с объективным (ГОСТ 7513-55, ОМП № 703829) и окулярным (МОВ-1-15X, № 730952, ГОСТ 7865-56) микрометром. Массу 1000 шт. семян получали взвешиванием в четырех повторностях на аналитических весах Саух-320. Недоразвитые эремы в выборки не включали (Майсурадзе и др., 1984).

Семена разных биоморф *P. vulgaris* проращивали в предварительно обработанных этиловым спиртом чашках Петри по 50 шт. в четырехкратной повторности. В качестве ложа использовали вату и фильтровальную бумагу, увлажненные жесткой водопроводной водой. Опыты проводили в четырех вариантах: 1) в холодильной камере (5-6 °C) в темноте, 2) в холодильной камере (10-13 °C) в темноте, 3) при комнатной температуре (22-24 °C) на подоконнике восточной экспозиции, 4) в термостате (28-30 °C) в темноте. Семена, собранные в условиях интродукции, проращивали при двух температурных режимах: 22-24 °C и 28-30 °C. Проросшими считали семена, у которых корешок достигал длины семени. Подсчет проросших семян вели ежедневно. Эремы выдерживали до полного прорастания, опыт прекращали при отсутствии появления новых проростков в течение двух недель или при загнивании эремов (Майсурадзе и др., 1984). Всхожесть семян определяли отношением числа проросших семян к общему числу семян, заложенному на проращивание и выраженному в процентах. При подсчете энергии прорастания учитывали процент нормально проросших за определенный срок семян. Срок учета энергии прорастания семян определяется минимальным количеством дней, в течение которого прорастает максимальное число семян.

Семена, наиболее часто встречающейся в Хакасии длиннокорневищной жизненной формы *P. vulgaris*, собранные в типичных для нее естественных условиях обитания (ЦП 9) высевали под зиму в 2011 г. с целью изучения биологической (сырьевой) продуктивности. Для этого на участке закладывали три варианта опыта, в пределах каждого варианта сплошным путем располагали четыре повторности с пятью систематически размещенными прямоугольными делянками шириной 0,2 м и длиной 1 пог. м. В каждой повторности плотность посева была различна и варьировала от 50 до 200 семян на одну делянку (Майсурадзе и др., 1984). Ниже представлена схема заложения полевого опыта (Доспехов, 1985) (рисунок 4).

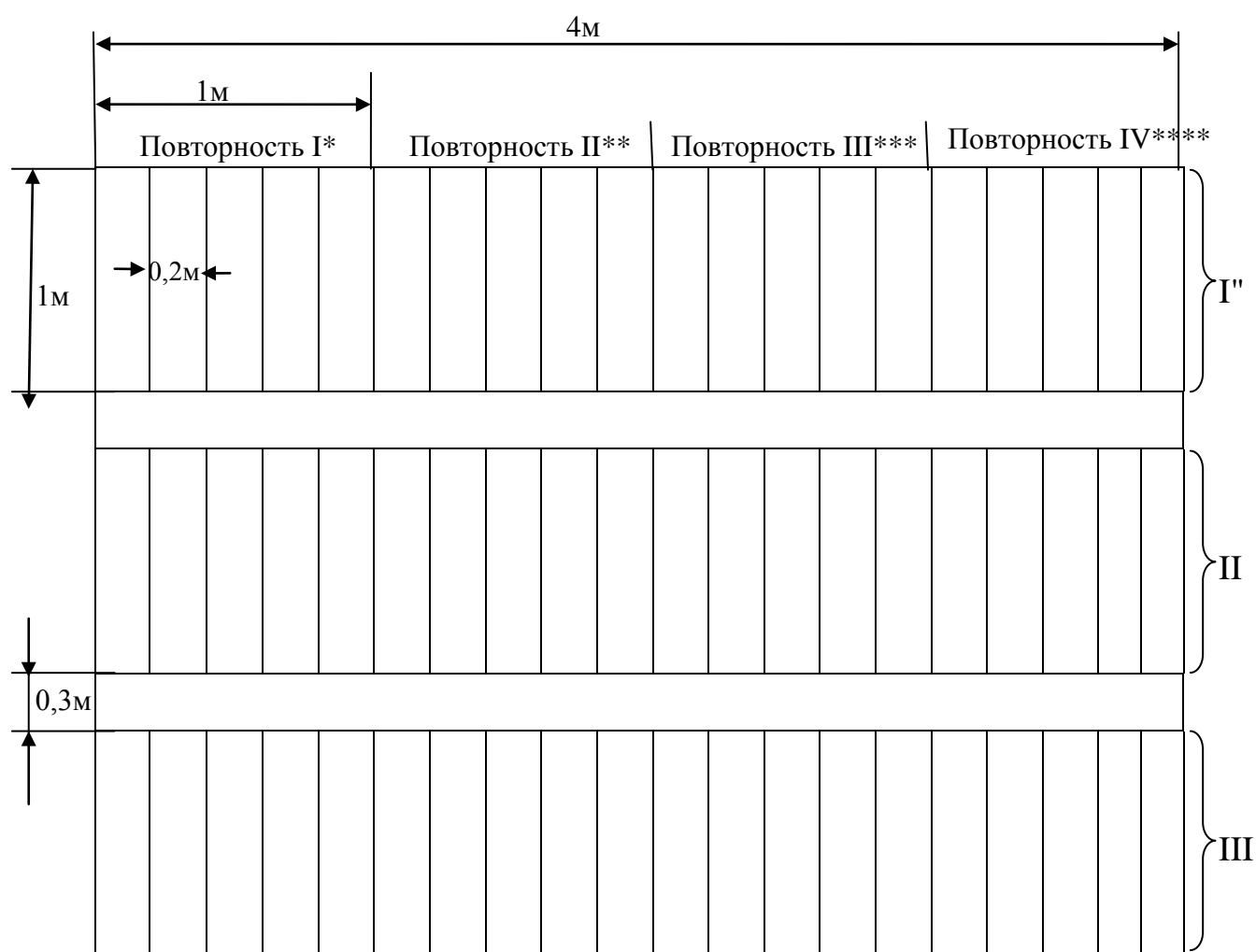


Рисунок 4 – Схематический план полевого опыта для изучения биологической продуктивности *Prunella vulgaris*

Примечание – *Плотность посева 50 семян; **100 семян; ***150 семян; ****200 семян; " – номер варианта (I, II, III).

Первый вариант опыта заложили с целью изучения биомассы особей первого года вегетации, второй – второго, третий – третьего. Взвешивание сырья проводили на электронных весах Scout Pro SPS202F (200 г / 0,01 г). При выборе глубины заделки семян, руководствовались наблюдениями M.J.M. Oomes и W.Th. Elberse (1976), проведенными за изучаемым видом в Нидерландах. Согласно их данным, оптимальное прорастание семян происходит при глубине, не превышающей 1,0 см. Хотя оно может происходить при посеве и на поверхность, и глубину 2,0 см.

Для изучения особенностей онтогенеза, семенной продуктивности и проведения фенологических наблюдений за особями *P. vulgaris* в интродукционных условиях в осенний (2011-2012 гг.) и весенний (2012-2013 гг.) периоды закладывали отдельные опыты по вышеуказанной схеме. Число повторностей составило 1-2, в зависимости от числа собранных семян.

Плотность посева – в среднем 100 семян на каждую делянку. Высеваемые семена собирали у особей разных жизненных форм в разных эколого-ценотических условиях обитания вида в Хакасии (ЦП 2, 5, 9, 12, 15, 18, 20, 21).

Методы биохимических исследований.

Для определения содержания биологически активных веществ (БАВ) использовали надземную часть (листья, соцветия, стебли) *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы. Растения собирали в разных эколого-ценотических условиях слабоработанных растительных сообществ (ЦП 2, 7, 9) во время массового цветения. В целях сравнения пробы сырья были взяты и в интродукционном эксперименте в разные фенологические фазы. Для проведения биохимических анализов выращивание особей в культуре осуществляли из семян, собранных на манжетковом настоящем лугу (ЦП 9). Помимо того, что указанная ценопопуляция располагается в типичном для *P. vulgaris* местообитании, выбор семян для посева был также обусловлен и максимальными показателями всех групп БАВ в природном лекарственном сырье. Образцы в условиях интродукции собирали на второй год жизни особей, в разные фазы их развития – от вегетации до начала плодоношения.

До момента проведения анализа высушенное путем воздушно-теневого сушки сырье хранилось в защищенном от прямых солнечных лучей месте, в плотных тканевых мешках, при температуре +15 - +25 °C (Дуктова, 2010).

Определение содержания фенольных соединений (флавонолов, танинов и катехинов), пектиновых веществ (пектинов и протопектинов), сапонинов и каротиноидов проведено сотрудниками лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) под руководством профессора, доктора биологических наук Г.И. Высочиной.

Анализ количественного содержания групп БАВ проводили методами спектрофотометрии на СФ-26 (флавонолы, танины, катехины, каротиноиды), фотоэлектроколориметрии на ФЭК-58 (пектины, протопектины), гравиметрии (сапонины). Все показатели рассчитывали на абсолютно сухую массу сырья.

Определение флавонолов основано на их способности реагировать с раствором хлорида алюминия с образованием желто-окрашенного комплекса.

Навеску 0,1-0,5 г измельченного сухого сырья помещали в колбу емкостью 100 мл, заливали 30 мл 70 %-ого этилового спирта и кипятили на водяной бане с обратным холодильником в течение 30 мин. Экстракт фильтровали в мерную колбу, после чего повторно прибавляли 20 мл 70 %-ого этилового спирта и продолжали кипятить в течение 25 мин. Извлечение фильтровали в ту же колбу. Остаток после фильтрации в колбе и на фильтре промывали 5 мл спирта. После охлаждения объем извлечения доводили 70 %-ым спиртом до метки 100 мл и перемешивали. В две пробирки по 5 мл помещали по 0,1 мл полученного экстракта, при этом в одну из них добавляли 0,2 мл 2 %-ого спиртового раствора хлорида алюминия, а в другую – 1-2 капли 30 %-ой ледяной уксусной кислоты и доводили объем раствора 96 %-ым спиртом до метки. Спустя 40 мин оптическую плотность растворов с хлоридом алюминия измеряли на спектрофотометре, используя раствор с кислотой для сравнения (Беликов и др., 1970).

Определение танинов. Навеску сырья (0,1-0,5 г) помещали в колбу и добавляли 250 мл очищенной воды. Экстрагировали при умеренном кипячении в течение 30 мин. Экстракт охлаждали и переносили в мерную колбу на 250 мл, доводили водой до метки. После экстракции 20 мл извлечения центрифугировали в течение 5 мин при 3000 об/мин. 10 мл центрифугата переносили в мерную колбу на 100 мл, добавляли 10 мл 2 %-ого водного раствора аммония молибденовокислого. Содержимое колбы доводили до метки очищенной водой и оставляли на 15 мин. Интенсивность образовавшейся окраски измеряли на спектрофотометре (Федосеева, 2005).

Определение катехинов. Получали извлечение путем экстрагирования 0,1-0,5 г сырья 70 %-ым этиловым спиртом в течение 30 мин на водяной бане при температуре

кипения спирта. В одну из двух пробирок с 0,8 мл экстракта прибавляли 4 мл 1 %-ого раствора ванилина в концентрированной соляной кислоте. Объем обеих пробирок доводили до 5 мл концентрированной соляной кислотой. Пробирку без ванилина использовали как контроль. Оптическую плотность растворов измеряли через 5 мин при длине волны 504 нм (Кукушкина и др., 2003).

Определение пектинов и протопектинов карбазольным методом основано на получении фиолетово-розового окрашивания уроновых кислот с карбазолом в сернокислой среде (Методы биохимического..., 1987).

Экстрагирование пектина. Измельченную навеску (0,1-0,5 г) сырья заливали горячим этиловым спиртом и нагревали на водяной бане с воздушным холодильником 20-30 мин для извлечения сахаров, затем фильтровали через бумажный фильтр в мерную колбу. Обработку спиртом одной и той же навески повторяли 3 раза для полного удаления сахаров. Фильтр вместе с остатком подсушивали при 50 °С до удаления спирта. Затем остаток вместе с фильтром помещали в колбу и приливали 50 мл воды, нагретой до 45 °С, и при этой температуре экстрагировали водорастворимый пектин на водяной бане в течение 1 ч. Жидкость фильтровали в мерную колбу 100 мл, промывали водой, охлаждали и доводили до метки.

Экстрагирование протопектина. Остаток после извлечения водой переносили в колбу и заливали 50 мл 0,3 н. раствора соляной кислоты. Нагревали 30 мин на кипящей водяной бане с обратным холодильником. Фильтровали в мерную колбу и промывали 2-3 раза горячей водой. Фильтр вместе с осадком возвращали в ту же колбу, приливали 50 мл 1 %-ого раствора лимоннокислого аммония и ставили на водяную баню на 30 мин. Фильтровали в мерную колбу с фильтратом солянокислой вытяжки, промывали горячей водой, после охлаждения доводили до метки.

После получения экстрактов пектина и протопектина, проводили реакцию с 0,2 %-ым раствором карбазола и измеряли оптическую плотность при 535 нм на фотозлектроколориметре.

Определение сапонинов основано на образовании хлопьевидного осадка («сырой сапонин») с ацетоном. Измельченное сырье (0,1-0,5 г) последовательно экстрагировали 50, 70 и 96 %-ым этиловым спиртом на водяной бане при 70 °С в течение 30 мин. Объединенные экстракты испаряли в фарфоровых чашках на водяной бане при 70 °С. Водный экстракт помещали в колбу на 100 мл, добавляли 7-кратный объем

ацетона и ставили в холодильник на 18 часов. После этого выпавший осадок отфильтровывали, высушивали (70 °С), взвешивали и рассчитывали содержание сапонинов (Киселева и др., 1991).

Определение каротиноидов. К навеске 0,1-0,5 г сырья добавляли углекислый кальций для нейтрализации кислот, переносили в колбу (200 мл) и добавляли 3-5 мл диметилформамида, встряхивали и прибавляли 10 г безводного сульфата натрия, перемешивали. Спустя 10 минут начинали экстракцию каротиноидов ацетоном порцией 40 мл, а затем дважды – по 10 мл. После этого экстракцию продолжали этанолом и, наконец, исчерпывающе – ацетоном. Объединенные вытяжки переносили в мерный цилиндр, измеряли объем вытяжки и определяли оптическую плотность при светофильтре, имеющем максимум пропускания света в области 450 нм (Кривенцов, 1982). Расчеты проводили по стандартному образцу (Методы биохимического..., 1987).

Методы статистического анализа.

Для биометрических показателей особей и других элементов популяций рассчитывали: среднее арифметическое и его ошибку, минимальное и максимальное значение признаков, доверительный интервал, коэффициент вариации. При сравнении и анализе выборок, а также при сравнении значений организменных признаков использовали значения с достоверными отличиями по *t*-критерию Стьюдента (95 % уровень значимости) (Зайцев, 1984). Для классификации ценопопуляций по плотности особей в работе применяли иерархический кластерный анализ, а также параметрические (*t*-критерий Стьюдента) и непараметрические (U-критерий Манна-Уитни) статистические критерии (Зайцев, 1984; Шмидт, 1984; Сидоренко, 2003; StatSoft, Inc., 2012). Приведение плотности к нормальному распределению выполняли с помощью преобразования $x = \ln(n+1)$ (Глотов, 1998). При расчете критических значений *t*-критерия Стьюдента использовали стандартную таблицу (для $p \leq 0,05$) (Зайцев, 1984), а U-критерия Манна-Уитни – таблицу для уровней статистической значимости $p \leq 0,05$ (по Е.В. Гублеру, А.А. Генкину, 1973) (Сидоренко, 2003).

Статистические характеристики получали при помощи пакетов компьютерных программ «EXCEL», «STATISTICA 6.0», «MATRIX».

3.2 Характеристика местообитаний изученных ценопопуляций

1. Длиннокорневищная биоморфа

Слабонарушенные сообщества

ЦП 1 – пырейный (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Prunella vulgaris*, *Vicia cracca*) настоящий луг с лугово-лесными элементами и с видами высокотравья (*Bupleurum aureum*, *Aconitum septentrionale*). Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) – 95 %, проективное покрытие *P. vulgaris* (ПП) – 5 %. В 200-205 м от правого берега реки Теренсуг, ровное место в 10 м от смешанного леса, окр. с. Усть-Бюр, Усть-Абаканский район. *Координаты*: h – 877 м над ур. м.; N – 53°45'10,2"; EO – 89°48'67,0"

ЦП 2 – мятликово-ежовый (*Dactylis glomerata*, *Poa sibirica*, *Alchemilla vulgaris*, *Carum carvi*) лесной луг. ОПП – 98 %, ПП – 5 %. Левый берег ручья Майнский ключ, ровное место у подножия склона, экспозиция – 120°, крутизна – 5°, окр. г. Саяногорск, Бейский район. *Координаты*: h – 343 м над ур. м.; N – 53°00'88,7"; EO – 91°27'67,6"

ЦП 3 – хвощевый (*Equisetum pratense*, *Agrimonia pilosa*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*) настоящий луг с подростом *Betula pendula* и лесными видами (*Pulmonaria mollis*, *Milium effusum*). ОПП – 90 %, ПП – 10 %. Долина реки Большой Анзас, левый берег, опушка смешанного леса с доминированием березы, окр. с. Кубайка, Таштыпский район. *Координаты*: h – 655 м над ур. м.; N – 52°18'57,9"; EO – 89°47'21,1"

ЦП 4 – ежово-овсяницевый (*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*) закустаренный (*Salix acutifolia*, *Salix caprea*) настоящий луг. ОПП – 98 %, ПП – 6 %. Подножие склона, экспозиция – 220°, крутизна – 5°, опушка смешанного леса с доминированием ивы, окр. г. Абаза, Таштыпский район. *Координаты*: h – 820 м над ур. м.; N – 52°31'99,1"; EO – 90°04'51,8"

ЦП 5 – закустаренный высокотравный (*Spiraea chamaedrifolia*, *Dactylis glomerata*, *Milium effusum*, *Aconitum septentrionale*) лесной луг. ОПП – 98 %, ПП – 6 %. Подножие склона, экспозиция – 35°, крутизна – 5°, до реки Тузахсуг около 800 м, окр. пгт. Бискамжа, Аскизский район. *Координаты*: h – 674 м над ур. м.; N – 53°24'76,3"; EO – 89°31'12,7"

ЦП 6 – злаково-манжетковый (*Alchemilla vulgaris*, *Milium effusum*, *Festuca rubra*, *Dactylis glomerata*) лесной луг с луговыми видами (*Plantago major*). ОПП – 95 %, ПП – 7 %. Правый выровненный берег реки Сарала, окр. с. Приискское, Орджоникидзевский район. *Координаты*: h – 650 м над ур. м.; N – 54°43'12,7"; EO – 88°52'21,5"

ЦП 7 – разнотравно-злаковый (*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Achillea millefolium*, *Plantago media*, *Prunella vulgaris*) настоящий луг на месте высокотравного лесного луга (*Aconitum septentrionale*). ОПП – 90 %, ПП – 9 %. Левый выровненный берег реки Сарала, окр. с. Орджоникидзевское, Орджоникидзевский район. *Координаты*: h – 568 м над ур. м.; N – 54°46'32,7"; EO – 88°58'82,5"

ЦП 8 – манжетковый (*Alchemilla vulgaris*, *Elytrigia repens*, *Plantago media*) настоящий луг. ОПП – 95 %, ПП – 2 %. Опушка леса у подножия склона, экспозиция – 30°, крутизна – 5°, окр. п. Коммунар, Ширинский район. *Координаты*: h – 660 м над ур. м.; N – 54°20'24,8"; EO – 89°18'74,6"

ЦП 9 – манжетковый (*Alchemilla vulgaris*, *Prunella vulgaris*, *Dactylis glomerata*) настоящий луг с лугово-лесными элементами (*Plantago media*, *Pulmonaria mollis*). ОПП – 95 %, ПП – 10 %. Средняя часть склона, экспозиция – 35°, крутизна – 30-35°, рельеф неровный, небольшие поднятия чередуются с небольшими понижениями, окр. п. Коммунар, Ширинский район. *Координаты*: h – 785 м над ур. м.; N – 54°20'29,8"; EO – 89°15'98,9"

ЦП 10 – ежовый (*Dactylis glomerata*, *Prunella vulgaris*, *Agrostis gigantea* Roth, *Helictotrichon pubescens*) настоящий луг с единичными высокотравными видами (*Aconitum septentrionale*, *Heracleum dissectum*). ОПП – 80 %, ПП – 8 %. Правый выровненный берег реки Уй, окр. д. Богословка, Бейский район. *Координаты*: h – 341 м над ур. м.; N – 54°20'25,2"; EO – 89°15'98,5"

Несформированные сообщества

ЦП 11 – несформированное сообщество с доминированием *Tussilago farfara* на придорожной насыпи щебня. ОПП – 20 %, ПП – 2 %. Обочина проселочной дороги, отвал щебня (придорожные насыпи), верхняя его часть, угол уклона 130° к дороге, рекреационная нагрузка, влияние автотранспорта, пгт. Вершина Теи, Аскизский район. *Координаты*: h – 916 м над ур. м.; N – 53°15'25,8"; EO – 89°33'41,4"

ЦП 13 – несформированное сообщество с *Tussilago farfara*, *Potentilla anserina*, *Urtica dioica* на обочине дороги. ОПП – 70 %, ПП – 2 %. Правый берег реки Тея, почва с примесью щебня и гравия, выпас скота, вблизи свалка бытового мусора, пгт. Вершина Теи, Аскизский район. *Координаты*: h – 913 м над ур. м.; N – 53°15'35,6"; EО – 89°33'47,0"

Сообщества с интенсивной антропогенной нагрузкой

ЦП 12 – овсяницево-кострецовый (*Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*, *Festuca rubra*) настоящий луг с подростом *Abies sibirica*. ОПП – 80 %, ПП – 5 %. Обочина тропы, нижняя часть склона, в 150 м от проселочной дороги, экспозиция – 160°, крутизна – 5°, почва с примесью глины, пгт. Вершина Теи, Аскизский район. *Координаты*: h – 960 м над ур. м.; N – 53°15'24,1"; EО – 89°33'40,6"

ЦП 14 – черноголовково-пырейный (*Elytrigia repens*, *Prunella vulgaris*) закустаренный (*Spiraea chamaedrifolia*) настоящий луг с зеленомошным покровом (*Polytrichum strictum*). ОПП – 75 %, ПП – 12 %. Опушка смешанного леса, нижняя часть склона, экспозиция – 110°, крутизна – 5°, почва с примесью глины, пгт. Вершина Теи, Аскизский район. *Координаты*: h – 1018 м над ур. м.; N – 53°16'10,4"; EО – 89°33'11,7"

ЦП 15 – пырейно-подорожниковый (*Plantago media*, *Plantago major*, *Elytrigia repens*, *Prunella vulgaris*) настоящий луг среди искусственных посадок *Picea obovata*. ОПП – 85 %, ПП – 6 %. Левый выровненный берег реки Аскиз, выпас скота, с. Бирикчуль, Аскизский район. *Координаты*: h – 564 м над ур. м.; N – 53°21'14,4"; EО – 89°53'04,1"

ЦП 16 – щучковый (*Deschampsia caespitosa*, *Plantago media*, *Plantago major*, *Potentilla anserina*) настоящий луг. ОПП – 80 %, ПП – 2 %. Левый выровненный берег реки Аскиз, выпас скота, с. Бирикчуль, Аскизский район. *Координаты*: h – 569 м над ур. м.; N – 53°21'27,5"; EО – 89°52'58,3"

ЦП 17 – мятликово-клеверовый (*Trifolium pratense*, *Poa pratensis*, *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer) настоящий луг. ОПП – 85 %, ПП – 3 %. Левый выровненный берег реки Арбатка в 50 м от проселочной дороги, п. М. Арбаты, Таштыпский район. *Координаты*: h – 419 м над ур. м.; N – 52°43'11,5"; EО – 90°18'18,3"

ЦП 18 – клеверовый (*Trifolium pratense*, *Plantago major*, *Carum carvi*) настоящий луг с *Populus tremula*. ОПП – 80 %, ПП – 1 %. Обочина дороги, г. Абаза, Таштыпский район. *Координаты*: h – 459 м над ур. м.; N – 52°38'38,5"; EО – 90°06'49,4"

ЦП 19 – клеверовый (*Trifolium pratense*, *Amoria repens*, *Plantago major*) закус-таренный (*Salix acutifolia*) настоящий луг. ОПП – 75 %, ПП – 2 %. Прирусловая часть поймы реки М. Сея, илистый грунт, д. М. Сея, Таштыпский район. *Координаты*: h – 444 м над ур. м.; N – 52°45'39,2"; EО – 39°49' 43,0"

2. Кустекорневая биоморфа

ЦП 20 – злаково-хвощевый (*Equisetum sylvaticum*, *Milium effusum*, *Poa pratensis*) лесной луг. ОПП – 65 %, ПП – 2 %. Долина реки Теренсуг, ровное место в 5 м от смешанного леса, песчаная почва, крупная галька с примесью глины. Антропогенное влияние слабое, окр. с. Усть-Бюр, Усть-Абаканский район. *Координаты*: h – 944 м над ур. м.; N – 53°45'89,0"; EО – 89°51'74,2"

ЦП 21 – ежево-очитковый (*Sedum aizoon* L., *Dactylis glomerata*, *Plantago media*) настоящий луг. ОПП – 45 %, ПП – 2 %. Нижняя часть склона, экспозиция – 120°, крутизна – 5°. Овраг, песчаная почва, с примесью крупной гальки, выходы скальных пород, долина реки Собака (приток р. Б. Июс), п. Коммунар, Ширинский район. *Координаты*: h – 769 м над ур. м.; N – 54°20'25,1"; EО – 89°18'98,5"

ЦП 22 – злаково-черноголовковый (*Prunella vulgaris*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*) настоящий луг. ОПП – 40 %, ПП – 10 %. Берег реки Сарала, небольшое понижение рельефа, песчаная почва, крупные камни, галька, окр. с. Орджоникидзевское, Орджоникидзевский район. *Координаты*: h – 585 м над ур. м.; N – 54°46'35,3"; EО – 88°58'98,5"

ЦП 23 – подорожниковый (*Plantago media*, *Achillea millefolium*, *Bromopsis inermis*) настоящий луг. ОПП – 45 %, ПП – 3 %. Долина реки Сарала, ровное место с небольшим понижением рельефа, песчаная почва с крупной галькой. Антропогенное влияние слабое, окр. с. Приискское, Орджоникидзевский район. *Координаты*: h – 756 м над ур. м.; N – 54°39'81,1"; EО – 88°46'55,3"

ЦП 24 – злаково-разнотравный (*Amoria repens*, *Fragaria vesca*, *Festuca pratensis*, *Prunella vulgaris*) настоящий луг с зеленомошным покровом из *Polytrichum commune*. ОПП – 62 %, ПП – 10 %. Средняя часть склона, экспозиция – 120°, крутизна –

30-35°, песчаная почва, галька, пгт. Вершина Теи, Аскизский район. *Координаты:* h – 1014 м над ур. м.; N – 53°16'06,6"; EO – 89°33'13,2"

ГЛАВА 4 ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ОНТОГЕНЕЗ *PRUNELLA VULGARIS*

4.1 Некоторые аспекты изучения жизненной формы, онтогенеза растений и его поливариантности

К настоящему времени накоплен огромный фактический материал в области изучения жизненных форм растений.

В нашей стране, понятие «жизненная форма» неоднократно рассматривалось Г.М. Зозулиным (1968), Е.Л. Нухимовским (1973, 1980, 1997), Б.А. Тихомировым (1963), Ю.С. Григорьевым (1955), Т.И. Серебряковой (1980), Т.Г. Дервиз-Соколовой (1981), В.Н. Голубевым (1968, 1972), Ю.Г. Алеевым (1980), Л.М. Шафрановой, Л.Е. Гатцук, Н.И. Шориной (2009) и др. Большое влияние на развитие этой области оказали эколого-морфологические взгляды И.Г. Серебрякова (1962а, 1964а), который определял жизненную форму «как своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их подземные органы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Исторически этот габитус развился в данных почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям». Несколько позднее в представленную трактовку автором были внесены изменения (неопубликованные), он предложил рассматривать «жизненную форму» как габитус растения, «связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» (цит. по: Т.И. Серебрякова, 1972, с. 86).

Понятие «жизненная форма» постоянно уточнялось, поскольку в разное время многие термины становились его синонимами (Лавренко и др., 1965; Серебрякова, 1972; Серебряков и др., 1972; Нухимовский, 1973). Однако по мнению Е.Л. Нухимовского (1973) единственно правильным следует считать только одно слово - «биоморфа», введенное В.М. Козо-Полянским (1945).

Неоднократно отмечалось, что жизненную форму стоит рассматривать как относительно динамичную характеристику, поскольку ее возникновение и развитие зависит от приспособления растений к различным условиям существования. Под влиянием стабильного изменения экологических условий в ходе онтогенеза одного и того же вида могут наблюдаться различия, которые выражаются в смене одних жизненных

форм другими (Голубев, 1959, 1960; Любарский, 1961; Серебряков, 1962а, 1964а; Голубев, 1968; Серебрякова, 1980; Заугольнова и др., 1991).

Особенности жизненных форм находят свое отражение при изучении процессов их развития и становления в течение большого жизненного цикла (Серебряков, 1964а). В жизни многолетних трав еще С.П. Смелов (1951) различал большой и малый циклы жизни. При этом под большим циклом автор понимал цикл, состоящий из жизненных циклов нескольких поколений надземных побегов, следующих друг за другом, пока не отомрет все растение. Несколько позднее Л.А. Жукова (1983а) признала этот термин не вполне удачным, предложив использовать понятие «полный онтогенез». Сегодня, под **полным онтогенезом** понимается закономерная последовательность всех этапов развития одного или ряда поколений от возникновения диаспоры до естественной смерти в результате старения. В случае возникновения особи из вегетативной диаспоры или более раннего ее отмирания онтогенез считается **неполным**, а при пропуске отдельных состояний или периодов в ходе онтогенеза – **сокращенным** (Жукова, 1995).

Морфологические преобразования, связанные с физиологическими и биохимическими изменениями, происходящими в ходе роста и развития организма нашли свое выражение в разработанной Т.А. Работновым (1950а) возрастной периодизации травянистых многолетников. Позднее она была усовершенствована А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции ..., 1976, 1977, 1988). Таким образом, в настоящее время возрастная (онтогенетическая) периодизация включает 11 онтогенетических состояний (семя, проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое, зрелое, старое генеративные, субсенильное, сенильное, отмирающее), объединенных в 4 онтогенетических (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный) периода.

Деление внутри каждого периода происходит с учетом качественных признаков (способ питания, наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур, способность особей к семенному или вегетативному размножению, степень сформированности биоморфы, изменение формы листьев, появление или исчезновение корневищ, каудексов, наличие или отсутствие ветвления, кущения и др.), характеризующих то или иное онтогенетическое состояние. Для подтверждения правильности их выделения, а также для дополнения характеристики состояний используются биометриче-

ские показатели, дающие количественные представления об отдельных органах растительной особи и позволяющие судить об интенсивности ростовых процессов в ходе онтогенеза (Серебрякова, 1972; Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976а; Жукова, 1995).

Накопившийся в ценопопуляционных исследованиях фактический материал, по описанию онтогенезов растений разных жизненных форм и широкое использование онтогенетической периодизации, позволили Л.А. Жуковой (1983а, 1995) предложить детальную классификацию онтогенезов (2 надтипа, 5 типов, 4 подтипа) с учетом следующих признаков: 1. способность завершить полный онтогенез в течение жизни одной или нескольких поколений особей; 2. длительность полного онтогенеза; 3. способность к вегетативному размножению, его время, кратность; 4. степень омоложения партикул; 5. продолжительность жизни особей вегетативного происхождения.

I надтип. Полный онтогенез осуществляется в жизни одного поколения – одной особи семенного происхождения. Данная трактовка надтипа соотносится с понятием простой онтогенез и включает *А* - (вся программа онтогенеза завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения, отсутствует постгенеративный период) и *Б* - (полный онтогенез реализуется в одном поколении, есть постгенеративный период) *типы*.

II надтип соответствует сложному полному онтогенезу, который осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей. Здесь Л.А. Жуковой (1995) выделено 3 типа: *В* – онтогенез семенной особи несколько сокращен, завершается старческой партикуляцией в старом генеративном и субсенильном состояниях. Партикулы не омолаживаются, но в отличие от *Б - типа* живут дольше и могут неоднократно партикулировать; *Г* – онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни – в молодом или средневозрастном генеративном состояниях и *Д - тип* – полный онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения. У семенных особей онтогенез краток, они могут образовывать специализированные диаспоры и погибать. Клонисты, возникшие из диаспор, глубоко омоложены до ювенильного состояния.

Позднее, В.А. Черемушкина и Т.В. Леонова (2011а) при изучении биоморфологических особенностей *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. предложили дополнить классификацию, выделив в пределах *В - типа* новый подтип, характерный для моноподиально нарастающих короткокорневищных трав. Отличие от типа заключается во времени

начала вегетативного размножения и образовании рамет, способных к неоднократной партикуляции с омоложением.

К настоящему времени различные черты биологии изучены у многих как длиннокорневищных (Серебрякова, 1964; Иванова, 1967; Стешенко, 1971; Смирнова и др., 1975; Смирнова, 1987; Подгаевская, 2002; Савиных, 2004; Полянская и др., 2000, 2004, 2013; Басаргин и др., 2004; Бобров, 2009), так и кистекорневых (Гуленкова, 1968; Жукова, 1983б, 1995, 2004; Ермакова, 1996; Жукова и др., 1997; Илюшечкина и др., 1997; Барыкина и др., 2000; Козырева и др., 2009; Семенова и др., 2013) растений.

Авторы отмечают, что для длиннокорневищных трав характерны сложные полные и неполные онтогенезы со сменой вегетативных поколений. Циклы их воспроизведения осуществляются как семенами, так и неглубокоомоложенными особями вегетативного происхождения. Среди большого числа диагностических признаков онтогенетических состояний особое внимание исследователи обращают на длительность существования главного корня, время появления корневищ, начало вегетативного размножения, формирование и степень развития полицентрической системы, куртины и клона.

Простые и сложные, полные и неполные онтогенезы характерны для особей кистекорневых жизненных форм. Так, например, у вегетативного малолетника *Ficaria verna* Huds., описан простой полный онтогенез, идущий без смены поколений и с образованием у особей компактных клонов вследствие вегетативной неподвижности (Смирнова, 1987). Полные сложные онтогенезы со старческой партикуляцией в старом генеративном состоянии характерны для *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Plantago major* и *Ranunculus acris* L. (Жукова, 1995). Как отмечает автор, наиболее продолжительным у них является генеративный период, постгенеративный, напротив, проходит в течение 1,5 - 3 лет.

В соответствии с классификацией Л.А. Жуковой (1995), все кистекорневые травы отнесены к *Б* - или *В* -, а длиннокорневищные к *Г* - типам.

Разнообразие форм развития особей в онтогенезе, проявляющееся в одинаковых или разных эколого-фитоценологических условиях обитания, принято рассматривать как их поливариантность (мультивариантность) развития. Впервые на дифференциацию растений в популяциях обратил внимание Д.А. Сабинин (1963). А уже в 80-

е гг. при изучении особей *Medicago falcata* L. (Снаговская, 1966), *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. (Жукова, 1979), *Galium ruthenicum* Willd., *Alyssum lenense* Adams. (Заугольнова, 1976; Воронцова и др., 1978) и др. было найдено подтверждение данному явлению. Оказалось, что поливариантность развития имеет адаптационное значение, позволяющее обеспечить устойчивое существование ценопопуляций в постоянно меняющихся условиях среды (Воронцова и др., 1978; Заугольнова и др., 1990; Жукова, 1995, 2006, 2008).

Некоторые формы проявления поливариантности растений были описаны Л.И. Воронцовой, Л.Б. Заугольновой и Л.А. Жуковой с соавторами (Воронцова и др., 1978; Жукова и др., 1988, 1991). На сегодняшний день известно три надтипа поливариантности (Жукова, 1995, 2006, 2008):

А-надтип. Структурная поливариантность (размерная, собственно морфологическая, поливариантность способов размножения и воспроизводства);

Б-надтип. Динамическая поливариантность (ритмологическая, собственно динамическая или временная);

В-надтип. Функциональная поливариантность (физиологическая, биохимическая).

Выделенные надтипы описаны у особей разных жизненных форм, в том числе и у ряда длиннокорневищных, стержне-кистекорневых и кистекорневых растений.

Размерная поливариантность изученная у кистекорневых *Plantago major*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus auricomus* L., *Ranunculus polyanthemus* L., *Polemonium caeruleum* L. (Жукова, 1995, 2008; Илюшечкина, 1998) и длиннокорневищных *Elytrigia repens* (Жукова, 1995), *Convallaria majalis* L. (Матвеев и др., 2006), *Veronica longifolia* L., *Mercurialis perennis* L. (Илюшечкина, 2008, 2012) трав, может зависеть от погодных условий сезона, эдафо-ценотических особенностей мест произрастания, плотности посадок и проявляться в изменении размеров и числа различных органов: скелетных осей, междоузлий, розеток и листовых пластинок в них, корней, глав каудекса и др.

Так, Н.М. Матвеев и О.А. Карпова (2006) указывают, что при изменении трофности и увлажнения почвы, а также погодных условий у длиннокорневищного вида *Convallaria majalis* в степных лесах Самарской области изменяется длина корневища.

В мелколиственных березово-осиновых лесах на влажном песке она наибольшая, а в липовой дубраве на свежаватом песке – наименьшая.

Вопросам морфологической поливариантности растений в литературе уделено большое внимание. Она описана в работах: В.Н. Голубева (1960), Л.М. Шафрановой (1964), Л.Е. Гатцук (1968), В.Г. Хржановского, Е.Л. Нухимовского (1972), М.Т. Мазуренко (1978), Л.И. Воронцовой, Л.Б. Заугольной (1978), Л.А. Жуковой, Э.В. Шестаковой (1995), В.П. Викторова (2000), В.А. Черемушкиной (2004), Л.А. Жуковой (2006), К.К. Ибрагимовой, Н.В. Салахова (2006), Г.О. Османовой (2007), Н.В. Илюшечкиной (2008, 2012), Г.Р. Денисовой (2009), В.А. Калинкиной (2009), Г.О. Османовой, О.П. Ведерниковой (2012), Н.С. Ступаковой (2012), В.В. Семеновой, П.С. Егоровой (2013), В.В. Семеновой (2015) и др.

Известно, что собственно морфологическая поливариантность может проявляться на уровне различных морфологических структур и в крайних вариантах приводить к смене жизненных форм.

Наблюдения, проведенные Л.А. Жуковой и Э.В. Шестаковой (1995) за короткокорневищно-кистекарневым растением *Plantago major* в условиях культуры показали, что морфологическая поливариантность вида выражается в изменении окраски листьев и продолжительности их жизни, в нарушении морфогенеза, ранней партикуляции корневища и образовании клонов, появлении новых точек роста на надземных побегах, корневище и корнях, что приводит к увеличению интенсивности ветвления. Кроме того, к настоящему времени у *Plantago major* описано максимальное число жизненных форм – 8 (Жукова, 2006, 2012).

Морфологическая поливариантность, проявляющаяся в изменении листорасположения, структуры стебля и соцветий при разной плотности посадки, а также в смене жизненной формы с кистекарневой на короткокорневищно-кистекарневую в условиях культуры отмечена и для кистекарневого растения *Valeriana alternifolia* Ledeb. (Семенова и др., 2013; Семенова, 2015).

В.Н. Голубев (1960), в разных типах фитоценозов и при разных условиях увлажнения, описывает смену жизненных форм у *Astragalus danicus* Retz. и *Vicia cracca*. Так, в степи у этих растений наблюдается корневищно-стержнекарневой характер подземных органов, но в западных колках западносибирской лесостепи они развиваются как длиннокорневищные растения. Таким же типом поливариантности харак-

теризуются особи *Sanguisorba officinalis*. По мнению автора, в ковыльно-морковниково-кипцово-разнотравном растительном сообществе у вида развивается стержневая корневая система, однако во влажных понижениях, в западинных колках, в лесной зоне Евразии *Sanguisorba officinalis* может быть отнесена к кистекорневым или корневищным растениям. Большой интерес у И.Г. Серебрякова (1949) вызвало изменение структуры цветоносных побегов у этого вида на севере (Хибины, Приполярный Урал) в связи с сокращением вегетационного периода. Он отмечает, что у северной формы не только резко уменьшается число стеблевых листьев, но они оказываются и крайне недоразвитыми.

В степных сообществах Наурзумского заповедника у *Galium ruthenicum* Л.И. Воронцовой и Л.Б. Заугольной (1978) обнаружены дерновинно-стержнекорневая и длиннокорневищно-стержнекорневая жизненные формы. Изменчивость структуры вегетативного тела позволяет виду существовать в различных экологических условиях, как на суглинистых и глинистых луговых почвах, так и на супесчаных и песчаных темнокаштановых и даже на черноземах (Заугольнова и др., 1976).

В.А. Черемушкина (2004) установила, что субстрат и местообитание определяют ход онтоморфогенеза длиннокорневищного вида *Allium caespitosum* Siev. ex Bong. и приводят к образованию у взрослых особей двух жизненных форм: длиннокорневищно-кустовой на буграх и в понижениях между ними, где происходит перевевание песка, и рыхлокустовой в местах, защищенных от сильного засыпания песком.

В различных типах растительных сообществ изменяется жизненная форма у зрелых генеративных особей колокольчика персиколистного (*Campanula persicifolia* L.). Так, на лугах при большой сомкнутости травяного покрова формируется короткокорневищная жизненная форма, в березовых и осиновых лесах - длиннокорневищная, а в питомнике – кистекорневая (Викторов, 2000).

В различных экологических условиях Приморского края, В.А. Калинкиной (2009), для особей *Trifolium pacificum* Bobr. установлено 8 жизненных форм, в том числе и стержне-кистекорневая.

В связи с тем, что описанная собственно морфологическая поливариантность онтогенеза может также проявляться и в виде смены морфологических фаз, остановимся на классификации биоморф по особенностям хода морфогенеза

О.В. Смирновой с соавторами (1976а). Автором было выделено 16 фаз морфогенеза, однако на сегодняшний день дополнительно описаны еще 2 фазы: первичного разветвленного побега и клона (Черемушкина, 2004; Черемушкина и др., 2014; Савиных и др., 2015).

Поливариантность способов размножения и воспроизводства проявляется в сочетании способов семенного и вегетативного размножений у одного вида и наиболее часто встречается в разных ценопопуляциях (Жукова и др., 1988).

Среди луговых растений Л.А. Жуковой (1995) выделены сочетания и смены способов размножения: 1. Преимущественно семенное размножение в сочетании с дополнительным вегетативным; 2. Сочетание двух способов вегетативного размножения – основного и дополнительного; 3. Преимущественно вегетативный способ размножения с нерегулярным семенным.

По мнению О.В. Смирновой (1974; 1976), важную роль в самоподдержании и в обеспечении устойчивости вида в ценозе играет именно вегетативное размножение. Для популяционных исследований к настоящему времени выделены его типы с учетом степени омоложения и роли вегетативного потомства в ценопопуляции (Смирнова, 1976; Жукова и др., 1988; Смирнова и др., 2004): сенильная (старческая партикуляция, сенильный распад), нормальная и юношеская партикуляции.

Для особей разных жизненных форм характерен свой особый тип вегетативного размножения, который повышает устойчивость их ценопопуляций. Так, у кистекорневых и длиннокорневищных растений вегетативное размножение отмечено в генеративном периоде. Однако оно обнаруживает некоторую степень отличия друг от друга. У кистекорневых трав, омоложение потомства может не происходить или быть частичным, разрастание слабое, формируются компактные клоны. Напротив, у длиннокорневищных – наряду с неглубоким омоложением происходит активное вегетативное разрастание, приводящее к образованию диффузных клонов (Смирнова, 1976; Жукова и др., 1985а; Илюшечкина, 2012).

Ритмологическая поливариантность выражается в асинхронности сроков наступления фенологических состояний у особей в одной ценопопуляции или в разных локальных популяциях. Это обеспечивает их устойчивость в неблагоприятных условиях, определяет семенное возобновление, регулярность и пополнение запасов семян (Жукова и др., 1988; Жукова, 2001, 2008).

Работы последних лет (Полянская, 2006; Турмухаметова, 2006; Асташенков и др., 2009; Турмухаметова и др., 2012) доказали, что ритмы сезонного развития растений разных жизненных форм могут реагировать как на изменение климатических условий, так и антропогенных факторов. Сезонные ритмы травянистых длиннокорневищных многолетников *Pyrola rotundifolia* L. и *Maianthemum bifolium*, а также кисте корневого короткокорневищного бореального вида *Trollius europaeus* L. изменяются в зависимости от воздействия экзогенных (абиотические и антропогенные факторы) и эндогенных (индивидуальные и возрастные) факторов. У особей *Trollius europaeus* в разные годы наблюдений значительно изменяются сроки и длительность протекания фаз у разных особей во всех онтогенетических группах прегенеративного и генеративного периодов. Одни и те же особи некоторые фазы проходят в ускоренном темпе, а некоторые - в замедленном. У одних и тех же особей *Trollius europaeus* в разные годы темп сезонного развития меняется или остается синхронным. Так, например, у ювенильных и имматурных особей разворачивание почек происходит в более сжатые сроки, чем у виргинильных, а ритм развития молодых генеративных особей опережает фенологический ритм старых генеративных поколений (Турмухаметова и др., 2012).

Собственно динамическая (по темпам развития) или временная поливариантность проявляется в разной скорости прохождения онтогенеза и в своеобразии перехода особей от одного этапа к другому. Данный надтип поливариантности обеспечивает максимальную приспособляемость особей к условиям среды и повышает устойчивость популяции в целом. Ускорение или замедление развития особей и рамет вызвано действием природных и антропогенных экологических факторов (Шивцова, 2009; Жукова, 2001, 2012). Крайней формой выражения этого типа поливариантности можно считать состояние квазисенильности или имитации сенильного состояния при неблагоприятных условиях (Смирнова и др., 1984).

Исследования, проведенные в естественных и искусственных растительных сообществах, привели к выделению ряда классов динамической поливариантности (Жукова и др., 1991; Жукова, 1995): ускоренное, нормальное, замедленное развитие, вторичный покой и реверсии в более ранние состояния.

Многие исследователи (Воронцова и др., 1978; Жукова и др., 1991; Жукова, 1995, 2008; Черемушкина, 2004) отмечают, что поливариантность по темпам раз-

вития наименее изучена, несмотря на это, к настоящему времени все же накоплена некоторая информация, отражающая изменения в ходе онтогенеза растений (Воронцова и др., 1978; Ермакова и др., 1985а; Жукова и др., 1988, 1991; Жукова, 1995; Илюшечкина, 1998; Тетерюк и др., 2001; Акшенцев, 2006; Шивцова, 2009; Шабалкина и др., 2012; Семенова и др., 2013).

У кистекорневых растений *Plantago major* и *Ranunculus acris* изменения темпа развития выражаются в его замедлении в прегенеративном периоде и задержании или более быстром завершении в генеративном или постгенеративном периоде или в отдельных состояниях. Кроме того, указано, что часть особей *Plantago major* и *Pedicularis kaufmanni* прегенеративного и генеративного периода может находиться в состоянии временного покоя в течение вегетации (Жукова, 1995; Ермакова и др., 1985б). И.М. Ермакова (1996) указывает на ускоренное развитие *Pedicularis kaufmanni* за счет пропуска того или иного онтогенетического состояния: виргинильного, зрелого или старого генеративного. Различные комбинации ускоренного, нормального и замедленного развития особей выявлены в искусственных посадках у *Valeriana officinalis* L., *Valeriana alternifolia* и *Polemonium caeruleum* (Илюшечкина, 1998; Семенова и др., 2013).

У длиннокорневищных растений динамическая поливариантность часто проявляется в реверсиях (омоложениях) в более ранние состояния, вплоть до ювенильного или имматурного. Однако наряду с этим также возможен переход в состояние покоя как, например, у *Elytrigia repens*, *Aegopodium podagraria* и *Convallaria majalis* и в квазисенильное состояние (*Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*) (Жукова и др., 1991; Жукова, 1995; Агафонова и др., 2004).

Функциональная поливариантность выражается в особенностях протекания физиологических процессов растений на разных этапах их онтогенеза, которые, в конечном счете, и определяют конкурентоспособность вида, темп его развития и онтогенетическую структуру ценопопуляций. Проявления данного надтипа поливариантности онтогенеза растений зависят от степени воздействия экологических факторов (Воскресенская, 2006; Жукова, 2008, 2012; Алябышева, 2012).

Таким образом, в ходе индивидуального развития каждая особь находится в постоянном приспособлении к окружающей среде, образуя или теряя дополнительные морфологические структуры вплоть до смены жизненной формы. Поливари-

антность онтогенеза выступает в качестве адаптационного механизма и определяет гетерогенность популяций растений, повышает степень их биоразнообразия, необходимого для сохранения и воспроизведения биологических ресурсов. От продолжительности и своеобразия онтогенеза зависит организация популяционной жизни каждого вида в естественных и искусственных фитоценозах.

4.2 Разнообразие жизненных форм и особенности онтогенеза *Prunella vulgaris*

В литературе, по вопросу изучения жизненных форм и особенностей онтогенеза у *P. vulgaris*, представлены отрывочные сведения.

В.Н. Голубев (1961) при описании растительности лесо-луговой зоны отмечает, что *P. vulgaris* – типичное короткоползучее растение со структурой, близкой к рыхлокустовому типу. Согласно автору, в состоянии проростка вид представлен ортотропным розеточным побегом. При благоприятных условиях, уже на первом году жизни из пазух первичных листьев образуются короткие ползучие побеги, которые укореняются по всей длине не равномерно распределенными многочисленными придаточными корнями. В процессе развития *P. vulgaris* образуется куртинка, после отмирания соединительных звеньев которой возникают вегетативные особи. Позднее точка зрения В.Н. Голубева была поддержана и Т.И. Серебряковой (1981), которая, развивая концепцию «моделей побегообразования» наземно-ползучих многолетних трав, причислила *P. vulgaris* к короткоползучим растениям, неспособным к быстрым перемещениям.

Т.W. Böcher (1940), Р. Macek, J. Lepš (2003) и Е.Л. Нухимовский (2002) отмечали, что на антропогенных лугах и опушках смешанных лесов в Европе и в Подмосковье *P. vulgaris* – безрозеточное столонообразующее интенсивно-клонировующее поликарпическое растение. Однако, изучая тот же вид в окрестностях Пущино (среднее течение реки Оки) группа авторов (Алексеев и др., 1992) отнесла его к кистекорневой жизненной форме, образованной озимыми моноциклическими монокарпическими побегами. В работе Л.И. Абрамовой (1996) черноголовка обыкновенная также отнесена к группе кистекорневых многолетников с ползучим надземным корневищем.

По мнению В.Н. Егоровой (2004), в пойменной экосистеме р. Оки в пределах Дединовского расширения изучаемый вид формирует стержнекорневую и наземно-ползучую биоморфы. И.М. Ермакова и Н.С. Сугоркина (2009) у *P. vulgaris*, произра-

стающей на Залидовских лугах Калужской области, отметили формирование наземно-ползучей и кистекорневой жизненных форм.

На территории Кировской области и Республики Марий Эл изучение онтогенеза *P. vulgaris* проведено Е.С. Закамской с соавторами (2004, 2013). Для вида ими установлена короткокорневищная жизненная форма. Однако, исходя из их описания, охарактеризовать биоморфу *P. vulgaris* довольно трудно, поскольку авторы указывают на наличие у растения короткого или длинного корневища, а также кистевидной и мочковатой корневой системы.

Т.Г. Харина и Н.В. Швыдка (1995) проводили изучение онтогенеза *P. vulgaris* на юге Томской области. Они указывают, что по литературным данным изучаемый вид характеризуется как короткоползучий многолетник и предлагают характеристику его онтогенетических состояний. Авторы отмечают, что ювенильные особи представлены розеточным побегом с главным и боковыми корнями, а также с отходящими от гипокотилия придаточными корнями. В имматурном состоянии розеточный побег сохраняется, у особей происходит отмирание главного корня и формируется плагиотропное эпигеогенное корневище. Виргинильные особи начинают ветвиться, корневище короткое. Онтогенез *P. vulgaris* сокращен и заканчивается в молодом или средневозрастном генеративном состоянии при естественном отделении имматурных и виргинильных партикул. Средневозрастные особи единичны и представлены рыхлокустовой формой. Постгенеративный период не выражен.

В Копенгагене в условиях интродукции наблюдение за особями *P. vulgaris* проводил Т.W. Böcher (1949). Однако жизненная форма особей им не была установлена, поскольку основное внимание он уделял их внешнему виду, а именно направлению роста цветоносных побегов и типам вегетативного размещения по территории. Он выделил «прямостоячий», «восходящий, анизотропный» и «стелющийся» типы направления роста побегов и «дернистый», «ползучий» и «представленный листовой подушкой» морфологические типы вегетативного распространения.

Таким образом, имеющаяся информация о развитии особей *P. vulgaris*, как правило, затрагивает Европу, европейскую часть России и юг Томской области. В этой части ареала данный вид полиморфен и способен формировать несколько жизненных форм.

4.2.1 Онтогенез *Prunella vulgaris* в естественных условиях обитания

Исследования, проведенные нами в течение 2011-2013 гг. на территории Республики Хакасия, позволили описать длиннокорневищную и кистекорневую 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.

У взрослых особей *P. vulgaris* обеих жизненных форм побеговая система образована моно- и дициклическими монокарпическими побегами с полным и неполным циклом развития. На ортотропных удлинённых частях монокарпических побегов развиваются 3-5 пар листьев. Верхняя пара – продолговато-яйцевидная, короткочерешковая или сидячая, вторая и последующие пары листьев – длинночерешковые, яйцевидные. Как было указано в гл. 2., пгл. 2.1, главное соцветие *P. vulgaris* – открытый брактеозный тирс. Он состоит из 1-8 супротивно расположенных и сильно сближенных дихазиев. Иногда в верхних парах листьев могут формироваться парциальные соцветия и паракладии. Корневая система придаточная.

1. Длиннокорневищная биоморфа

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

Плод *P. vulgaris* – четырехэремный ценобий. При созревании он быстро распадается, и округлые, темно-коричневые эремы попадают в субстрат. Тип их покоя комбинированный (подробно описан в гл. 6, пгл. 6.2). В начале мая начинается массовое появление проростков (*p*) с 2 семядольными листьями почковидной формы на длинных черешках (рисунок 5). Гипокотиль хорошо выражен. Корневая система представлена главным корнем, от которого отходят боковые корни I-го

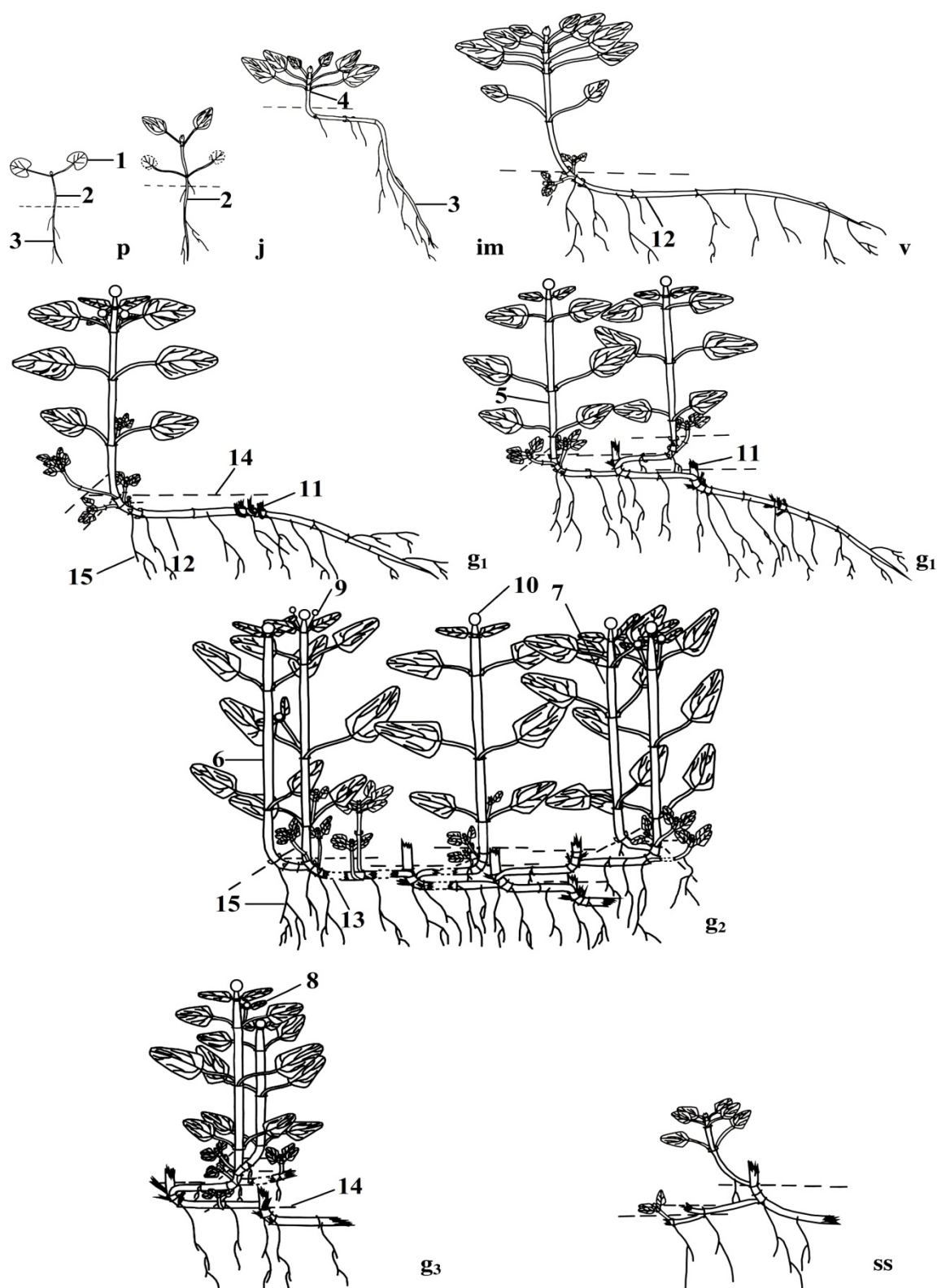


Рисунок 5 – Онтогенез особей *Prunella vulgaris* длиннокорневищной
жизненной формы

Условные обозначения – 1 – семядольные листья; 2 – гипокотиль; 3 – главный корень; 4 – верхнерозеточный вегетативный побег; 5 – дициклический среднерозеточный генеративный побег; 6 – озимый моноциклический полурозеточный генеративный побег;

7 – моноциклический удлинённый генеративный побег; 8 – параклади; 9 – парциальное соцветие; 10 – главное соцветие; 11 – отмерший побег; 12 – длинное корневище; 13 – перегибание корневища; 14 – поверхность почвы; 15 – придаточные корни (число придаточных корней показано условно).

порядка. В состоянии проростка растение находится в течение нескольких недель. После отмирания семядолей растения переходят в ювенильное состояние.

У особей в ювенильном онтогенетическом состоянии (*j*) продолжается рост первичного побега. Он ортотропный удлинённый и состоит из 1-2 метамеров, несущих супротивно расположенные, простые, цельные ассимилирующие листья на длинных черешках (Приложение Б). Форма листовой пластинки яйцевидная, усажена простыми волосками, край листа слегка волнистый. Верхушечная почка возвышается над поверхностью почвы. Боковые почки отсутствуют. Корневая система представлена главным и 2-13 боковыми корнями I-III-го порядков. К концу июня на гипокотиле начинают формироваться придаточные корни.

В имматурное онтогенетическое состояние (*im*) растения переходят в этот же вегетационный сезон. На первичном побеге появляются ещё 2-3 пары длинночерешковых яйцевидных листьев, узлы сближены. Побег становится верхнерозеточным. В пазухах листьев закладываются открытые почки. К концу вегетационного сезона побег полностью полегает, его плагиотропная часть станет первым годичным приростом эпигеогенного длинного корневища. Ассимилирующие листья отмирают, верхушечную почку прикрывает опад листьев. Корневая система смешанная. Придаточные корни в числе 1-5 образуются в узлах и на междоузлиях плагиотропной части побега.

Весной 2-го года жизни растения переходят в виргинильное онтогенетическое состояние (*v*). Верхушечная почка побега I-го порядка раскрывается (в дальнейшем первичный побег будем считать побегом I-ого порядка) разворачивается ортотропный годичный верхнерозеточный побег, несущий 3-5 пар длинночерешковых яйцевидных волнистых по краю листьев. В пазухах листьев весной закладываются вегетативные почки. В конце вегетационного периода годичный верхнерозеточный побег полегает и втягивается в почву придаточными корнями. Таким образом, корневище в регенеративный период моноподиально нарастающее и представлено годичными приростами, состоящими из длинных (1-3 шт.) и коротких метамеров (2-4 шт.). Длина удли-

ненных метамеров первого и второго приростов варьирует от 0,6 до 1,5 см. Из пролептических почек, заложенных в первый год в зоне укороченных метамеров, образуются 1-6 небольших боковых верхнерозеточных ортотропных побегов, в зимний период они полностью погибают и не принимают участие в формировании побеговой системы особи. Корневая система смешанная. Продолжительность онтогенетического состояния 1-3 года.

На 3-5 год первичный побег зацветает. Из силлептических почек на ортотропной удлиненной генеративной части первичного монокарпического побега образуются побеги обогащения, которые достигают в высоту 0,1-0,7 см и погибают вместе с его надземной частью осенью. Таким образом, первичный монокарпический побег *P. vulgaris* полициклический. В дальнейшем особи нарастают симподиально за счет почек, находящихся в апогеотропной части побега.

При разворачивании нескольких почек возобновления в молодом генеративном онтогенетическом состоянии формируется куртина, состоящая из 2 дициклических среднерозеточных генеративных и 2-24 годичных боковых верхнерозеточных вегетативных побегов. Корневая система смешанная. Главный корень сохраняется.

Зона возобновления побега состоит из 2-5 метамеров. Судьба побегов, развивающихся из почек возобновления, различна. Как правило, из верхних или нижних по положению почек образуются дициклические среднерозеточные монокарпические побеги возобновления, из остальных почек разворачиваются однолетние вегетативные ортотропные верхнерозеточные побеги с неполным циклом развития, выполняющие функцию фотосинтеза. Они несут 1-5 пар яйцевидных листьев 0,1-2,7 см дл.; полностью отмирают в конце вегетационного периода (Приложение Б).

Осенью верхнерозеточные вегетативные побеги II порядка, состоящие из 4-9 метамеров, полегают и укореняются. Их удлиненная часть вместе с почками, входит в состав симподиально нарастающего эпигеогенного корневища. Верхушечная розеточная часть побега вместе с верхушечной почкой также укореняются. Листья уходят под снег зелеными и постепенно отмирают. На следующий год из верхушечной почки образуется удлиненная генеративная часть дициклического побега II-го порядка.

Длительность молодого генеративного онтогенетического состояния 2-3 года.

У особей в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии (g_2) после отмирания главного корня начинается вегетативное размножение. Происходит распад кур-

тины и образуется клон, состоящий из полицентрических систем парциальных побегов и кустов (т. е. особей вегетативного происхождения – рамет), связанных эпигеогенным корневищем, или отдельных рамет: генеративных и вегетативных парциальных кустов на разных этапах онтогенеза – от виргинильного до молодого или старого генеративного состояний, и вегетативных парциальных побегов, омоложенных до имматурного или виргинильного состояний.

Полицентрическая система может включать 2-4 парциальных куста, состоящих из 4-32 генеративных и вегетативных побегов. Многолетние участки корневища утолщаются. Корневая система придаточная.

Парциальные кусты образованы дициклическими среднерозеточными, озимыми моноциклическими полурозеточными, моноциклическими удлинёнными генеративными и верхнерозеточными вегетативными побегами. Осенью вегетативные побеги полегают, укореняются, часть из них погибает, а остальные на следующий год зацветают: формируются среднерозеточные побеги, развитие которых приводит к разрастанию и размножению (в случае разрыва корневища) особей, формированию новых парциальных кустов. В связи с относительно небольшим годичным приростом корневищ (до 5,3 см) у *P. vulgaris* в этом состоянии образуются слабодиффузные клоны (формирование клонов такого же типа отмечала и О.В. Смирнова (1987) у длиннокорневищного растения *Paris quadrifolia* L.). Надземная часть моноциклических побегов отмирает до базальной части, на ней сохраняются жизнеспособные почки, при их разворачивании образуются новые побеги возобновления. Часто из перезимовавших или спящих почек эпигеогенного корневища разворачиваются моноциклические удлинённые и дициклические среднерозеточные монокарпические побеги.

Образовавшиеся в результате вегетативного размножения в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии имматурные раметы, имеют один годичный побег с хорошо развитыми листьями, эпигеогенное корневище и придаточную корневую систему. Виргинильные раметы представлены одиночным двухгодичным побегом или парциальным кустом, состоящим из верхнерозеточных побегов разных порядков, с корневищем и корневой системой.

Из-за постоянного отмирания корневища с дистального конца установить длительность жизни особей в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии не представляется возможным. Возраст парциального куста – 3-5 лет.

Особи в старом генеративном онтогенетическом состоянии (g_3) представляют собой парциальные кусты, с отмирающим с дистального конца корневищем. В них хорошо заметны многочисленные отмершие участки генеративных и вегетативных побегов прошлых лет. Куст состоит из 1-2 моноциклических и озимых моноциклических генеративных побегов, а также 2-8 годичных верхнерозеточных вегетативных побегов. Зона возобновления располагается на укоренившейся базальной части генеративных побегов. Возникающие вегетативные побеги, как правило, с неполным циклом развития, они выполняют фотосинтезирующую функцию. Образующиеся в результате партикуляции парциального куста ослабленные особи, быстро отмирают. Иногда из спящих почек на корневище возникают верхнерозеточные ортотропные вегетативные побеги, которые полегают, укореняются и на следующий год зацветают. В результате ветвления и раскрытия почек в апогеотропной части такого побега снова могут формироваться парциальные кусты. В старом генеративном состоянии происходит увеличение диаметра корневища и уменьшение числа придаточных корней (Приложение Б). Условный возраст парциальных кустов 2, реже – 3 года.

В субсенильном онтогенетическом состоянии (ss) корневище полуразрушено. Из почек зоны возобновления отмершего генеративного побега и из спящих почек на корневище развиваются 1-2 ортотропных верхнерозеточных побега с 2-3 парами листьев. Строение листьев как у особей, находящихся в имматурном онтогенетическом состоянии. Продолжительность состояния 1 год.

Особи в сенильном состоянии (s) отсутствуют.

Длительность онтогенеза особей *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы до момента отмирания главного корня – 4-7 лет.

2. Кистекопневая биоморфа формируется на песчаном субстрате суходольных настоящих и лесных лугов лесного пояса. 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).

Начальные этапы онтогенеза особей кистекопневой жизненной формы (*плод, р*) полностью совпадают с развитием особей длиннокорневищной биоморфы. Особи в ювенильном онтогенетическом состоянии представлены одним розеточным побегом (Приложение В). В пазухах листьев закладываются почки, в дальнейшем отмираю-

щие. На гипокотиле и эпикотиле формируются придаточные корни. В этот же вегетационный сезон растения переходят в имматурное состояние, тип побега сохраняется. За счет контрактильной деятельности придаточных корней годичный прирост розеточного побега втягивается в почву и становится первым звеном эпигеогенного короткого корневища (рисунок 6).

В виргинильное онтогенетическое состояние растения переходят весной 2-го года жизни. Верхушечная почка первичного побега раскрывается с образованием розеточного ортотропного побега, несущего 3-5 пар длинночерешковых яйцевидных по краю волнистых листьев. Некоторые виргинильные особи ветвятся с образованием 1-5 розеточных побегов, отмирающих в этот же год. Ежегодно осевая часть розеточного побега вместе с почками погружается в почву. Часть почек становится спящими, а остальные погибают.

К концу онтогенетического состояния главный корень отмирает. Корневище утолщается, на нем увеличивается число молодых придаточных корней. Продолжительность онтогенетического состояния 1-3 года.

На 3-5 год особи зацветают. Весной из верхушечной почки первичного побега разворачивается ортотропный удлинённый годичный генеративный побег. Таким образом, материнский побег - полициклический полурозеточный.

На ортотропной генеративной части монокарпического побега образуются силептические вегетативные побеги обогащения, которые погибают осенью вместе с удлинённой генеративной частью первичного побега.

Зона возобновления монокарпического побега находится в его розеточной части и включает 2-4 метамера. Образующиеся побеги функционально различаются. Как правило, из верхних по положению почек развиваются дициклические полурозеточные побеги возобновления. Остальные почки дают начало розеточным побегам с неполным циклом развития, выполняющим фотосинтезирующую функцию. Розеточная часть дициклического побега образуется весной, а осенью она вместе с почками втягивается в почву придаточными корнями и входит в состав короткого корневища. Терминальная почка располагается на поверхности почвы. На следующий год из нее разворачивается удлинённый годичный генеративный побег, отмирающий осенью до зоны возобновления.

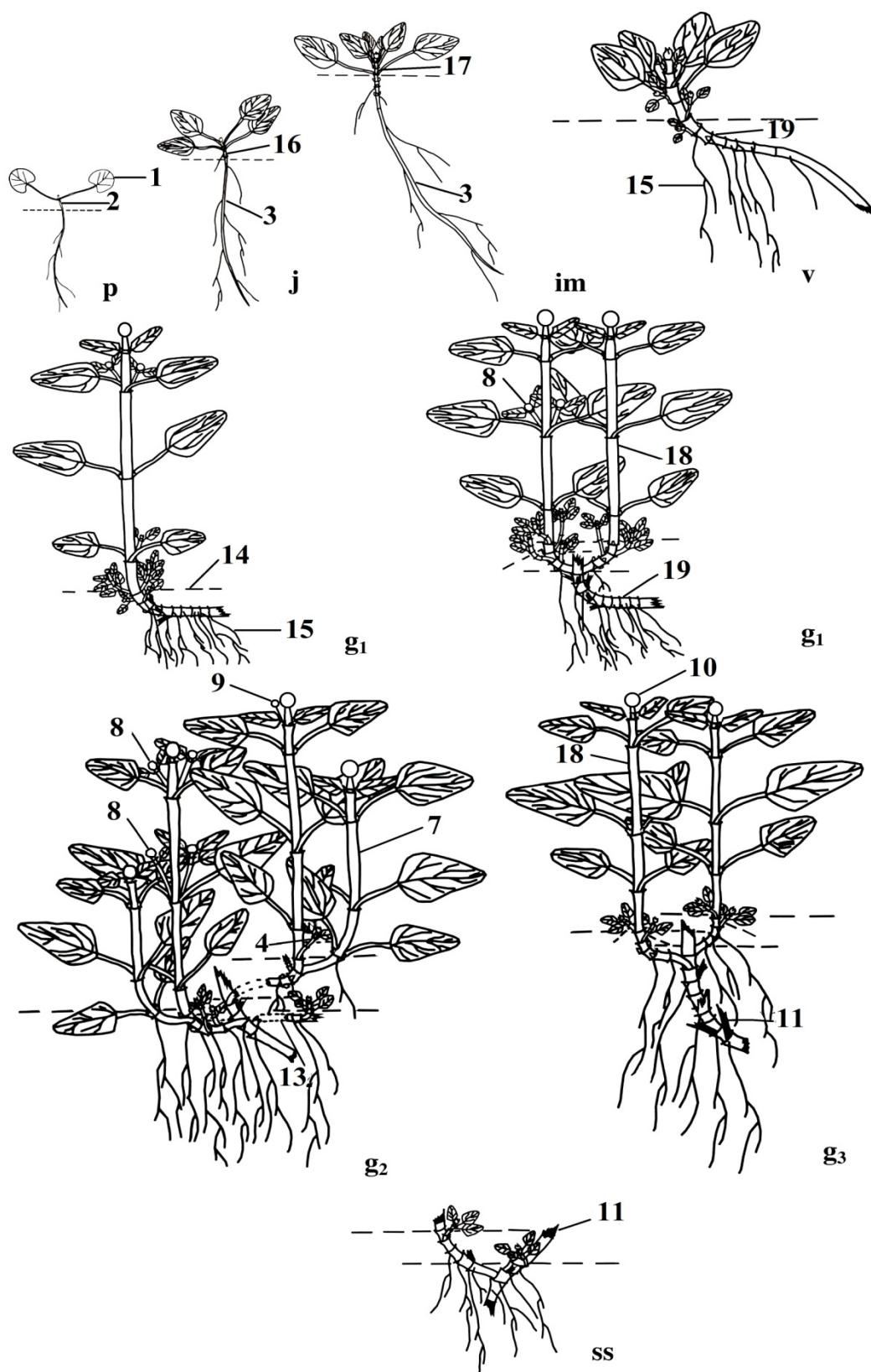


Рисунок 6 – Онтогенез особей *Prunella vulgaris* кистекарневой жизненной формы

Условные обозначения – 16 – эпикотиль; 17 – розеточный вегетативный побег; 18 – дициклический полурозеточный генеративный побег; 19 – короткое корневище. Остальные обозначения те же, что и на рисунке 5.

Таким образом, в молодом генеративном состоянии после первого цветения происходит смена нарастания особи с моноподиального на симподиальное. Побег возобновления – дициклический полурозеточный.

В этом онтогенетическом состоянии образуется компактный первичный куст, состоящий из 2 генеративных и 3-16 вегетативных побегов. Часть розеточных вегетативных побегов с неполным циклом развития, к весне следующего года они погибают. Корневище отмирает с дистального конца. Корневая система придаточная. Корни многочисленные, образуются в узлах и междоузлиях метамеров (Приложение В). Условный возраст особей – 3-4 года.

В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии у особей кистекорневой биоморфы начинается вегетативное размножение. Образуется компактный клон, из кустикающихся и некустикающихся партикул.

Кустикающаяся партикула состоит из 2-7 генеративных и 1-19 вегетативных побегов. Помимо дициклических полурозеточных генеративных побегов, в этом состоянии образуются моноциклические удлинённые. Они разворачиваются из почек средней или нижней части зоны возобновления побега предыдущего порядка. Вегетативные побеги образуются как из почек зоны возобновления, так и из спящих почек на корневище. Часть вегетативных побегов – верхнерозеточные побеги с неполным циклом развития, осенью они отмирают. Многолетние участки корневища утолщаются. Условный возраст особей составляет 2-3 года.

Старые генеративные особи представлены кустикающимися партикулами из 1-2 дициклических полурозеточных генеративных и 4-11 розеточных годовичных вегетативных побегов; часть из них с неполным циклом развития. В результате партикуляции старых генеративных особей образуются более старые особи, которые быстро отмирают. Условный возраст кустикающейся партикулы 2, реже – 3 года.

Субсенильные особи кистекорневой жизненной формы развиваются сходно с особями длиннокорневищной биоморфы и отличаются лишь наличием розеточных побегов.

Особи в сенильном состоянии (*s*) отсутствуют.

Длительность онтогенеза особей *P. vulgaris* кистекорневой жизненной формы до момента отмирания главного корня – 2-4 года.

Таким образом, установлено, что на территории Хакасии жизненная форма вида пластична. Основными структурными единицами взрослой особи *P. vulgaris* длиннокорневищной биоморфы будут дициклический среднерозеточный и озимый моноциклический полурозеточный побеги, а кистекорневой – дициклический полурозеточный побег. 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). Вегетативное размножение наступает в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии. У особей *P. vulgaris* длиннокорневищной биоморфы образуются слабодиффузные клоны, раметы омоложены до имматурного, виргинильного или молодого генеративного онтогенетических состояний и способны к многократной партикуляции. Особи кистекорневой биоморфы формируют компактные клоны, партикулы не омолаживаются, но способны к дальнейшей партикуляции. Согласно классификации Л.А. Жуковой (1995), онтогенез особей длиннокорневищной жизненной формы относится к *Г-типу*, *Г₂-подтипу*, а кистекорневой – к *В-типу*.

4.2.2 Онтогенез *Prunella vulgaris* в интродукционном эксперименте

И.Г. Серебряков (1964а) считал, что при интродукции растений за пределами их естественного обитания изменения жизненных форм (а, как следствие, и онтогенеза) наблюдаются в еще большей степени.

В ряде литературных источников (Голубев, 1962; Игнатьева, 1961, 1963, 1965, 1968) указано, что в условиях культуры многие виды формируют стержне-кистекорневую жизненную форму. По мнению В.Н. Голубева (1962), морфогенетически она является переходной от стержнекорневой к кистекорневой, поэтому растения характеризуются наличием главного корня и придаточных корней, формирующихся на корневище.

Особенности развития корневой системы рассмотрены указанными авторами на различных объектах: *Pyrethrum roseum* M.B., *Solidago canadensis* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Leucanthemum vulgare* Lam. и др. Отмечено, что главный корень может функционировать различное время. В некоторых случаях он появляется лишь в пер-

вые годы жизни растения, а на второй-третий год культивирования отмирает, иногда же сохраняется в течение всей жизни особи, но свое значение теряет довольно рано. Кроме того, растения указанной жизненной формы, как правило, характеризуются старческой партикуляцией, однако продолжительность жизни партикул мала.

Перенос объекта исследования в интродукционные условия проводили семенным путем. Семенной материал был собран в разных растительных сообществах Республики Хакасия (ЦП 2, 5, 9, 12, 15, 18, 20, 21), однако, несмотря на его разнородность, наблюдения показали, что в эксперименте развитие особей сходно (рисунок 7). В условиях культуры *P. vulgaris* образует только стержне-кистекарневую жизненную форму (Барсукова, 2015).



Рисунок 7 – *Prunella vulgaris* в условиях интродукционного эксперимента

Побеговая система взрослых особей образована моно- и дициклическими монокарпическими побегами с полным и неполным циклом развития. На ортотропных удлинённых частях монокарпических побегов развиваются 3-7 пар листьев. Верхняя пара – продолговато-яйцевидная, короткочерешковая или сидячая, вторая и последующие пары листьев – длинночерешковые яйцевидные. Главное соцветие, также как

и в природе - открытый брактеозный тирс, состоящий, однако из большего числа ди-хазиев (до 13). Для генеративных побегов всех типов характерна синфлоресценция – закрытая кисть из тирсов, образованная главным и парциальными соцветиями, и паракладиями (Кузнецова и др., 1992).

По нашим наблюдениям на смену и продолжительность онтогенетических состояний оказывают влияние время посева и появления всходов, а также погодные условия вегетационного сезона. Установлено, что у особей возможны два варианта онтогенеза. При этом начальные их этапы (*p-im*) присутствуют в обоих вариантах (Барсукова, 2015).

1 вариант. При осеннем посеве и благоприятных условиях (устойчивые высокие среднесуточные температуры воздуха (20-25 °C) и отсутствие их резких колебаний, достаточное увлажнение) третьей декады апреля-первой декады июня, у тех особей *P. vulgaris*, которые появились раньше других, прегенеративный период сокращается, и они зацветают в первый год жизни. На это явление также указывали К. Lincola (по: Böcher, 1949) и T.W. Böcher (1949). У особей последовательно сменяются состояния: виргинильное – скрытогенеративное – молодое генеративное – зрелое генеративное.

2 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.

Отдельные особи, развивающиеся как первым, так и вторым вариантами, могут переходить в старое генеративное состояние.

При осеннем посеве (первая декада ноября) проростки появляются через 7-8 месяцев (начало мая), при весеннем (третья декада апреля – первая декада мая) – через 3-4 недели (в третьей декаде мая – первой декаде июня). В условиях культуры *P. vulgaris* дает обильный самосев, а поскольку рассеивание семян и плодов начинается в третьей декаде июля - первой декаде августа, появление проростков может происходить и осенью, в год цветения особей. При благоприятных погодных условиях (отсутствие высоких температур, достаточное увлажнение) к третьей декаде сентября особи могут переходить в ювенильное, а отдельные – в имматурное онтогенетические

состояния. В течение холодного периода года практически все особи выживают. За следующий вегетационный сезон в их развитии удастся проследить имматурное, виргинильное, а у отдельных экземпляров – молодое генеративное состояния. Переход таких особей в зрелое генеративное состояние осуществляется лишь через 22 - 23 месяца.

Прорастание семян надземное. Как и в природных ценопопуляциях, проростки – это однопобеговые растения с 2 семядольными листьями почковидной формы на длинных черешках. Гипокотиль короткий. Корневая система представлена главным корнем длиной 0,3-3,0 см с отходящими от него боковыми корнями I порядка. В состоянии проростка растение находится 7-15 дней.

У ювенильных особей рост первичного побега продолжается. Он розеточный и, как правило, состоит из одного метамера, несущего супротивно расположенные простые, цельные ассимилирующие листья на длинных черешках. Форма листовой пластинки яйцевидная, край листа слегка волнистый. Семядольные листья сохраняются. В их пазухах, а также в пазухах настоящих листьев заложены боковые почки. Корневая система состоит из главного и 2-15 боковых корней I порядка (Приложение Г). Иногда уже к концу этого онтогенетического состояния на гипокотиле начинают формироваться придаточные корни. Продолжительность состояния – около 14-16 дней.

В имматурном онтогенетическом состоянии розеточный побег продолжает нарастать моноподиально. На нем разворачивается еще 1-2 пары длинночерешковых яйцевидных листьев, в пазухах которых заложены открытые почки. Семядольные листья сохраняются. В этом состоянии начинается ветвление материнского побега. Трогаются в рост почки, заложённые в пазухах семядольных листьев. Боковые побеги несут верхушечную почку и 1 пару листьев. Корневая система представлена главным корнем и отходящими от него боковыми корнями I-III порядков. Число придаточных корней увеличивается незначительно и может достигать 6 шт. Продолжительность состояния – 6-7 дней.

В этот же вегетационный сезон растения переходят в виргинильное онтогенетическое состояние. Материнский розеточный побег нарастает моноподиально.

Первый вариант онтогенеза

На побеге I порядка разворачивается еще 3-4 пары яйцевидных листьев на длинных черешках (в случаях низкой плотности может дополнительно разворачиваться 1-2 пары листьев). В их пазухах закладываются открытые почки. Боковые почки, заложенные в течение ювенильного и имматурного состояний, трогаются в рост (рисунок 8). Судьба побегов II порядка различна. Так, в базальной области розеточного главного побега разворачиваются вегетативные розеточные, иногда верхнерозеточные побеги, они состоят из 4-5 метамеров с пазушными почками. Побеги, развернувшиеся в средней области, удлиненные, состоят из 3-4 метамеров, верхушечные почки вегетативные.

Часто у особей, зацветающих в первый год развития, можно выделить скрытогенеративное состояние (g_0). Причем растения по морфологическим признакам сходны с виргинильными, но терминальная почка главного побега и удлиненных боковых побегов II порядка имеет сформированную генеративную сферу. Иногда уже в этом состоянии начинается ветвление розеточных и верхнерозеточных побегов II порядка. У отдельных особей разворачиваются побеги следующего порядка с 1-2 метамерами. В этом состоянии отмирают семядольные и первая пара настоящих листьев. Число придаточных корней возрастает до 30-40 шт., они отходят от узлов и междоузлий главного и боковых побегов II порядка, расположенных в базальной части главного побега (Приложение Г). Корневая система состоит из главного и боковых корней I-III порядка. Общая продолжительность виргинильного и скрытогенеративного состояний от 14 до 25 дней.

Особи, в первый год развития перешедшие в молодое генеративное онтогенетическое состояние, зацветают. Несколько верхних метамеров главного побега удлиняются. Он становится полурозеточным и состоит из розеточной (3-5 метамеров) и удлиненной (2-4 метамера) частей. Удлиненные боковые побеги II порядка вытягиваются, на них разворачиваются еще 1-2 пары листьев, они зацветают. Из силлептических почек на ортотропных удлиненных частях главного генеративного моноциклического полурозеточного и моноциклических удлиненных побегов II порядка образуются побеги обогащения, которые погибают одновременно с отмиранием надземной части побегов осенью. В нескольких базальных метамерах моноциклических удлиненных генеративных побегов раскрываются почки.

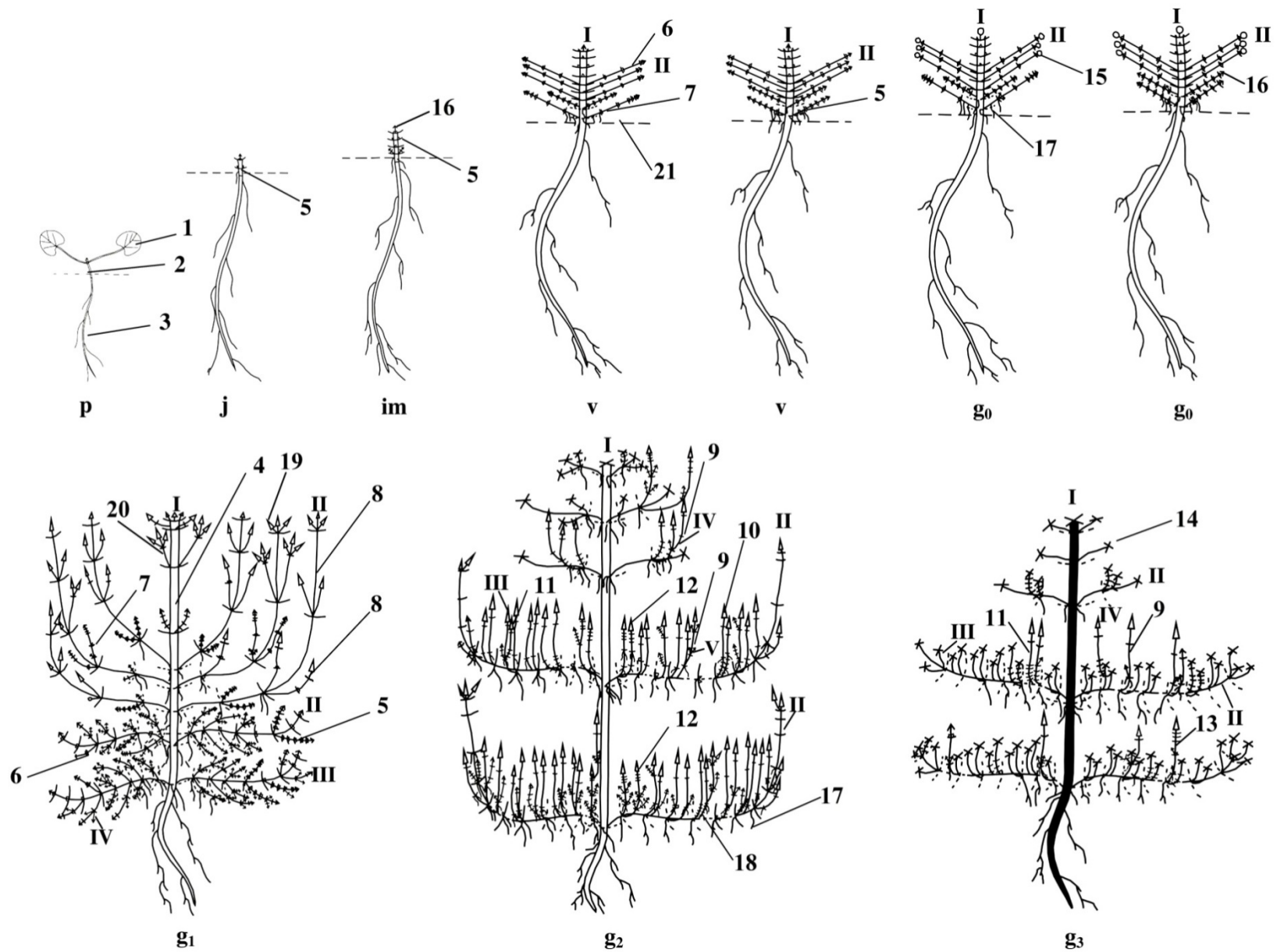


Рисунок 8 – Первый вариант онтогенеза особей *Prunella vulgaris* стержне-кистекорневой жизненной формы

Условные обозначения к рисунку 8 – I-V – порядок ветвления побегов; узлы на побегах I-III порядков раздвинуты условно; **изображение разных типов побегов представлено схематично (см. ниже)**. 1 – семядольные листья; 2 – гипокотиль; 3 – главный корень; 4 – моноциклический полурозеточный материнский побег; 14 – отмерший побег; 15 – генеративная почка; 16-вегетативная почка; 17 – придаточные корни (число придаточных корней показано условно); 18 – перегнивание побега; 19 – парциальное соцветие; 20 – параклади; 21 – поверхность почвы (не показана в g_1 , g_2 , g_3 состояниях).



– розеточный вегетативный побег (5);



– удлиненный вегетативный побег (6);



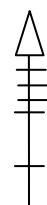
– верхнерозеточный вегетативный побег (7);



– моноциклический удлиненный генеративный побег (8),
озимый моноциклический удлиненный генеративный побег (9);



– дициклический полурозеточный генеративный побег (10),
озимый моноциклический полурозеточный генеративный побег (11);



– дициклический среднерозеточный генеративный побег (12);
озимый моноциклический среднерозеточный генеративный побег (13).

Развертываются моноциклические удлиненные генеративные, а также розеточные и верхнерозеточные вегетативные побеги III порядка с пазушными почками, которые также иногда раскрываются с образованием вегетативных побегов IV порядка. Осенью надземная часть моноциклических удлиненных побегов II и III порядка отмирает до базальной части, а жизнеспособные вегетативные побеги III-IV порядка с пазушными почками зацветают весной следующего года.

Одновременно с цветением особей продолжают развитие вегетативные розеточные и верхнерозеточные побеги II порядка. Число метамеров на них увеличивается до 7-8. Пазушные почки, заложенные в области базальных и средних метамеров, обычно все трогаются в рост. Формируются вегетативные розеточные, верхнерозе-

точные и/или удлиненные побеги III порядка. Они состоят из 2-5 метамеров с пазушными почками. Верхнерозеточные побеги, как правило, располагаются в базальных метамерах побегов II порядка, а розеточные и удлиненные – в средних. К концу вегетационного периода разворачиваются розеточные и/или удлиненные побеги IV порядка, у отдельных особей можно наблюдать появление побегов V порядка. Пазушные почки, заложенные в верхних метамерах боковых побегов всех порядков, в этом онтогенетическом состоянии не разворачиваются. Иногда могут становиться спящими почки, заложенные в базальных и средних частях боковых побегов II-III порядков.

Таким образом, в молодом генеративном состоянии особи *P. vulgaris* представляют собой компактный куст, состоящий из моноциклического полурозеточного генеративного побега, 4-8 моноциклических удлиненных генеративных, а также 115-190 розеточных, верхнерозеточных и/или удлиненных вегетативных побегов. В этом онтогенетическом состоянии у побегов I и II порядков происходит постепенное отмирание листьев, начиная с нижних метамеров.

Число придаточных корней может составлять более 400 шт. (Приложение Г). Главный корень сохраняется. Боковые корни – I-IV порядков. Осенью за счет контрактильной деятельности главного и придаточных корней базальная часть главного моноциклического полурозеточного генеративного, розеточных и верхнерозеточных вегетативных побегов II порядка втягивается в почву.

Весной второго года жизни особи *P. vulgaris* переходят в зрелое генеративное состояние. Верхушечные почки боковых побегов II-IV порядков раскрываются с образованием ортотропных годичных удлиненных побегов. Часто побеги IV порядка остаются в вегетативном состоянии, выполняют фотосинтезирующую функцию и к осени погибают. Розеточные и/или удлиненные побеги V порядка – побеги с неполным циклом развития.

Одновременно с формированием ортотропных удлиненных частей генеративных побегов трогаются в рост пазушные почки верхних метамеров, неразвернувшиеся на боковых побегах в течение молодого генеративного состояния. Они дают начало розеточным и удлиненным вегетативным побегам с неполным циклом развития (в дальнейшем не переходят к цветению), а иногда и моноциклическим удлиненным генеративным побегам. Таким образом, взрослая особь в среднем состоит из 10-30 дициклических полурозеточных и 7-15 среднерозеточных генеративных, 22-40 озимых

моноциклических удлинённых и полурозеточных генеративных и моноциклических удлинённых генеративных побегов, а также 86-155 розеточных и/или удлинённых вегетативных побегов с неполным циклом развития.

Второй вариант онтогенеза

В связи с тем, что продолжительность виргинильного состояния в этом варианте увеличивается, в течение вегетационного периода на главном розеточном побеге разворачивается ещё 6-8 пар листьев. В их пазухах заложены открытые почки. Продолжают рост боковые побеги, развернувшиеся в предыдущем онтогенетическом состоянии. Побеги II порядка разворачиваются из почек базальной и средней розеточной частей главного побега, заложённых в течение ювенильного, имматурного и виргинильного состояний. Как правило, они розеточные, состоят из 2-9 метамеров с пазушными почками (рисунок 9). Иногда в нижних метамерах развиваются верхнерозеточные вегетативные побеги II порядка. Терминальные почки – вегетативные. Побеги III порядка появляются ко второй-третьей декаде июля на базальной и средней частях побегов предыдущего порядка. Боковые почки раскрываются с образованием вегетативных удлинённых, верхнерозеточных и/или розеточных побегов, состоящих из 2-6 метамеров с пазушными почками. Ко второй декаде августа разворачиваются побеги IV порядка. Трогаются в рост почки базальной и средней частей побегов III порядка, находящихся в базальной части особи. Побеги розеточные и/или удлинённые, часто в их метамерах уже заложены почки.

Пазушные почки верхних метамеров главного и боковых побегов всех порядков в этом онтогенетическом состоянии не разворачиваются. Иногда могут становиться спящими почки, заложённые в базальных и средних частях боковых побегов II-III порядков.

Во втором варианте онтогенеза, в виргинильном состоянии, в течение вегетационного периода наблюдается ветвление побегов до IV порядка, образуется компактный куст, в среднем из 160-230 вегетативных побегов. В этом онтогенетическом состоянии на протяжении всего вегетационного периода у побегов I и II порядков происходит постепенное отмирание листьев, начиная с нижних метамеров. Корневая система состоит из главного и боковых корней I-IV порядков. Число придаточных

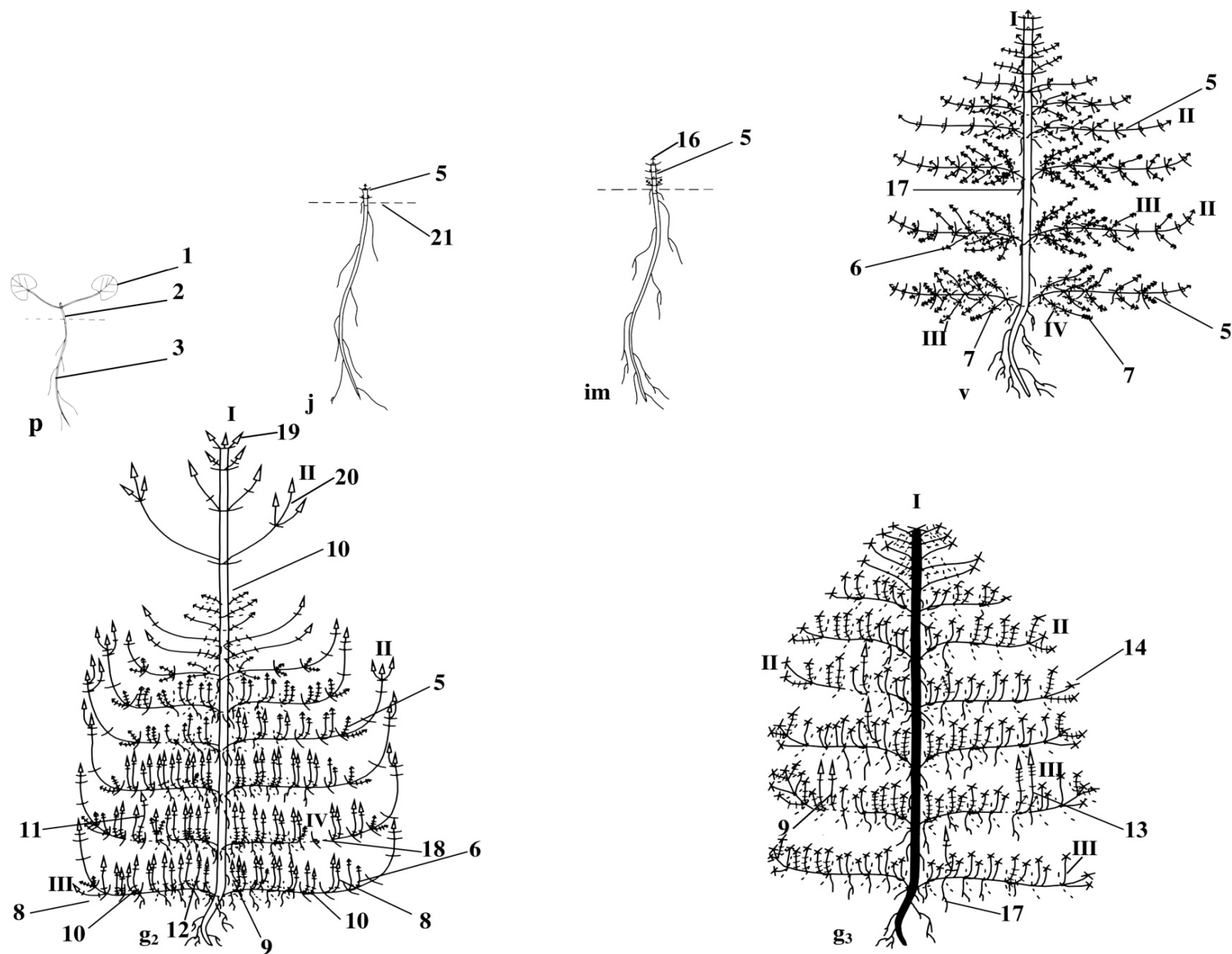


Рисунок 9 – Второй вариант онтогенеза особей *Prunella vulgaris* стержне-кистекарневой жизненной формы

Условные обозначения к рисунку 9 – I-IV – порядок ветвления побегов; узлы на побегах I-III порядков раздвинуты условно. Поверхность почвы (не показана в v , g_2 , g_3 состояниях). Остальные обозначения те же, что и на рисунке 8.

корней может достигать 210-245 шт., они отходят от узлов и междоузлий побегов I-III порядков. К концу вегетационного сезона за счет контрактильной деятельности главного и придаточных корней базальная часть вегетативных розеточных, главного и боковых побегов II порядка втягивается в почву.

Весной второго года жизни особи *P. vulgaris* переходят в зрелое генеративное состояние и представляют собой компактные кусты.

Верхушечные почки монокарпического материнского розеточного побега, боковых розеточных, верхнерозеточных и удлинённых побегов II, III порядков раскрываются. Развертываются ортотропные годичные удлинённые побеги. Побеги III порядка, расположенные на побегах II порядка, находящихся в средней части главного побега, а также розеточные и/или удлинённые побеги IV порядка часто остаются в вегетативном состоянии, выполняют фотосинтезирующую функцию и к осени погибают. Однако иногда терминальные почки побегов IV порядка могут трогаться в рост и образовывать ортотропную удлинённую генеративную часть с побегами обогащения.

Одновременно с формированием ортотропных удлинённых частей генеративных побегов трогаются в рост боковые почки верхних метамеров, не развернувшиеся на главном и боковых побегах в виргинильном состоянии. Они дают начало розеточным и удлинённым вегетативным побегам с неполным циклом развития, а иногда и моноциклическим удлинённым генеративным побегам.

Таким образом, у особей *P. vulgaris* в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии в среднем формируются 10-33 дициклических полурозеточных и 7-15 среднерозеточных генеративных, 25-40 озимых моноциклических удлинённых и полурозеточных генеративных и моноциклических удлинённых генеративных побегов, а также 150-190 розеточных, верхнерозеточных и/или удлинённых вегетативных побегов с неполным циклом развития.

У особей зрелого генеративного онтогенетического состояния, развивающихся как первым, так и вторым путями, почки, заложенные в пазухах листьев на ортотропных удлинённых частях генеративных побегов, трогаются в рост и образуют побеги

обогащения, которые погибают одновременно с удлинённой генеративной частью всех типов побегов.

Часто генеративные побеги, располагающиеся в нижних метамерах розеточной части, способны менять направление роста и становиться анизотропными. У них можно выделить располагающуюся над поверхностью почвы плагиотропную часть, с мощно развитыми придаточными корнями, и ортотропную часть, заканчивающуюся соцветием. К концу вегетационного периода особи в зрелом генеративном состоянии теряют листья. От главного корня отходят боковые корни I-IV порядков. Число придаточных корней колеблется от 168 до 503 шт. (Приложение Г).

Как правило, до третьего сезона растения не доживают. Погибшие особи представляют собой куст с отмершей корневой системой, генеративными и вегетативными побегами, при выкапывании он легко распадается.

В некоторых случаях, в августе, к концу зрелого онтогенетического состояния часть спящих почек в базальной и средней частях побегов II и III порядков может трогаться в рост. Разворачиваются удлинённые, розеточные и верхнерозеточные побеги III-IV порядка, которые могут погибнуть в течение зимы, но иногда некоторые из них сохраняются и переходят к цветению на следующий вегетационный сезон. Оставшаяся часть спящих почек трогается в рост весной. Разворачиваются удлинённые моноциклические генеративные и вегетативные побеги. Из пазушных почек на генеративных и вегетативных побегах могут появляться генеративные и/или вегетативные побеги обогащения. Таким образом, в отличие от естественных мест обитания в условиях интродукции компактный клон из кустящихся партикул формируется только у отдельных особей в старом генеративном состоянии. Кустящаяся партикула состоит из 5-28 озимых моноциклических удлинённых, полурозеточных и среднерозеточных генеративных, моноциклических удлинённых генеративных и 8-11 удлинённых вегетативных побегов. К осени все побеги отмирают.

Таким образом, основными структурными единицами взрослой особи *P. vulgaris* стержне-кистекорневой жизненной формы являются дициклические среднерозеточный и полурозеточный монокарпические побеги. Также как и у особей естественных мест обитания, у *P. vulgaris*, выращенной в культуре, развивается большое число вегетативных побегов с неполным циклом развития.

В большинстве случаев онтогенез семенных особей простой (лишь у отдельных особей редко возможна партикуляция), неполный (отсутствуют особи в субсенильном и сенильном онтогенетических состояниях, а также особи в молодом генеративном состоянии при развитии по второму варианту онтогенеза. Как правило, отсутствуют старые генеративные особи).

Длительность онтогенеза особей *P. vulgaris*, в отличие от естественных местобитаний, в условиях интродукционного эксперимента сокращается до 2, реже 3 лет.

Учитывая точку зрения Р.А. Карписоновой (1987), нами на основе таких признаков как генеративное развитие, семенное размножение, сохранение габитуса в культуре, выживаемость растений в неблагоприятное время года проведена оценка успешности интродукции *P. vulgaris*. Установлено, что изучаемый вид является перспективным (10 баллов) для интродукции на юге Красноярского края.

4.2.3 Поливариантность онтогенеза *Prunella vulgaris*

Т.Г. Харина и Н.В. Швыдка (1995) указывают, что в ценопопуляциях, изученных на юге Томской области ими была встречена поливариантность развития особей *P. vulgaris*: размерная, размножения и воспроизведения, ритмологическая, временная. Нами на территории исследования у особей *P. vulgaris* выявлены два типа поливариантности онтогенеза: собственно морфологическая и динамическая (по темпам развития).

Морфологическая поливариантность развития выражается в изменении морфогенеза особи на разных этапах онтогенеза и приводит к смене жизненных форм. Как было показано выше, в природе на разных типах субстрата происходят изменения характера подземных органов, и изучаемый вид формирует длиннокорневищную и кистекорневую биоморфы, в условиях отсутствия конкуренции (в культуре) – стержне-кистекорневую.

При изучении онтогенеза у *P. vulgaris* выделено 9 фаз морфогенеза:

Первичный побег – побег, развивающийся из семени, имеющий смешанную корневую систему, образованную зародышевым, боковыми и придаточными корнями.

Первичный разветвленный побег – особь представлена материнским и боковыми побегами.

Первичный куст – куст, возникший в результате ветвления главного побега в его базальной части и имеющий смешанную или придаточную корневую системы.

Куртина – образование, состоящее из материнского и парциальных побегов, развившихся из почек возобновления в апогеотропной части побегов предыдущего порядка и связанных этими побегами друг с другом и с материнским побегом. Корневая система смешанная.

Клон – образование, возникшее в результате вегетативного размножения растения.

Парциальный куст – куст, возникший после разрушения коммуникаций (эпигеогенного корневища) в системе парциальных побегов и кустов и имеющий придаточную корневую систему.

Парциальный побег – побег, образовавшийся после разрушения коммуникаций (эпигеогенного корневища) в системе парциальных побегов и кустов и имеющий придаточную корневую систему.

Кустящаяся партикула – образование, которое возникло в результате разделения первичного куста и продолжающее ветвиться. Корневая система придаточная.

Некустящаяся партикула – образование, возникшее в результате деления (вегетативного размножения) первичного куста, обладающее придаточной корневой системой, но потерявшее способность к кущению.

Путем сравнения фаз морфогенеза особей *P. vulgaris*, образующих разные жизненные формы, удалось выделить три типа морфогенеза.

Первый тип морфогенеза: первичный побег (*p-v*) – первичный разветвленный побег (*g₁*) – куртина (*g₁*) – система парциальных побегов и кустов (*g₂*) – парциальный куст (*g₃*) – парциальный побег (*ss*). Характерен для длиннокорневищной биоморфы.

Второй тип морфогенеза: первичный побег (*p-v*) – первичный разветвленный побег (*g₁*) – первичный куст (*g₁*) – клон (*g₂*) – кустящаяся партикула (*g₃*) – некустящаяся партикула (*ss*). Характерен для кистекорневой биоморфы.

Третий тип морфогенеза: первичный побег (*p-j*) – первичный куст (*im-g₂*) – [клон] [*g₃*] – [кустящаяся партикула] [*g₃*]. Характерен для стержне-кистекорневой биоморфы, формирующейся в условиях интродукции.

Таким образом, оказалось, что для каждой жизненной формы характерен свой тип морфогенеза, который определяется различиями эколого-фитоценологических условий.

Анализ хода онтогенеза особей *P. vulgaris* вышеописанных жизненных форм в разных онтогенетических состояниях позволил выявить поливариантность по темпам развития.

Установлено, что в условиях интродукции происходит ускорение развития как за счет сжатия сроков пребывания особей в том или ином состоянии, так и за счет их пропуска. Весь онтогенез, как было отмечено в гл. 4, пгл. 4.2.2, может завершиться за 2-3 года (рисунок 10).

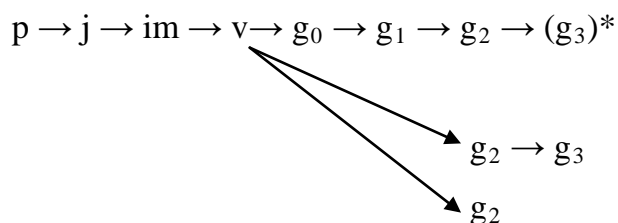


Рисунок 10 – Поливариантность онтогенеза особей *Prunella vulgaris* в условиях культуры

Условные обозначения – $*(g_3)$ – особи в данном онтогенетическом состоянии могут отсутствовать.

В природе, довольно часто у особей как длиннокорневищной, так и кистекорневой жизненных форм наблюдаются пропуски старого генеративного и/или субсенильного состояний (g_3 , g_3 -ss, ss) (рисунок 11). Данное явление возможно объяснить как биологическими особенностями вида (особи пребывают в старом генеративном состоянии, как правило, 2 года, а в субсенильном не более 1 года), так и высоким общим проективным покрытием сопутствующих видов в ряде сообществ и наличием антропогенной нагрузки.

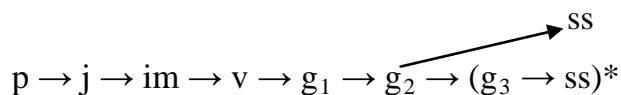


Рисунок 11 – Поливариантность онтогенеза особей *Prunella vulgaris* естественных мест обитания

Условные обозначения – $*(g_3 \rightarrow ss)$ – особи в данных онтогенетических состояниях могут отсутствовать.

При вегетативном размножении особей зрелого генеративного онтогенетического состояния длиннокорневищной жизненной формы *P. vulgaris* наблюдается реверсия в более ранние онтогенетические состояния. Обычно раметы омоложены на одно или два онтогенетических состояния (v , g_1), реже – на три (im) (рисунок 12).

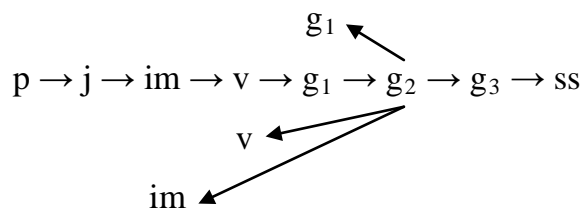


Рисунок 12 – Реверсии особей *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы

Таким образом, выявленные типы поливариантности развития (морфологическая и собственно динамическая) выступают в качестве адаптационного механизма, определяющего устойчивое существование ценопопуляций в непрерывно меняющихся условиях внешней среды.

ГЛАВА 5 ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ И СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ *PRUNELLA VULGARIS*

5.1 Общие представления о побегообразовании и сезонном ритме развития растений

Наиболее характерной чертой любой биологической системы выступает ритмичность ее жизненных процессов во времени (Сабинин, 1957, 1963; Серебряков, 1966; Серебрякова, 1976). Ритмика растительных организмов проявляется в периодичности их сезонного развития. Так, периоды активной вегетации (заложение и разворачивание листвы, развитие одной или нескольких генераций побегов и листьев, развитие генеративных органов, смены роста надземных и подземных органов) растений умеренных и холодных широт сменяются периодами замедленного роста (покоя) (Серебряков, 1948, 1954, 1959а, 1964б, 1966; Сенянинова-Корчагина, 1954). В связи с этим вслед за И.Г. Серебряковым (1954) под ритмом сезонного развития мы понимаем ежегодно повторяющиеся закономерности чередования определенных биологических процессов и фаз, обычно совпадающие с климатической и формационной ритмикой.

Проблеме ритма развития растений и растительных сообществ в целом посвящены работы многих известных ботаников (Серебряков, 1947, 1954, 1964б, 1966; Шик, 1953; Борисова, 1960; Борисова-Гуленкова, 1960; Красникова, 1960; Белянина, 1962; Андреева, 1964; Зверева, 1965; Голубев, 1965; Степанов, 1968; Полынцев, 1971, 1973; Серебрякова, 1971, 1976; Борисова, 1972; Черемушкина, 1985, 2004). Обстоятельные обзоры по изучению побегообразования и ритмики луговых растений представлены в работах Е.Ф. Кошкиной (1954), Т.И. Серебряковой (1956), Г.М. Денисовой (1960а,б), И.Г. Серебрякова (1962б).

В этих работах установлено, что одним из условий глубокого познания и раскрытия закономерностей сезонного развития растений разных фитоценозов является изучение каждого отдельного побега и всего хода побегообразования. Разобраться в особенностях образования побегов, а также в ритмичности роста и цветения стало возможным только благодаря принятию за основную структурную единицу побеговой системы особи травянистых растений монокарпического побега (Борисова, 1960; Серебряков, 1959б, 1964б; Серебрякова, 1972, 1976; Андреева, 1964). Известно, что в

процессе развития побег помимо внутрпочечной (эмбриональной) фазы по ритмичной закладке метамеров проходит и внепочечную (постэмбриональную) (Серебряков, 1947, 1952; Серебрякова, 1983; Комарова, 1989).

У большинства луговых трав выражена способность к интенсивному побегообразованию. Она обеспечивается наличием у каждого растения разнотипных почек, из которых развиваются несколько различных по продолжительности жизни монокарпических побегов. Однако, с учетом внутрпочечной фазы развития, наиболее часто встречаются растения с моноциклическими трех- или двухлетними, главным образом, озимыми побегами. Среди разнотравья к ним относятся *Medicago falcata*, *Campanula glomerata* L., *Lathyrus pratensis* L. Кроме того, для луговых трав, особенно злаков *Phleum pratense*, *Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*, характерны и побеги с неполным циклом развития (Серебрякова, 1956). По мнению Т.И. Серебряковой (1956), преобладание подобных типов развития побегов у луговых растений обеспечивает наиболее полное использование вегетационного сезона для ассимиляции.

В большей степени отражает ритмику побегообразования и определяет ход сезонного развития растений периодичность развития их ассимиляционного аппарата (Борисова, 1972). Данный признак положил в основу выделения ритмологических групп растений И.Г. Серебряков (1947), работая в лесах Московской области. Изначально по ритму листового аппарата он различал растения, несущие листья в течение круглого года и растения, периодически сбрасывающие всю листву. Однако, позднее обзор данных по ритму развития растений различных зон СССР от тундр до пустынь позволил ему внести дополнения в уже существующую классификацию и выделить 5 экологических типов растений: 1. Вечнозеленые растения; 2. Летнезеленые растения; 3. Летне-зимнезеленые растения; 4. Зимнезеленые с летним периодом покоя; 5. Остаточно-вечнозеленые (Серебряков, 1964б).

Каждое растение в периоды своего роста и покоя проходит смену определенных фенологических фаз, которые отражают ход возобновления, нарастания, генеративного состояния и отмирания побегов (Борисова, 1972). К настоящему времени И.В. Борисовой (1972) на основе таких признаков, как длительность вегетации, наличие и характер покоя и время года, к которому они приурочены, выделено три основных феноритмотипа растений: длительновегетирующие, коротковегетирующие и эфемерные.

Изучение хода сезонного развития луговых фитоценозов позволило выявить определенные закономерности распределения растений по феноритмотипу. Установлено, что на пойменных и материковых лугах, а также в луговых степях господствуют летнезеленые и летне-зимнезеленые растения, обладающие способностью к длительному вегетативному возобновлению (Серебряков, 1947, 1962б, 1964б; Кошкина, 1954; Серебрякова, 1956; Борисова, 1972; Борисова-Гуленкова, 1960; Денисова, 1960а,б). Такие летне-зимнезеленые травы, как *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Agropyron repens* часто выступают доминантами лугов и луговых степей. Распределение групп растений с разными феноритмотипами сопоставлено с числом генераций побегов и листьев в течение года и установлено, что на лугах лесной зоны резко возрастает число видов с двумя генерациями ассимилирующих побегов, а за пределами лесного полога такие растения преобладают. Обычно вторая генерация ассимилирующих побегов у луговых травянистых многолетников представлена укороченными розеточными вегетативными побегами, которые появляются во второй половине лета и часто сохраняются в течение зимнего периода. Вероятно, их появление связано с полным солнечным освещением при достаточной влажности воздуха и почвы. Отсюда, наиболее благоприятными для заложения и развития второй генерации побегов оказываются эколого-климатические условия открытых мест обитаний (Серебряков, 1962б, 1964б; Серебрякова, 1976).

Особое место в ритмологической литературе отведено такому звену годовой ритмики, как начало цветения. Попытка установить связь ритма сезонного развития растений с их морфологической структурой через изучение процесса зацветания была предпринята И.Г. Серебряковым (1947, 1948, 1949). Он утверждал, что время зацветания различных видов растений определяется совокупностью многих экзогенных и эндогенных факторов, в том числе и числом зеленых листьев до первого цветка, порядком оси, завершающейся цветком, наличием специализированных и неспециализированных цветоносных побегов. Однако не менее важным и существенным фактором, определяющим время зацветания растений, выступает предварительное заложение цветков и соцветий в побеге будущего года (Серебряков, 1947, 1949). В зависимости от этого, он выделял три группы растений. К первой относил растения, в почках которых побег будущего года сформирован полностью, вместе с зачатками соцветий и цветков. Во вторую группу вошли растения, в почках возобновления которых

полностью сформирована лишь вегетативная часть побега, а в третью – растения с частично сформированной вегетативной сферой.

В ряде источников (Серебрякова, 1956; Денисова, 1960а; Серебряков, 1962б) отмечено, что на лугах резко сокращается число растений с заранее заложенными соцветиями и цветками. Напротив, у основной массы луговых трав соцветия закладываются рано весной. Так, например у *Galium verum* и *Veronica longifolia* весной происходит заложение не только верхушечного цветка, но и всей генеративной части побега. А в некоторых случаях (у грубостебельного крупнотравья *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*) даже вегетативная часть побега заложена не полностью, поэтому раноцветущих растений на лугах мало. Однако такое явление встречается не всегда. Так, Г.М. Денисова (1960б) указывает, что среди растений лугов Холмогорской поймы по степени сформированности побега будущего года в почках возобновления имеются почти равные пропорции всех трех групп растений. К примеру, у таких растений, как *Trollius europaeus*, *Ranunculus acer* и *Sanguisorba officinalis* заложение соцветий и цветков может начинаться уже в начале-середине июля.

Таким образом, ритмы сезонного развития неодинаковы у разных видов растений. Разнообразие их ритмического поведения в основе своей определяется внутренними закономерностями развивающихся растительных организмов, а также разными мощными и постоянными внешними факторами-регуляторами, которые обуславливают развитие растения в данном местообитании. Ритмы, вырабатываемые в процессе исторического приспособления растений к определенным изменяющимся условиям среды, становятся наследственными и сохраняются в относительно постоянных условиях среды обитания (Серебряков, 1966; Серебрякова, 1976; Борисова, 1972).

Результаты наблюдений за сезонным развитием *P. vulgaris* в природе отражены в работах И.Г. Серебрякова (1947, 1949) и Т.И. Серебряковой (1956), М.А. Борисовой-Гуленковой (1960), Г.М. Денисовой (1960б), И.И. Андреевой (1964).

Изучая ритмику развития листового аппарата у растений подмосковных лесов, И.Г. Серебряков (1947) указывал, что в течение года *P. vulgaris* образует две генерации побегов и в осенне-зимний период имеет лишь вегетативные побеги. Позднее, рассматривая закономерности побегообразования *P. vulgaris* на заливных лугах Дединовской поймы р. Оки (Московская область), Т.И. Серебрякова (1956) отметила у данного вида возможное сочетание дициклических и озимых побегов. Причем по-

следние, по ее мнению, характеризуются развитием листьев весенне-летней и осенне-зимней генераций. Исследования Г.М. Денисовой (1960б) на лугах Нижнедвинской Холмогорской поймы и М.А. Борисовой-Гуленковой (1960) в Стрелецкой степи Курской области также показывают образование у *P. vulgaris* двух генераций побегов.

Приводя результаты сравнительного анализа ритма развития и побегообразования одноименных видов в Московской области и на Батумском побережье Кавказа, И.И. Андреева (1964) указывает, что в г. Батуми черноголовка обыкновенная может развивать за год до четырех генераций побегов. Эти побеги могут трогаться в рост в разное время - перед зацветанием материнского побега или перед его отмиранием. Таким образом, приспособление к более длительному вегетационному периоду у данного вида идет в сторону увеличения числа генераций побегов в течение года.

Кроме особенностей развития ассимилирующего аппарата И.Г. Серебряков (1947, 1949) также изучал у *P. vulgaris* и степень сформированности побега будущего года в почках возобновления. Его исследования позволили отнести изучаемый вид к третьей группе растений, поскольку к концу вегетационного периода у особой вида даже вегетативная сфера побегов в почках возобновления сформирована частично.

В итоге можно заключить, что сведения о сезонном ритме развития *P. vulgaris* разнообразны, но в основном касаются Московской области. Информация о ритме годичного развития и малом жизненном цикле *P. vulgaris* в Сибири отсутствует.

5.2 Ритм годичного развития и малый жизненный цикл *Prunella vulgaris* в природе

Как было описано в гл. 4, пгл. 4.2.1, *P. vulgaris* – симподиально нарастающее многолетнее травянистое поликарпическое растение, формирующее на территории Хакасии длиннокорневищную и кистекорневую жизненные формы. Ритм годичного развития и малый жизненный цикл изучены для наиболее часто встречаемой, длиннокорневищной, биоморфы вида.

Исследование проводили в 2012-2013 гг. в Бейском районе Республики Хакасия на мятликово-ежовом лесном (ЦП 2) и на ежовом настоящем (ЦП 10) суходольных лугах. Проведены наблюдения за дициклическими среднерозеточными и озимыми моноциклическими полурозеточными монокарпическими побегами *P. vulgaris*.

В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии побеговая система особи представляет собой симподий, состоящий из последовательно сменяющих друг друга побегов разных порядков. Как правило, он образуется за счет разворачивания почек в зоне возобновления побега (апогеотропная часть), которая состоит из 2–5 метамеров. Однако иногда в рост могут трогаться перезимовавшие или спящие почки на плагитропных участках корневищ и образовывать побеги разрастания. В этой работе рассмотрен наиболее типичный случай малого жизненного цикла дициклического среднерозеточного и озимого моноциклического полурозеточного монокарпических побегов *P. vulgaris*.

1. Развитие дициклического среднерозеточного побега

К началу фазы созревания семян побега I порядка (середина-конец июля) на побеге II порядка появляется розеточная часть. Одновременно с ней происходит заложение дициклических побегов III порядка (рисунок 13). Таким образом, во второй декаде июля – первой декаде августа в верхней или нижней, а иногда и в средней частях зоны возобновления побега II порядка хорошо различимы 1–4 дициклических побега. К концу августа в открытой почке таких побегов заметны 3 зеленых листовых зачатка с почками в первом из них. Наступление холодного времени года (осень, зима) приводит к перерыву в деятельности конуса нарастания и возникновению незрелой «почки в почке». С появлением первых теплых дней и началом таяния снега (середина марта) начинается новый период активности конусов нарастания побегов II и III порядков. В результате быстрого дозакладывания 2–3 листовых зачатков к этому времени в розеточной части побега возобновления II порядка развернуты 5–8-ой зеленые листья и сформирована генеративная сфера соцветия. Терминальная почка побега III порядка трогается в рост, отчленяет одну пару ассимилирующих листьев, в пазухах которых заложены почки.

К третьей декаде мая – первой декаде июня, ортотропная часть побега II порядка вытягивается, на ней разворачиваются 2–3 пары листьев с почками, появляются бутоны. К этому времени у дициклического побега III порядка хорошо заметен участок из удлиненных метамеров с молодыми придаточными корнями.

Условные обозначения к рисунку 13 – 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.

Он состоит из 3-7 узлов и 2-6 пар ассимилирующих листьев (первая пара листьев отмирает в мае). Емкость его верхушечной почки – 2 листовых зачатка, почки в их пазухах отсутствуют.

К середине – концу июля на побеге III порядка появляется розеточная часть и закладывается дициклический побег следующего порядка. На розеточной части начинают разворачиваться листья осенней генерации и к третьей декаде августа их число достигает 4-7 пар. Таким образом, дициклический побег (его апогеотропная и ортотропная часть) *P. vulgaris* несет до 7-11 пар листьев двух генераций.

В третьей декаде августа – первой декаде сентября побег возобновления III порядка полегает, укореняется и входит в состав симподиального эпигеогенного корневища (рисунок 13). На его плагиотропной части сохраняются остатки отмерших листьев весенней генерации, в пазухах которых заложены почки. Иногда некоторые из них в летне-осенний период трогаются в рост с образованием 1-3 дициклических среднерозеточных монокарпических или моноциклических удлинённых побегов, остальные почки становятся спящими и отмирают, либо просыпаются позже. Ортотропная часть побега II порядка отмирает.

В розеточной части побега возобновления III порядка, в пазухах всех листьев осенней генерации ко второй декаде августа заложены почки размером до 1 мм длины. В каждой из них хорошо различимы по 3 зачаточных ассимилирующих листа. К началу осени все почки вегетативные, у них лишь частично сформирована вегетативная сфера будущего побега.

Период развития дициклического среднерозеточного монокарпического побега от момента заложения до отмирания его надземной ортотропной части длится около 26 месяцев (2,2 года), из них на внутрипочечную фазу развития приходится 8 месяцев, внепочечную – 18 месяцев (1,5 года).

2. Развитие **озимого** моноциклического полурозеточного побега

В верхней или средней, а иногда и в нижней частях зоны возобновления побега II порядка одновременно с заложением дициклических побегов, закладываются 1-4 озимых моноциклических побега (рисунок 13). Ко второй декаде сентября почки таких побегов увеличиваются и трогаются в рост. Происходит удлинение первого междоузлия и раскрывается первая пара зеленых ассимилирующих листьев. Емкость верхушечной почки – 3 зачатка, в пазухах первого листового зачатка различимы почки. Генеративная сфера озимого моноциклического побега к концу осени не сформирована, ее заложение происходит лишь в год цветения (середина марта).

Ранней весной следующего года, одновременно с разворачиванием листьев на побеге II порядка, начинается рост озимых моноциклических побегов. К концу весны на их базальной части хорошо заметны молодые придаточные корни и 2-3 сближенных узла с почками.

В третьей декаде июня – начале июля моноциклические побеги вытягиваются с формированием удлиненной ортотропной части, укореняются и зацветают. Одновременно с образованием удлиненной области, почки, находящиеся в базальной части побега, незначительно увеличиваются в размерах. В них становятся хорошо заметными 3 листовых зачатка, иногда, в первом из них уже заложены пазушные почки. К концу лета надземная часть озимых моноциклических побегов отмирает до базальной части. В результате разворачивания вышеописанных жизнеспособных почек образуются новые моно- и дициклические побеги возобновления.

Период развития озимого моноциклического полурозеточного побега от момента заложения до отмирания его удлиненной части длится около 14 месяцев (1,2 года).

По классификации И.В. Борисовой (1972) *P. vulgaris* по характеру фенологического развития в годичном цикле относится к длительновегетирующим летне-зимнезеленым растениям.

В течение вегетационного сезона, особи *P. vulgaris* проходят четыре фенологические фазы: вегетация, бутонизация, цветение, плодоношение и рассеивание эремов (рисунок 14).

За счет того, что данное растение характеризуется наличием двух генераций листьев, осенней и весенней, фаза вегетации происходит в течение всего года. В связи

с тем, что заложение листьев у дициклических среднерозеточных и озимых моноциклических полурозеточных монокарпических побегов различается во времени, рассмотрим их по отдельности.



Рисунок 14 – Ритм годичного развития побегов *Prunella vulgaris*
длиннокорневищной жизненной формы

Условные обозначения – || – установление или сход снежного покрова; – – – заложение листьев в почках; — — — изменение общей листовой поверхности; V – открытая почка; p p p – заложение соцветий в почках; p p – бутонизация; o – начало цветения; o – массовое цветение; c – окончание цветения; + # – плодоношение; ~ – рассеивание эремов.

В середине – конце марта, с началом теплых дней, но еще до таяния снега начинают разворачиваться верхушечные почки перезимовавших дициклических побегов II и III порядков, образуя листья весенней генерации. Одновременно с этим на дициклических побегах II порядка начинают постепенно отмирать перезимовавшие листья осенней генерации. К середине июня наблюдается отмирание всех листьев осенней генерации. Вегетация осуществляется за счет листьев весенней генерации побегов II и III порядков.

На дициклическом среднерозеточном монокарпическом побеге III порядка к середине июля происходит разворачивание листьев осенней генерации и начинается постепенное отмирание листьев весенней генерации. К этому времени ортотропная часть побега возобновления II порядка также теряет листья и начинает отмирать. К концу сентября вегетация уменьшается. На дициклическом среднерозеточном монокарпическом побеге III порядка *P. vulgaris* сформированы 4-7 пар зеленых листьев. В таком состоянии растение переживает зиму и до весны следующего года остается зеленым.

Несколько отличается разворачивание листьев на озимых моноциклических полурозеточных побегах. Так, первая пара зеленых листьев осенней генерации появляется уже в год заложения побега, ко второй декаде сентября. На следующий год, с появлением первой весенней оттепели, происходит разворачивание листьев весенней генерации. Ко второй декаде мая листья осенней генерации постепенно желтеют и отмирают. Весенняя генерация листьев сохраняется в течение всего вегетационного сезона и погибает вместе с удлинённой частью озимого моноциклического побега.

Таким образом, осенняя генерация листьев появляется на дициклических среднерозеточных монокарпических побегах III порядка и озимых моноциклических полурозеточных монокарпических побегах.

От момента заложения дициклических среднерозеточных побегов до появления у них генеративной сферы проходит около 21 месяца, у озимых моноциклических полурозеточных побегов около 9 месяцев. Интенсивный рост побегов начинается с момента разворачивания первых листьев весенней генерации, фаза бутонизации наступает через 2,5 месяца и длится около 2-3 недель. Цветение *P. vulgaris* длится около 3-3,5 недель: в конце июня – первых числах июля зацветают единичные особи, массовое цветение приходится на середину июля, а в третьей декаде июля оно заканчивается. Однако единичные особи продолжают цвести еще до середины августа. На одном дициклическом среднерозеточном побеге формируются 1-3 озимых моноциклических полурозеточных и моноциклических удлинённых генеративных побегов. В дальнейшем моноциклические удлинённые генеративные побеги могут отмирать до базальной части, на которой остаются жизнеспособные почки, или полностью, в таком случае они являются паракладиями. Цветение происходит акропетально и характеризует-

ся постепенным распусканием сначала нижних и средних цветков в соцветии, а затем верхних. Период цветения одного генеративного побега колеблется от 6 до 11 дней.

Одновременно с окончанием цветения начинают завязываться и созревать плоды нижних и средних цветков в соцветиях, особи *P. vulgaris* вступают в фазу плодоношения, которая в среднем происходит в течение 10-16 дней. Рассеивание эремов наступает в первой декаде августа и длится около трех-четырех недель. Как правило, оно осуществляется на небольшом расстоянии от материнской особи в результате раскачивания генеративных побегов ветром, животными, человеком или происходит во время дождя.

Ежегодно изменяющиеся климатические условия оказывают влияние на продолжительность фенологических фаз развития. Колебания температуры воздуха, количества осадков, характер их распределения в течение года, а также высота и время схода снежного покрова накладывают свой отпечаток на ритм годичного развития растений.

Среднемесячные температуры 2012-2013 гг. исследования отличаются незначительно (рисунок 15, 16). Климатические условия 2012 г. в целом характеризуются более жарким летом (июнь, июль) и теплой осенью (сентябрь). Однако начало весны (март, апрель) оказалось теплее в 2013 году. Температура воздуха в отдельные месяцы 2013 г. по сравнению с 2012 г. холоднее всего на 2-3 °С.

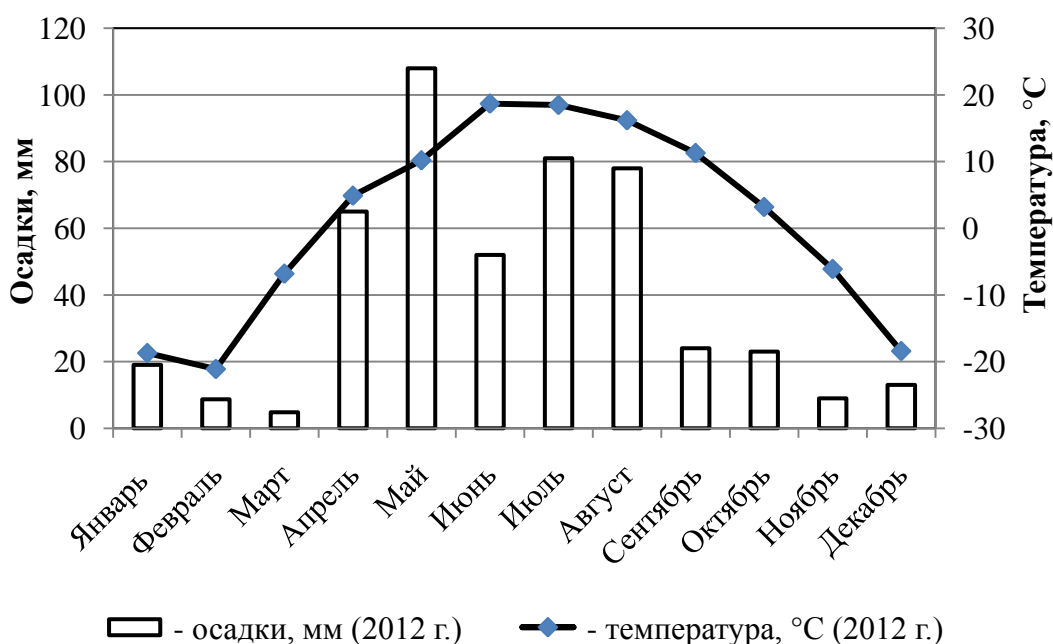


Рисунок 15 – Климатограмма 2012 г. (данные метеостанции г. Саяногорск получены с сайта <http://rp5.ru>)

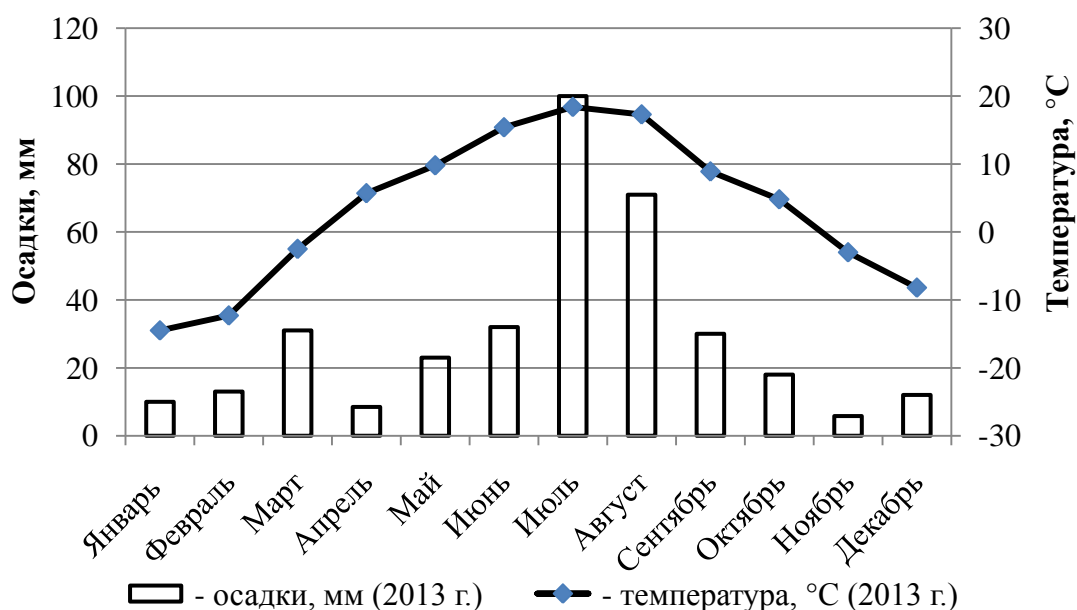


Рисунок 16 – Климатограмма 2013 г. (данные метеостанции г. Саяногорск получены с сайта <http://rp5.ru>)

Наибольшим количеством осадков характеризуется весенний (апрель, май), летний (июнь) и осенний (октябрь, ноябрь) периоды 2012 г. Осадки практически отсутствуют в зимний период 2012-2013 гг. На территории исследования, устойчивый снежный покров появляется к третьей декаде октября и сходит к первой декаде мая. Зимний и весенний периоды 2012 г. характеризуются наибольшей высотой снежного покрова.

В 2013 г. снег полностью сошел к апрелю, однако, в первых числах мая был зарегистрирован небольшой снегопад. Осень 2013 г. характеризовалась более высоким уровнем снежного покрова.

В связи с изменениями погодных условий в 2012 г. фаза бутонизации началась 22 июня, а в 2013 г. – 16 июня. Продолжительность фенофазы составила 16 дней. Цветение особей происходило с 8 (2012 г.) и 2 (2013 г.) июля по 1 августа (2012 г.) и 22 июля (2013 г.). Длительность фазы цветения составила 25 (2012 г.) и 21 (2013 г.) день. В 2012 г. отдельные особи продолжали цвести до 16, а в 2013 г. – до 10 августа. Начало плодоношения зафиксировано 26 (2012 г.) и 17 (2013 г.) июля, а разгар – 4 августа (2012 г.) (у отдельных особей 30 августа) и 27 июля (2013 г.) (у отдельных особей 20 августа). В 2012 году массовое рассеивание эремов началось с 15 (у отдельных особей с 12 сентября), а в 2013 году уже с 5 (у отдельных особей с 4 сентября) авгу-

ста. Продолжительность фазы рассеивания эремов составила в среднем 12 (2012 г.) и 10 дней (2013 г.).

Таким образом, на территории Республики Хакасия дозакладывание вегетативной и генеративной сфер у побегов разрастания *P. vulgaris* происходит только ранней весной в год цветения особи. Изучаемый вид формирует весеннюю и осеннюю генерации листьев, вследствие чего вегетирует в течение круглого года.

Сравнительный анализ сроков наступления фенологических фаз за 2012-2013 гг. наблюдений показал, что, как правило, они отличаются на 6-10 дней, причем на продолжительность стадий данные колебания значительных влияний не оказывают.

Сравнение ритмов годичного развития *P. vulgaris* позволяет говорить о том, что прохождение видом фаз бутонизации, цветения, плодоношения и рассеивания эремов соответствует климатическим условиям местообитания особей. На сроки наступления фенологических фаз влияние оказывают погодные условия в год наблюдения.

5.3 Сезонное развитие *Prunella vulgaris* в интродукционном эксперименте

По мнению И.Г. Серебрякова (1964, 1966), в новых условиях среды растения способны вырабатывать новые измененные ритмы жизнедеятельности, которые могут отличаться большой лабильностью и неустойчивостью. В связи с этим данные об изменении сезонного ритма развития одних и тех же видов растений в разных эколого-географических и природно-климатических условиях представляют большой интерес.

При проведении исследования ритма развития *P. vulgaris* в условиях интродукции отмечали следующие фенологические фазы: отрастание и вегетация, бутонизация, начало цветения, массовое цветение, окончание цветения и плодоношение, рассеивание эремов, окончание вегетации (Бейдеман, 1974).

Посев эремов из ЦП 2, 5, 9, 12, 15, 18, 20, 21 проводили осенью (третья декада октября – первая декада ноября) 2011 и 2012 гг. и весной (третья декада апреля – первая декада мая) 2012 и 2013 гг., соответственно. Как уже отмечалось в гл. 4, пгл. 4.2.2, при весеннем посеве всходы появлялись в третьей декаде мая – первой декаде июня и развивались только по второму варианту онтогенеза с образованием стержне-кистекорневой жизненной формы.

При осеннем посеве наблюдались различия в наступлении фенологических фаз, особенно у особей первого года вегетации (2012 и 2013 гг., соответственно). Допустимо предположить, что они связаны как со временем появления всходов, так и с метеорологическими условиями наступившего вегетационного сезона (как правило, начальных его периодов, а именно третьей декады апреля – первой декады июня). Кроме того, наблюдения показали, что погодные условия оказывают большое влияние на проростки, а также особи, находящиеся в ювенильном и имматурном онтогенетических состояниях (гибель особей и снижение плотности). После перехода в виргинильное состояние надземная и подземная фитомасса особей увеличивается, и они становятся менее подверженными климатическим изменениям.

В связи с этим ниже приводятся фенологические спектры *P. vulgaris*, полученные в результате осеннего посева 2011 и 2012 гг., а также климатограммы, соответствующие годам проведенного исследования (рисунок 17, 18, 19).

Теплые дни с достаточным количеством осадков (в среднем до 44 мм) установились в 2012 г. уже к маю. Температура воздуха в отдельные дни поднималась до +28 °С. Июнь был достаточно жарким (среднемесячная температура июня +20,6 °С) и сухим (не более 0,3 мм осадков).

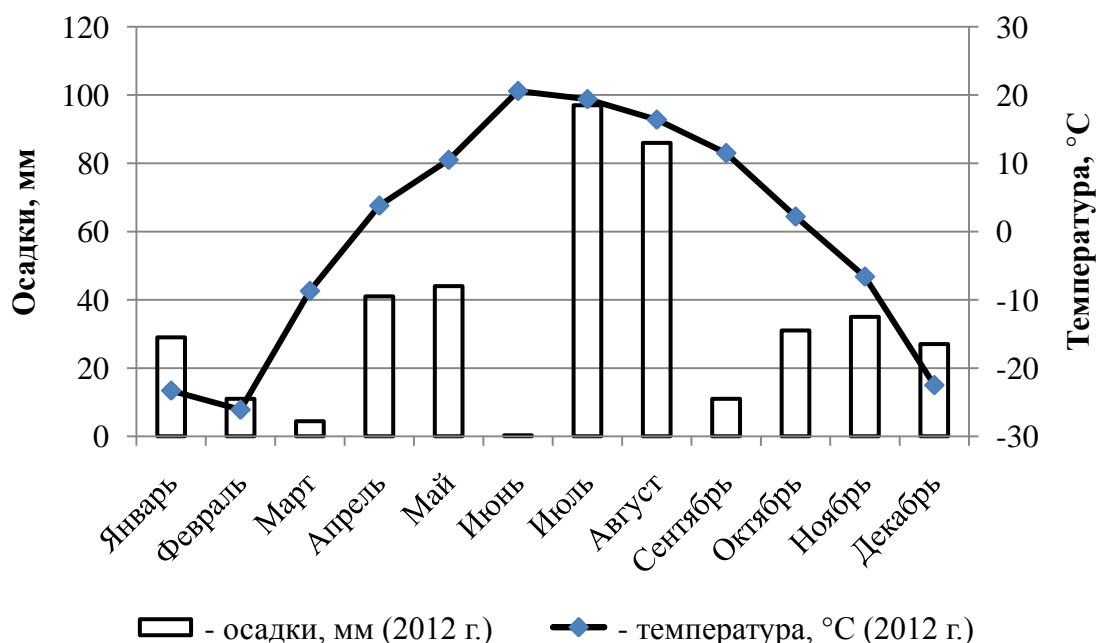


Рисунок 17 – Климатограмма 2012 г. (данные метеостанции пгт. Курагино получены с сайта <http://rp5.ru>)

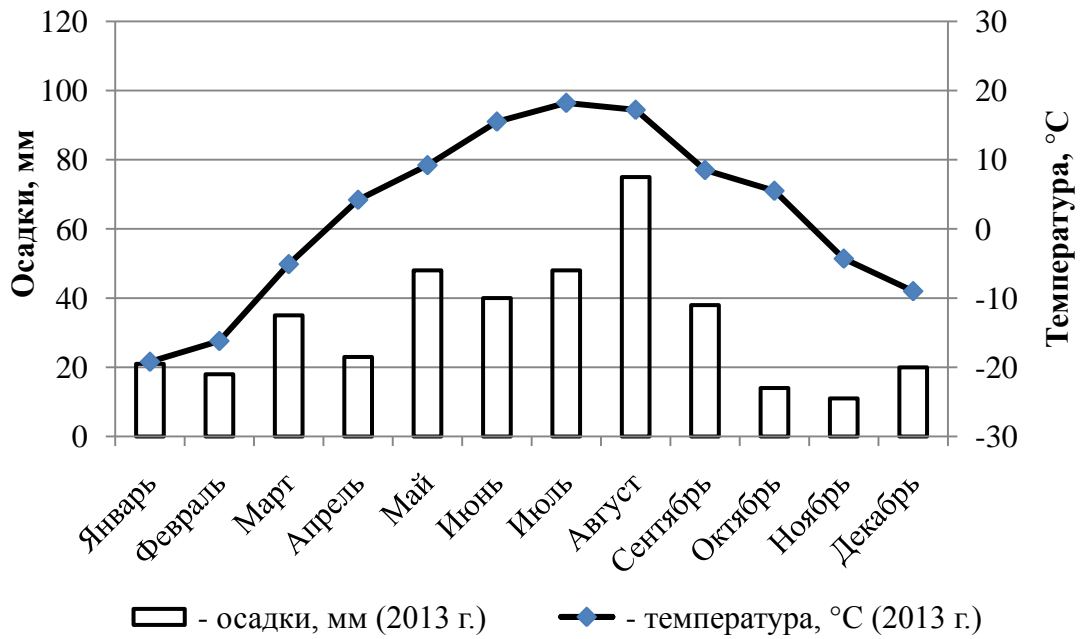


Рисунок 18 – Климатограмма 2013 г. (данные метеостанции пгт. Курагино получены с сайта <http://rp5.ru>)

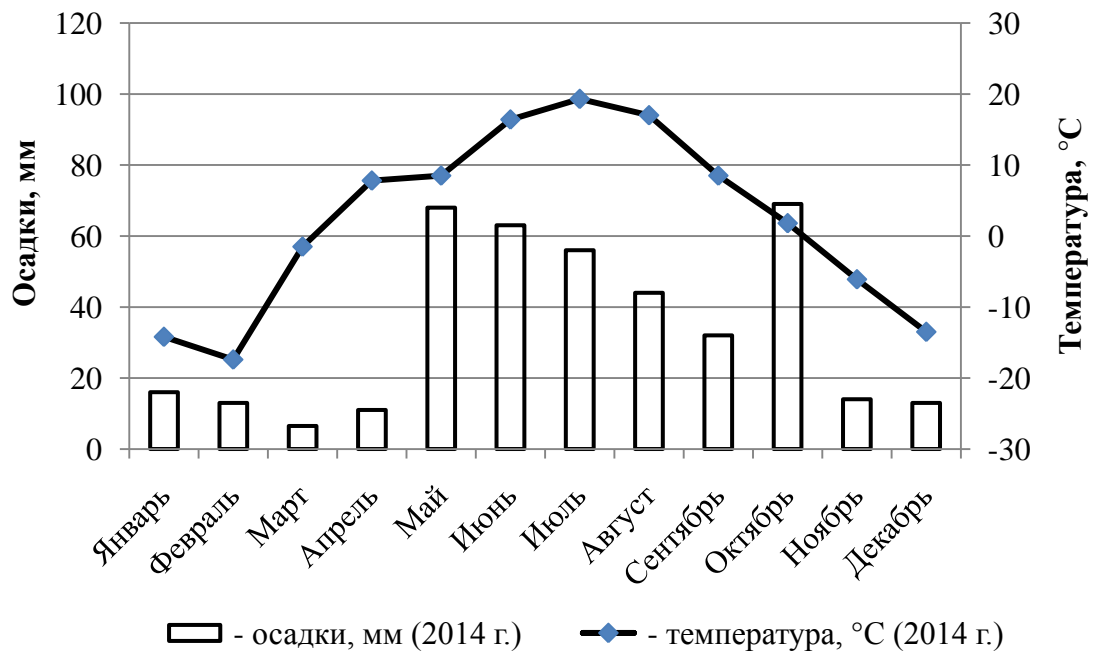


Рисунок 19 – Климатограмма 2014 г. (данные метеостанции пгт. Курагино получены с сайта <http://rp5.ru>)

В 2013 г. первые устойчивые высокие температуры с умеренным количеством осадков (23 мм) наблюдались уже в третьей декаде апреля. Воздух прогревался до +22,5 °C. Однако конец весны и начало лета (июнь) 2013 г. отличились заметным по-

холоданием и довольно значительными осадками (до 48 мм). Минимумом осадков (11 мм) и аномально теплой второй половиной характеризовался апрель 2014 г., в отдельные дни воздух прогревался до + 25 °С. Однако, в мае и июне произошло похолодание, что и сблизило климатограммы 2013 и 2014 гг.

Среднемесячные температуры июля и августа практически одинаковы во все года исследований и колеблются не более чем на 1-1,2 °С. В последние летние месяцы 2012-2014 гг. выпадало значительное количество осадков, из них самым дождливым был июль 2012 г. (97 мм), а самым засушливым август 2014 г. (44 мм).

Появление всходов *P. vulgaris* в условиях 2012 г. наблюдалось в первой декаде мая (7 мая) (сумма положительных температур > 5 °С – 161,5 °С; > 10 °С – 84,4 °С). Благодаря рано установившемуся и продолжительному теплему периоду 2012 г. отдельные особи *P. vulgaris* (20-25 %) быстро образовали мощную надземную массу и успели перейти к цветению (**1 вариант онтогенеза**). Другие 75-80 % в первый год остались в вегетативном состоянии (**2 вариант онтогенеза**).

Необходимо отметить, что по классификации феноритмотипов И.В. Борисовой (1972), *P. vulgaris*, выращенная в условиях культуры, также относится к длительновегетирующим летне-зимнезеленым растениям, следовательно, вегетация особей происходит круглогодично.

Появление первых бутонов у особей, развивающихся по первому варианту онтогенеза, зарегистрировано 27 июня, длительность фазы бутонизации составила 16 дней (рисунок 20).

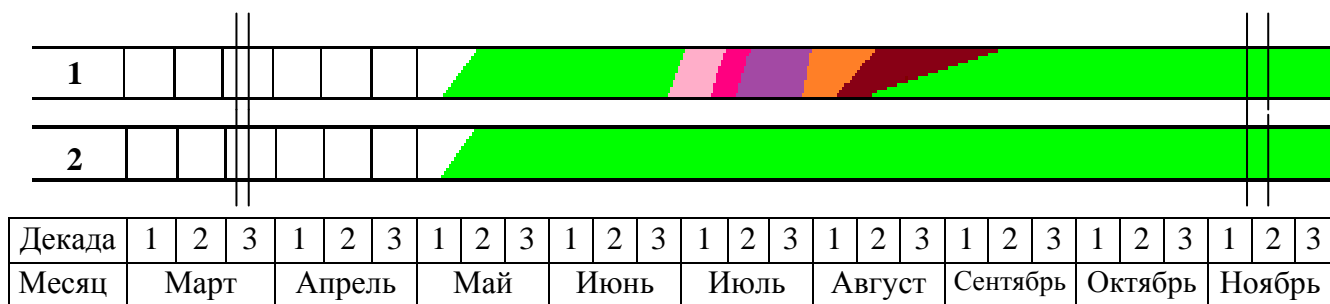


Рисунок 20 – Фенологические спектры *Prunella vulgaris* первого года вегетации (2012 г.) при осеннем посеве 2011 г.

(1 – первый вариант онтогенеза; 2 – второй вариант онтогенеза)

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

Фаза цветения в 2012 г. длилась в течение 31 дня с 8 июля по 7 августа. Начало цветения зарегистрировано при сумме температур – 1137,6 °С (> 5 °С) и 980,6 °С (> 10 °С). Самой длительной оказалась фаза массового цветения особей (19 дней) с 13 по 31 июля. В связи с тем, что цветение особей *P. vulgaris* происходит акропетально, начало плодоношения в культуре, также как и в природных условиях, наблюдалось одновременно с фазой окончания цветения особей и продолжалось до 7-16 августа. Длительность фазы рассеивания эремов в 2012 г. составила в среднем 39-40 дней, хотя, основная часть особей успела обсемениться в течение 10-12 дней от начала фазы.

Несмотря на более раннее установление теплого периода в 2013 г. и появление всходов уже к концу третьей декады апреля (к 27 апреля) (при сумме температур 88,3 °С (> 5 °С) и 36,2 °С (> 10 °С)), резкое похолодание в мае - июне привело к увеличению длительности прегенеративного периода особей осеннего посева 2012 г., они не зацвели (рисунок 21). Кроме того, понижение температуры повлияло и на прорастание особей. Так, появление проростков затянулось вплоть до второй декады июня.



Рисунок 21 – Фенологические спектры *Prunella vulgaris* первого года вегетации (2013 г.) при осеннем посеве 2012 г.

Условные обозначения те же, что и на рисунке 20.

Перезимовавшие особи первого и второго осенних посевов весной 2013 и 2014 гг. перешли ко 2 году вегетации (рисунок 22, 23). Фенологические фазы особей цветущих в 2012 г., во второй год вегетации совпали с фенологическими фазами ранее нецветущих особей. Раскрытие терминальных почек главного и боковых побегов и начало интенсивного роста наблюдалось сразу же после схода снега, в первой – второй декадах апреля. Отрастание в 2013 году было отмечено при накоплении положительных температур 38,2 °С (> 5 °С), в 2014 году – 191,6 °С (> 5 °С) и 76,7 °С (> 10 °С). Бутионизация в 2013-2014 гг. началась 15 июня. Продолжительность фазы составила 18 дней в 2013 г. и 22 дня в 2014 г. Начало цветения варьирует по годам с 23 июня (2013 г.) по 29 июня (2014 г.). В 2013 году оно началось при сумме темпера-

тур равной 810,9 °C (> 5 °C) и 561,6 °C (> 10 °C), в 2014 году – при 992,6 °C (> 5 °C) и 709,8 °C (> 10 °C). Окончание цветения и плодоношения отмечено 4 августа (2013 г.) и 12 августа (2014 г.). Таким образом, период цветения *P. vulgaris* в разные годы в среднем колебался от 43 (2013 г.) до 45 (2014 г.) дней. Рассеивание эремов начинается 29 июля и 2 августа соответственно.

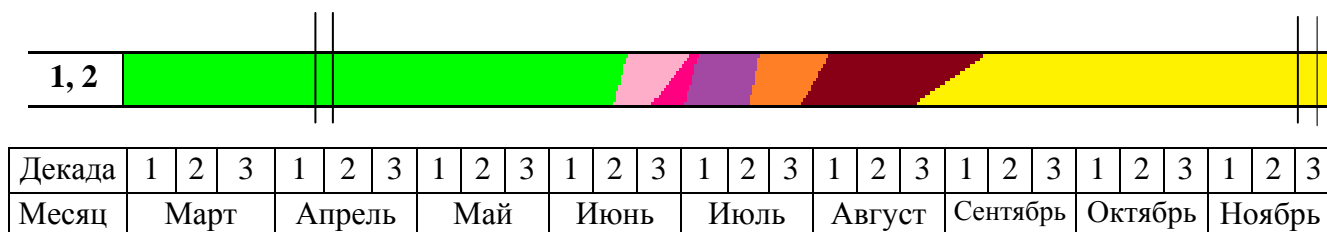


Рисунок 22 – Фенологические спектры *Prunella vulgaris* второго года вегетации (2013 г.) при осеннем посеве 2011 г.

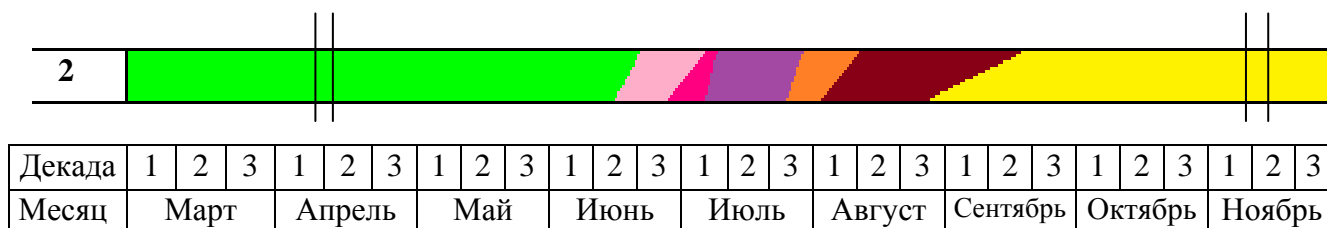


Рисунок 23 – Фенологические спектры *Prunella vulgaris* второго года вегетации (2014 г.) при осеннем посеве 2012 г.

Условные обозначения: – окончание вегетации. Остальные обозначения те же, что и на рисунке 20.

Продолжительность этой фенофазы в среднем варьировала от 44 (2013 г.) до 49 (2014 г.) дней. После рассеивания эремов вегетация особей снижается, некоторые из них погибают. У оставшихся живых особей на базальных и средних частях побегов II и III порядков трогаются в рост почки. Разворачиваются вегетативные побеги III-IV порядков, которые к следующему вегетационному сезону могут погибнуть, но иногда сохраняются и переходят к цветению.

Весной 2014 г. оставшиеся в живых единичные особи осеннего посева 2011 г. перешли к 3 году вегетации. Стоит отметить, что фенологические спектры *P. vulgaris* обоих вариантов онтогенеза в данном случае не различались. Все особи осеннего посева 2012 г. и весеннего посева 2012-2013 гг. погибли.

В фазу бутонизации особи *P. vulgaris* вступили 17 июня, а 27 июня некоторые из них уже перешли к цветению (рисунок 24), при сумме положительных температур

$> 5\text{ }^{\circ}\text{C} - 950,1\text{ }^{\circ}\text{C}$; $> 10\text{ }^{\circ}\text{C} - 667,3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Массовое цветение особей длилось в течение 24 дней, с 5 по 28 июля, включительно. Наибольшей длительностью отличалась фаза рассеивания эремов, ее продолжительность составила в среднем 38 дней. Однако по сравнению с этой же фенофазой у особей второго года вегетации она была несколько короче, что связано с меньшим числом генеративных побегов.

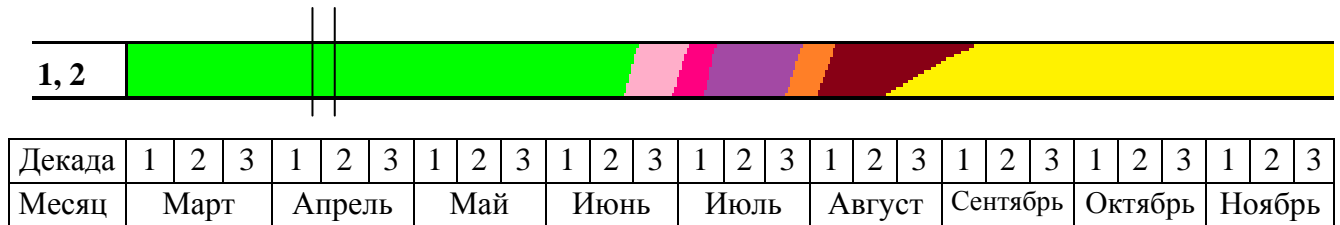


Рисунок 24 – Фенологические спектры *Prunella vulgaris* третьего года вегетации (2014 г.) при осеннем посеве 2011 г.

Условные обозначения те же, что и на рисунке 20.

Таким образом, сравнение сроков наступления фенологических фаз за 2012-2014 гг. наблюдений свидетельствует о низкой их изменчивости. Наступление того или иного периода развития отличается, как правило, на 3-7 дней.

Длительность фаз по годам наблюдений также характеризуется незначительными отличиями. Однако имеющееся варьирование связано не только с метеорологическими условиями сезона вегетации, но и со структурой самих особей, а именно с числом генеративных побегов и числом цветков в соцветиях. Так, меньшее их число у особей первого и третьего года цветения, привело к уменьшению продолжительности фазы рассеивания эремов. Обильные осадки (до 75 мм) августа 2013 года несколько затянули фазу окончания цветения и плодоношения, а большое их количество в мае, июне (68 и 63 мм соответственно) 2014 года, вероятно, привело к увеличению продолжительности фазы бутонизации.

ГЛАВА 6 РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *PRUNELLA VULGARIS*

6.1 Понятие о семенной продуктивности растений

Семенная продуктивность, выступая одним из наиболее важных показателей, характеризующих роль вида в фитоценозе, является выражением адаптации растений к условиям окружающей среды и позволяет судить об успешности всех предшествующих репродуктивных процессов растений (Ходачек, 1970; Боронникова, 1999).

Изучению репродукции цветковых растений, а именно биологии их семенного размножения, посвящена многочисленная литература (Работнов, 1950а; Старикова, 1963; Ходачек, 1970; Вайнагий, 1973, 1974, 1990; Левина, 1981; Тюрина, 1984; Боронникова, 1999 и др.). На сегодняшний день принято различать потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность, а также коэффициент семенной продуктивности ($K_{\text{пр}}$) (Вайнагий, 1973, 1974, 1990; Левина, 1981; Злобин, 2000а, б).

В биологических исследованиях под потенциальной семенной продуктивностью понимают «максимально возможное количество семян, которое способно производить растение за определенный промежуток времени при условии, что все заложённые в цветках семязачатки смогут сформировать зрелые семена» (цит. по: Злобин, 2000а, с. 258). ПСП зависит от числа генеративных побегов на растении, числа цветков в соцветии и семязачатков в завязи.

По мнению Р.Е. Левиной (1981), при учете ПСП из числа цветков соцветия следует исключать заведомо бесплодные: недоразвитые верхние и краевые цветки, цветки в фазе плотного бутона и т.п. Иначе уровень показателя будет искусственно завышен.

ПСП существенно изменяется в онтогенезе у разных видов растений, но наибольший репродуктивный выход часто имеют зрелые генеративные особи, произрастающие в условиях эколого-ценотических оптимумов.

У ряда луговых растений (*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*) ее показатели максимальны именно для зрелых генеративных, реже молодых и старых генеративных особей (Жукова и др., 1985б; Злобин, 2000а; Черемушкина, 2004).

ПСП достаточно вариабельна, так, в интегрированном литературном обзоре, данном Ю.А. Злобиным (2000а), приведены четыре группы факторов, контролирующих ее размер:

1. Генетические – определяют верхний предел возможной плодовитости растения;
2. Физиологические – включают онтогенетическое и жизненное состояние особей;
3. Экологические – объединяют ресурсы и условия среды обитания растений;
4. Ценотические – охватывают сферу сообитания растений со всеми живыми организмами сообщества.

Известно, что ПСП сказывается на процессах семенного возобновления в ценопопуляциях лишь косвенно, поскольку для появления новых особей необходимы не семязачатки, а здоровые семена, способные прорасти и давать всходы (Заугольнова, 1988). В связи с этим было введено понятие реальной (фактической) семенной продуктивности, под которой понимают количество полноценных жизнеспособных семян, производимое растением в расчете на одну особь или генеративный побег. РСП характеризует плодовитость особей и определяет успех их размножения, она зависит от вида растения и варьирует сильнее, чем потенциальная (Злобин, 2000б). Разрыв между ПСП и РСП растений особенно резко проявляется в экстремальных условиях их обитания, а также при интродукции (Тюрина, 1984). На величину реальной продуктивности оказывает влияние весь комплекс биотических и абиотических факторов таких, как экологические стрессы в фазу формирования семян, погодные условия в период их созревания, поражение семян фитофагами (Ходачек, 1970; Левина, 1981; Жукова и др., 1985б; Злобин, 2000б). В качестве основных причин, влияющих на величину РСП, Р.Е. Левина (1981) рассматривает и такой биотический фактор, как недостаточность опыления. Вероятно, дефектность пыльцы, ее гибель, дефицит опылителей, вынужденное самоопыление и нарушение суточного ритма цветения вызваны неблагоприятным воздействием факторов неживой природы, что отрицательно сказывается на результатах опыления (Заугольнова, 1988).

Соотношение числа семязачатков и здоровых семян на завязь связано и с длительностью жизни растений, так, показатели реализации семязачатков значительно

выше у однолетников (Заугольнова, 1988). Для полной характеристики репродуктивного процесса растений было предложено использовать отношение показателей РСП к ПСП, выраженное в процентах и получившее название коэффициента семенной продуктивности (Вайнагий, 1974, 1990; Левина, 1981; Злобин, 2000б).

С репродуктивной биологией тесно связаны лабораторная и полевая (грунтовая) всхожесть семян (Злобин, 2000б). Лабораторная всхожесть дает лишь приблизительное представление об экологии прорастания вида в природе, поскольку последняя всегда оказывается ниже (Левина, 1981). У большинства многолетних травянистых растений разных фитоценозов отмечена эпизодичность в появлении всходов, их численность резко колеблется из года в год и по сезонам и может быть даже равной нулю (Жукова и др., 1985б). Описано много случаев гибели семени и всходов за короткие промежутки времени. Эти фазы онтогенеза являются наиболее уязвимыми, критическими (Злобин, 1989). Потери численности на первых этапах развития всходов очень велики и варьируют как у разных видов, так и у одного в разных условиях обитания. К середине онтогенеза вероятность гибели растений уменьшается, что, вероятно, связано с усилением их вегетативной мощности и способности противостоять экзогенным факторам (Заугольнова, 1988). Разрыв между полевой и лабораторной всхожестью объясняется как различиями условий произрастания, так и разными их критериями. Так, в лаборатории всхожесть определяется процентом проросших семян относительно испытуемых, а в поле – числом проростков, появившихся на поверхности почвы (Левина, 1981).

Экологические условия прорастания семян в природных растительных сообществах гораздо сложнее и разнообразнее, семена видов должны преодолеть отрицательное влияние экзогенных по отношению к ценопопуляциям факторов: метеорологических условий (избыточное увлажнение или дефицит влаги, низкие температуры почвы или ее перегрев), развития фитофагов, воздействия других видов (образование плотной дернины или мертвой подстилки, световой режим) и т.д. Большое влияние оказывают взрослые растения, надземными органами которых часть семян может быть задержана и не попасть на поверхность почвы. Кроме того, взрослые растения – конкуренты, они затеняют почву, поглощают влагу и питательные вещества (Работнов, 1950а; Левина, 1981; Жукова и др., 1985б). Отмечено, что отмирание всходов, возникших весной, происходит, как правило, в течение летних и осенних месяцев, и

лишь небольшая часть их гибнет во время перезимовки. Осенние всходы развиваются в условиях меньшего затенения, поэтому чаще выживают (Работнов, 1950а).

Многими учеными было зафиксировано явление малой приживаемости зачатков луговых растений, возникающих из большого количества семян. Установлено, что соотношение между числом образующихся семян и появляющихся всходов у них изменяется от 6:1 до 2845:1 (Заугольнова, 1988).

Таким образом, семенное размножение – важный этап в жизни и развитии растения. В результате него осуществляется семенной способ самоподдержания ценопопуляций, на который влияют плодовитость особей и жизнеспособность семян, запас семян в почве и особенности их прорастания, смертность всходов (Старикова, 1963; Вайнагий, 1974; Левина, 1981; Черемушкина, 2004).

6.2 Особенности репродуктивной биологии *Prunella vulgaris*

Обоеполые и самоопыляющиеся цветки *P. vulgaris* продуцируют большое число эремов даже в отсутствии опылителей, при этом пыльники иногда могут быть не развиты (Нейштадт, 1963; Winn et al., 1987; Qu et al., 2011). Отмечено, что при небольшом содержании нектара и сахара в цветках этого вида в Кашмире (Индия), помимо самоопыления, опыление осуществляется с помощью некоторых видов пчел – *Apis cerana indica*, *A. dorsata*, а в умеренных лесах Мексики цветки посещают колибри (Абрамова, 1996; Lara, 2006).

Плод изучаемого вида – ценобий, относится к дробным коробочкам. Он возникает из гинобазического двучленного двугнездного гинецея, в гнездах которого на ранних стадиях развития появляются перетяжки. Ко времени опыления завязь распадается на 4 гнезда и из нее развивается четырехсемянный плод, состоящий из 4-х половинок двух мерикарпиев, каждый из которых представляет собой эрем (Артюшенко и др., 1986). Эремы обратнойцевидные, значительно сдавленные, слаботрехгранные с округлой, иногда слабовыемчатой вершиной и суженным, слабозаостренным основанием. Грань на спинке широкая, с двумя почти параллельными, слегка приподнятыми валиками, к основанию переходящими в небольшой клиновидный придаток с рубчиком. Окраска эремов (как было указано в гл. 3, пгл. 3.1, понятия «семена» и «эремы» использованы в качестве синонимов) светло-коричневая, реже коричневая,

валик окрашен темнее, придаток белый. Поверхность гладкая, блестящая, вес 1000 семян не превышает 0,75 г (Рысина, 1973; Майсурян и др., 1978).

Семена изучаемого вида лучше прорастают на свету, чем в темноте: попав во влажную среду, через 1,5-2 часа они покрываются слизистой оболочкой, которая сохраняет влагу и осуществляет прикрепление к почве (Рысина, 1973; Oomes et al., 1976; Николаева и др., 1985; Miller et al., 1994).

Т.Е. Miller et al., (1994) указывали на отсутствие у семян *P. vulgaris* периода покоя. Однако М.Г. Николаева с соавторами (1985), напротив, отмечали присущий для свежесобранных семян *P. vulgaris* комбинированный тип покоя, представляющий сочетание сильного экзогенного и неглубокого физиологического эндогенного покоя, связанного с действием слабого механизма торможения. По их мнению, сильный экзогенный покой наблюдается у семян, заключенных в косточку. Неглубокий физиологический покой в основном характерен для свежесобранных семян, обычно он исчезает в процессе сухого их хранения, продолжительность которого может варьировать от 5 суток до 12 месяцев. Кроме того, факторами, приводящими к выведению семян из неглубокого покоя, также может выступать действие света, кратковременное охлаждение или, наоборот, нагревание набухших семян.

М.В. Марковым и Л.С. Манджиевой (2013), проводящими исследования в смешанных восточноевропейских лесах центральных областей России, у *P. vulgaris* установлена гетерозремокарпия (одна из форм гетерокарпии), проявляющаяся в виде гетероморфности эремов одного плода. Предпосылками ее, по мнению авторов, вероятно, служит автономное формирование каждого эрема. Кроме того, частота встречаемости завязей с различным числом нормально развитых семян в популяциях тесно связана с сезонными изменениями. Так, в июне-июле 2012 года в популяциях вида недоразвитие эремов не наблюдалось, а в августе-сентябре картина резко изменилась. Отмечено, что недоразвитие эремов одного цветка отчасти компенсируется более сильным развитием оставшихся. На варьирование размеров и массы семян в пределах соцветий одной особи *P. vulgaris* указывала и А.А. Winn (1988), проводившая наблюдения в юго-западном Мичигане.

Кроме того, А.А. Winn (1985, 1988), А.А. Winn с соавторами (1987) и Т.Е. Miller с соавторами (1994) принадлежит серия работ, посвященных вопросам семенной продуктивности и биологии прорастания семян *P. vulgaris* на территориях

Калифорнии, юго-западного Мичигана и Чикаго. Так, А.А. Winn и Р.А. Werner (1987) отмечено, что семенная продуктивность изучаемого вида зависит от числа генеративных побегов и соцветий на них, а также числа цветков в последних и семян, производимых на цветок. Установлено, что на число цветков в соцветии, число семян и их массу влияние оказывают погодные и эколого-фитоценоотические (влажность почвы и качество освещения) условия среды обитания. Так, в природных популяциях лесных сообществ семена обычно крупнее, по сравнению с семенами, собранными у особей залежных мест обитания. Несмотря на это, на залежах отмечена тенденция в сторону увеличения числа соцветий на побеге и цветков в них.

Размеры семян *P. vulgaris* оказывают сильное влияние на процент всхожести, скорость прорастания, размеры проростков и их конкурентоспособность. В условиях интродукции эремы отличаются большими размерами. При посеве крупных семян всходов появлялось больше, несмотря на то, что в естественных местах обитания травяное покрытие тормозило их появление. После первого вегетационного сезона новые проростки не появлялись, поэтому не проросшие за это время семена автор считал погибшими (Winn, 1985, 1988). Однако по данным Н.А. Roberts (1986), проводившим исследование в Уорике (Великобритания), появление всходов *P. vulgaris*, хотя и гораздо менее обильное, может происходить и на 2-4 год после опадения семян, кроме того, некоторые из них остаются жизнеспособными даже спустя 5 лет и дают единичные всходы.

Итак, сведения касающиеся вопросов репродуктивной биологии *P. vulgaris* многочисленны, однако все они касаются исключительно территорий Подмосковья, Европы и Америки.

В природных условиях Сибири Н.Ю. Курочкиной (2015), были изучены показатели семенной продуктивности данного вида на территории Новосибирской области. Она указывает, что ПСП на побег у вида варьирует в среднем от 100,8 до 156,0 шт., а РСП – от 56,4 до 122,7 шт., $K_{пр}$ не превышает при этом 78,7 %. Т.Г. Харина и Н.В. Швыдкая (1995) достаточно высокий коэффициент продуктивности (90 %) отмечали для территории юга Томской области.

Таким образом, семенная продуктивность, особенности всхожести и прорастания эремов *P. vulgaris* в естественных условиях Хакасии и в условиях интродукции в Красноярском крае ранее не исследовались.

6.3 Семенная продуктивность *Prunella vulgaris* в природе и в интродукционном эксперименте

Изучение показателей семенной продуктивности особей *P. vulgaris* длиннокорневищной (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-фитоценотических 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.

Как было указано в гл. 6, пгл. 6.2 цветки *P. vulgaris* самоопыляющиеся, их зацветание происходит акропетально (от нижних цветков к верхним). В связи с этим созревание семян в соцветиях растянуто во времени. Из четырех семязачатков чаще всего развивается четыре эрема, реже один-три или эремы не развиваются совсем.

Анализ таблицы 2 позволил выявить отличия в значениях потенциальной и реальной семенной продуктивности обеих жизненных форм вида по годам исследования в разных растительных сообществах. Оказалось, что в природных условиях Хакасии показатели нестабильны, о чем свидетельствуют колебания коэффициента вариации (V) как ПСП (22,33-53,58 %), так и РСП (22,98-55,58 %).

Сопоставление полученных данных показало, что у особей длиннокорневищной биоморфы средние значения ПСП на один генеративный побег, в некоторых случаях несколько выше (таблица 2). На изменение показателей влияние оказывает число цветков в главном соцветии, а также наличие парциальных соцветий и паракладий и число цветков в них. Так, у особей кистекорневой жизненной формы в терминальном соцветии в разные годы исследований число цветков варьировало от 6 до 48 шт., при этом парциальные соцветия и паракладии на большинстве побегов отсутствовали или их число не превышало 2, а число цветков в них – 12 (таблица 3).

Напротив, на генеративных побегах особей длиннокорневищной жизненной формы число парциальных соцветий и паракладиев увеличивалось до 3, а минимальное число цветков в соцветиях не снижалось ниже 12. Полученная разница, вероятно, связана с бедностью песчаного субстрата, на котором развивается кистекорневая жизненная форма вида.

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

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

Примечание – *Коэффициент вариации; **Над чертой – среднее значение±ошибка среднего значения; под чертой – минимальное значение – максимальное значение. Номера ценопопуляций соответствуют номерам, приведенным в гл. 3, пгл. 3.2.

Таблица 3 – Семенная продуктивность особей *Prunella vulgaris* в естественных местообитаниях (на 1 генеративный побег)

№ ЦП	Год исследования	Число цветков в ГС*, шт.	Число цветков в ПС**,шт.	Число цветков в паракладях, шт.	Число ПС и паракладий, шт.
Длиннокорневищная жизненная форма					
2	2012	<u>32,28±1,46</u> 21-48	<u>1,92±0,89</u> 0-12	<u>3,00±1,09</u> 0-15	<u>0,64±0,21</u> 0-3
		<u>30,56±1,73</u> 18-48	<u>1,92±0,89</u> 0-12	<u>0,96±0,66</u> 0-12	<u>0,28±0,14</u> 0-3
	2013	<u>30,00±1,43</u> 18-48	<u>0,96±0,66</u> 0-12	<u>0,48±0,48</u> 0-12	<u>0,12±0,08</u> 0-2
		<u>27,44±1,50</u> 18-48	<u>0,96±0,66</u> 0-12	<u>0,48±0,48</u> 0-12	<u>0,12±0,08</u> 0-2
	2014	<u>25,20±1,51</u> 12-42	-***	-	-
		<u>26,40±1,29</u> 12-36	<u>0,48±0,48</u> 0-12	<u>0,96±0,66</u> 0-12	<u>0,12±0,06</u> 0-1
Кистекорневая жизненная форма					
20	2012	<u>32,24±2,08</u> 6-48	<u>1,00±0,55</u> 0-12	-	<u>0,16±0,09</u> 0-2
		<u>30,24±1,91</u> 12-48	-	-	-
	2013	<u>28,24±3,18</u> 6-48	<u>1,32±0,73</u> 0-12	-	<u>0,08±0,05</u> 0-1
		<u>28,16±2,00</u> 9-42	-	-	-
	2014	<u>21,36±1,54</u> 9-36	-	-	-
		<u>24,76±1,71</u> 6-36	-	-	-
21	2012	<u>28,16±2,00</u> 9-42	-	-	-
		<u>21,36±1,54</u> 9-36	-	-	-
	2013	<u>24,76±1,71</u> 6-36	-	-	-
		<u>21,36±1,54</u> 9-36	-	-	-
	2014	<u>24,76±1,71</u> 6-36	-	-	-
		<u>21,36±1,54</u> 9-36	-	-	-

Примечание –*Главное соцветие; **Парциальное соцветие; ***Данные отсутствуют. Остальные обозначения те же, что и в таблице 2.

Дальнейшее изучение показателей семенной продуктивности в ценопопуляциях позволило установить их сходство и различия в зависимости от года исследований и типа растительного сообщества.

Самые высокие значения ПСП особей обеих жизненных форм, складываются во всех изученных эколого-фитоценологических условиях обитания в вегетационный период 2012 г., низкие – в периоды 2013 г. или 2014 г. Так, средние ее показатели у особей длиннокорневищной жизненной формы варьируют от $100,80 \pm 6,04$ шт. до $160,32 \pm 9,59$ шт., у кистекорневой – от $85,44 \pm 6,17$ шт. до $134,88 \pm 8,59$ шт.

При этом наибольшие значения продуктивности, у особей обеих биоморф отмечены в 2012 г. на лесных, а наименьшие – в 2013 г. на настоящих лугах (таблица 2).

При сравнении данных ПСП (таблица 2), характерных для особей разных жизненных форм, произрастающих в сходных условиях обитания (лесные луга, настоящие луга), можно говорить о незначительных их различиях. Так, показатели, полученные на лесных лугах (ЦП 2 и 20), как правило, сходны. Между собой достоверно различаются (при 95 % уровне значимости) лишь данные ЦП 2 (2012 г.) и ЦП 20 (2013-2014 гг.). Значения продуктивности, наблюдающиеся на настоящих лугах (ЦП 9 и 21), в большинстве случаев, тоже не различаются, за исключением ЦП 9 (2012 г.) и ЦП 21 (2013-2014 гг.), а также ЦП 9 (2014 г.) и ЦП 21 (2013 г.) (Приложение Д).

Установленные отличия в показателях ПСП у особей, несомненно, связаны с метеорологическими условиями вегетационного сезона. Так, длительно сохраняющаяся умеренная влажность и благоприятные теплые погодные условия в период с мая по сентябрь 2012 года (Приложение Е. Рисунок Е.1, Е.2, Е.3) положительно отразились на большем, по сравнению с другими годами, формировании цветков, соцветий и паракладий и, как следствие, на высоких значениях потенциальной семенной продуктивности модельных ценопопуляций. Однако более холодные, по сравнению с 2012 г., весна и осень 2013-2014 гг. окр. с. Усть-Бюр (ЦП 20), а также обильное количество осадков в летние месяцы 2013 г. и практически полное их отсутствие в 2014 г. (Приложение Е. Рисунок Е.1) привели к снижению показателей ПСП генеративных побегов особей *P. vulgaris*, произрастающих на лесных лугах.

На особи *P. vulgaris* открытых местообитаний настоящих лугов сильное влияние оказали прохладные с небольшим количеством осадков (за исключением мая 2013 г.), весна и лето, отмеченные в п. Коммунар в 2013-2014 гг. (Приложение Е. Ри-

сунок Е.2), что явилось толчком к уменьшению показателей семенной продуктивности особей кистекорневой жизненной формы (ПСП не превышала 144 шт. на один генеративный побег) по сравнению с теплым и умеренно влажным вегетационным сезоном 2012 г.

Несмотря на сходство показателей продуктивности, прослеживающееся у особей обеих жизненных форм в одинаковых растительных сообществах, в разных фитоценозах могут наблюдаться отличия. Так, значения ПСП особей длиннокорневищной биоморфы, произрастающих на лесных лугах (ЦП 2), достоверно отличаются (при 95 % уровне значимости) от продуктивности особей кистекорневой биоморфы, изученной в условиях настоящих лугов (ЦП 21), за исключением показателей ЦП 2 (2013-2014 гг.) и ЦП 21 (2012 г.) (Приложение Д). Но при этом данные ПСП особей кистекорневой жизненной формы, полученные на лесных лугах (ЦП 20), в большинстве своем сходны со значениями продуктивности особей длиннокорневищной жизненной формы, произрастающих на настоящих лугах (ЦП 9).

У особей обеих жизненных форм *P. vulgaris* независимо от условий обитания ПСП несколько выше РСП (таблица 2). Довольно высокие значения последней, ненамного меньшей показателей ПСП, могут быть связаны не только с экотопом, но и, вероятно, с высокой эффективностью самоопыления, напрямую влияющей на завязываемость семян. Кроме того, поскольку формирование репродуктивной сферы, цветение и плодоношение обеих биоморф вида *P. vulgaris* происходит в течение одного вегетационного сезона, погодные воздействия, несомненно, влияют на показатели продуктивности, в особенности на реальную семенную продуктивность.

Коэффициент семенной продуктивности обеих жизненных форм *P. vulgaris*, вне зависимости от экологических условий их обитания, не опускался ниже 85,2 % и колебался в пределах 85,2-93,1 %.

В условиях интродукции особых различий в показателях семенной продуктивности у особей, выращенных из семян, собранных в разных местах обитания, не выявлено. Значения ПСП и РСП у них позволяют говорить о том, что в культуре изучаемый вид развивается сходно. Достоверные отличия ПСП по *t* - критерию Стьюдента отмечены только между особями второго года вегетации, выращенными из семян длиннокорневищной биоморфы, которые были собраны на манжетковом настоящем

лугу (ЦП 9) и особями, выращенными из семян, собранных у кистекорневой жизненной формы в ЦП 20 и 21 ($t_{\text{эмп}} - 3,96$ и $4,16$, соответственно (при $t_{\text{кр}} - 2,26$)).

Все элементы семенной продуктивности в эксперименте возрастают в результате существенного увеличения на побегах числа цветков в главном соцветии (до 78 шт.), парциальном соцветии и паракладиях (до 48 шт.), а также образования, как указывалось в гл. 4, пгл. 4.2.2, синфлоресценции (таблица 4). Кроме того, очевидно, что различия репродуктивных показателей обусловлены онтогенетическим состоянием растений.

Так, анализ таблицы позволяет говорить о том, что наибольшие значения ПСП (до 688 шт.) и РСП (до 676 шт.) наблюдаются у особей второго года вегетации, т.е. у особей зрелого генеративного состояния. Именно в этом состоянии число цветков в соцветиях и паракладиях максимально, а коэффициент семенной продуктивности не опускается ниже 96,8 %. Напротив, минимальными значениями отличаются особи первого (молодые генеративные) (ПСП – 480 шт., РСП – 457 шт.) и третьего (старые генеративные) (ПСП – 408 шт., РСП – 401 шт.) года жизни, то есть особи, только вступившие в генеративную фазу и особи, находящиеся, на грани гибели. Коэффициент семенной продуктивности изменяется при этом незначительно и варьирует от 94,0 до 96,6 %.

Показатели РСП в условиях культуры, также как и в естественных местах обитания, немногим ниже ПСП, что еще раз позволяет говорить о высокой результативности самоопыления, а также об успешности и перспективности интродукции и высокой степени соответствия ее условий биологическим особенностям вида. Таким образом, все изученные репродуктивные показатели *P. vulgaris* достаточно высокие. Как правило, они не превышают значения показателей, приведенных Н.Ю. Курочкиной (2015) для Новосибирской области. Исключение составляет только лишь коэффициент семенной продуктивности, процент которого для территории Хакасии не более чем в 1,2 раза выше. При этом со значением коэффициента указанным Т.Г. Хариной и Н.В. Швыдкой (1995) для Томской области наши значения сходны.

Итак, изучение особенностей семенной продуктивности особей *P. vulgaris* разных жизненных форм показало, что, иногда, средние значения потенциальной семенной продуктивности на один генеративный побег несколько выше у особей

Таблица 4 – Семенная продуктивность особей *Prunella vulgaris* в условиях интродукции (на 1 генеративный побег)

Место сбора семян	Год исследования	ПСП, шт.	V, %	РСП, шт.	V, %	K _{пр} , %
ЦП 2	2012 1 год вегетации*	<u>366,72±11,29</u> 264-480	15,39	<u>352,92±10,90</u> 240-457	15,45	96,2
	2013 2 год вегетации*	<u>499,64±18,23</u> 336-648	18,24	<u>493,52±17,91</u> 331-631	18,15	98,7
	2014 3 год вегетации	***-	-	-	-	-
ЦП 9	2012 1 год вегетации	<u>308,48±9,93</u> 216-384	16,11	<u>297,88±9,47</u> 198-359	15,90	96,6
	2013 2 год вегетации	<u>547,84±13,01</u> 444-688	11,87	<u>537,24±13,05</u> 436-676	12,14	98,0
	2014 3 год вегетации**	<u>318,68±12,61</u> 144-408	19,78	<u>299,56±12,56</u> 136-388	20,96	94,0
ЦП 20	2012 1 год вегетации	<u>306,40±9,88</u> 192-384	16,13	<u>295,44±10,02</u> 187-374	16,97	96,4
	2013 2 год вегетации	<u>463,84±16,78</u> 336-624	18,09	<u>449,88±16,73</u> 331-615	18,59	97,0
	2014 3 год вегетации	<u>296,60±15,87</u> 120-408	26,75	<u>283,80±16,12</u> 116-401	28,41	95,7
ЦП 21	2012 1 год вегетации	-	-	-	-	-
	2013 2 год вегетации	<u>456,20±17,76</u> 336-600	19,47	<u>441,76±17,27</u> 325-598	19,54	96,8
	2014 3 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 2.

длиннокорневищной биоморфы. Самые высокие значения потенциальной семенной продуктивности особей обеих жизненных форм складываются во всех изученных эколого-ценотических условиях обитания в 2012 г., низкие – в 2013 г. или 2014 г. При этом наибольшие значения продуктивности (ПСП – до $160,32 \pm 9,59$ шт.; РСП – $149,24 \pm 8,77$ шт.) отмечены в 2012 г. на лесных, наименьшие (ПСП – $85,44 \pm 6,17$ шт.; РСП – $73,64 \pm 4,98$ шт.) в 2013 г. на настоящих лугах.

Сравнение между собой показателей потенциальной семенной продуктивности у особей обеих жизненных форм, обитающих на лесных, а затем и на настоящих лугах, показало их сходство. Статистически значимые различия наблюдаются лишь при сравнении особей длиннокорневищной биоморфы, изученных на лесных лугах, с особями кистекорневой биоморфы, произрастающими на настоящих лугах. Значения реальной семенной продуктивности, как в условиях природы, так и в условиях культуры немногим ниже значений потенциальной семенной продуктивности.

При интродукции происходит увеличение всех элементов продуктивности в 2-5 раз вне зависимости от эколого-географического происхождения семян.

Наиболее вариабельными составляющими семенной продуктивности, как в природе, так и в культуре являются число цветков, соцветий, паракладиев и показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности на побег, более устойчиво по годам число семязачатков на завязь. Большую степень влияния на элементы продуктивности оказывают метеорологические условия, тип почв, эколого-фитоценотическое окружение и особенности опыления. Кроме того, в эксперименте репродуктивные показатели также зависят от степени развития побегов у особей разного онтогенетического состояния.

6.4 Биология прорастания эремов *Prunella vulgaris* в природе и в интродукционном эксперименте

Осуществление процессов семенного способа самоподдержания растений определяется не только величиной семенной продуктивности, но и биологией прорастания семян, их всхожестью и запасом в почве.

С целью установления ценности посевного материала были проведены опыты по определению всхожести семян из различных ценопопуляций *P. vulgaris* разных

жизненных форм. Для соблюдения физиологической однородности семена собирали со зрелых генеративных особей.

Прослежено влияние разных температурных режимов и сроков хранения. Наблюдения за проращением семян проводили в течение 30 дней при всех режимах проращивания, как отмечено в гл. 3., пгл. 3.1.

Эремы *P. vulgaris* мелкие, наибольшая масса их 1000 штук в ценопопуляциях длиннокорневищной жизненной формы вида составляет $0,67 \pm 0,02$ г, кистекорневой – $0,47 \pm 0,02$ г (таблица 5). Этот показатель имеет довольно низкую вариабельность, не превышающую 10,52 %.

Таблица 5 – Размеры эремов *Prunella vulgaris* естественных местообитаний

№ ЦП	Год сбора	Длина эрема, мм	V*, %	Ширина эрема, мм	V, %	Масса 1000 эремов, г	V, %
Длиннокорневищная жизненная форма							
2	2012	$1,90 \pm 0,03^{**}$ 1,64-2,16	8,21	$1,03 \pm 0,01$ 0,91-1,19	7,30	$0,52 \pm 0,01$ 0,50-0,54	3,51
9	2012	$1,90 \pm 0,03$ 1,60-2,27	8,28	$0,99 \pm 0,02$ 0,80-1,22	10,71	$0,67 \pm 0,02$ 0,60-0,70	7,41
Кистекорневая жизненная форма							
20	2012	$1,88 \pm 0,02$ 1,52-2,05	7,46	$0,96 \pm 0,02$ 0,80-1,10	9,47	$0,44 \pm 0,02$ 0,41-0,50	10,52
21	2012	$1,90 \pm 0,02$ 1,66-2,21	7,39	$1,04 \pm 0,01$ 0,88-1,22	7,77	$0,47 \pm 0,02$ 0,40-0,50	9,08

Примечание – *Коэффициент вариации; **Над чертой – среднее значение \pm ошибка среднего значения; под чертой – минимальное значение – максимальное значение. Номера ценопопуляций соответствуют номерам, приведенным в гл. 3, пгл. 3.2.

Размеры семян обеих биоморф, как правило, не различаются. Средние показатели их длины колеблются в пределах от $1,88 \pm 0,02$ до $1,90 \pm 0,03$ мм, ширины – от $0,96 \pm 0,02$ до $1,04 \pm 0,01$ мм. Коэффициент вариации не превышает 8,28 и 10,71 % соответственно. Достоверные отличия установлены только для некоторых ценопопуляций в ширине семян (Приложение Ж). Так, например, эремы, собранные с особей длиннокорневищной жизненной формы в условиях лесных лугов (ЦП 2) шире, а собранные в условиях настоящих лугов (ЦП 9) уже по сравнению с эремами особей кистекорневой жизненной формы (ЦП 20 и 21, соответственно). Кроме того, семена особей последней биоморфы, собранные на настоящих лугах (ЦП 21), достоверно шире семян, собранных на лесных лугах (ЦП 20).

Особенности прорастания семян *P. vulgaris* из четырех ценопопуляций при различных температурах показаны в таблицах 6 и 7. Эремы исследуемых жизненных форм вне зависимости от температурного режима проращивания хорошо набухают и покрываются слизью в течение 2 часов с момента увлажнения. Это, а также срок хранения семян, согласно М.Г. Николаевой с соавторами (1985), способствуют быстрому выведению их из состояния покоя.

Всхожесть и энергия прорастания семян через 6 месяцев после сбора значительно выше по сравнению со всхожестью семян, хранившихся в течение 2 лет. Процент показателей прорастания обычно выше у эремов обеих жизненных форм, собранных на настоящих лугах. Вероятно, нахождение особей на открытых солнечных местообитаниях способствует лучшему вызреванию семян.

Среди факторов, определяющих прорастание семян *P. vulgaris*, температура является одним из важнейших. По мере ее снижения всхожесть и энергия прорастания также уменьшаются. Так, при температуре 10-13 °С прорастание происходит только у семян 6-ти месячного срока хранения, оно начинается на 5-6 сутки, всхожесть не превышает 25 %, а энергия на 10 день проращивания – 16 %. В холодильной камере при режиме 5-6 °С семена вовсе не прорастают. Вероятно, неспособность эремов прорастать при низких температурах имеет приспособительное значение, отсутствие которого привело бы к неминуемой гибели всходов, появившихся поздней осенью или ранней весной.

При повышении температуры среды энергия прорастания и всхожесть семян увеличиваются, а время от посева до начала прорастания уменьшается. Так, при температуре 22-24 °С эремы начинают прорастать на 3-4-ый день опыта. Наибольшей всхожестью (до 81,5 %) и энергией прорастания на 6-й день опыта (81,5 %) отличаются семена, собранные у особей длиннокорневищной жизненной формы на настоящем лугу (ЦП 9), несколько ниже показатели всхожести у особей кистекорневой жизненной формы (57,0 %), также собранные на настоящем лугу (ЦП 21) (таблицы 6, 7). Напротив, минимальными спустя 6 месяцев хранения значениями всхожести и энергии прорастания, отличаются семена кистекорневой (всхожесть – 36,0 %; энергия на 6-й

Таблица 6 – Особенности прорастания эремов *Prunella vulgaris* естественных местообитаний

Срок хранения эремов / № ЦП	Период до начала прорастания, дни			Всхожесть, %			Не проросло, %			Загнило, %		
	10-13°	22-24°	28-30°	10-13°	22-24°	28-30°	10-13°	22-24°	28-30°	10-13°	22-24°	28-30°
6 месяцев хранения												
2'	.*	4	3	-	47,0	65,5	-	38,0	16,5	-	15,0	18,0
9'	6	3	3	25,0	81,5	90,5	72,0	14,0	8,5	3,0	4,5	1,0
20"	-	4	3	-	36,0	62,5	-	63,5	36,0	-	0,5	1,5
21"	5	3	3	9	57,0	86,5	85,0	36,5	13,5	6,0	6,5	-
2 года хранения												
2	-	3	3	-	44,5	53,5	-	55,5	46,5	-	-	-
9	-	4	4	-	64,5	69,5	-	25,0	28,0	-	10,5	2,5
20	-	3	3	-	26,0	30,0	-	74,0	70,0	-	-	-
21	-	4	4	-	41,5	49,0	-	46,0	47,0	-	12,5	4,0

Примечание – 'Длиннокорневищная жизненная форма; "Кистекорневая жизненная форма. *Проросшие эремы отсутствуют. Номера ценопопуляций соответствуют номерам, приведенным в гл. 3, пгл. 3.2.

Таблица 7 – Энергия прорастания эремов *Prunella vulgaris* естественных местообитаний

Срок хранения эремов / №ЦП	Число проросших эремов, %										
	10-13°			22-24°				28-30°			
	6 дней	10 дней	14 дней	4 дня	6 дней	10 дней	14 дней	4 дня	6 дней	10 дней	14 дней
6 месяцев хранения											
2	-	-	-	27,5	43,5	44,5	44,5	3,0	45,0	54,0	58,0
9	8,5	16,0	20,5	75,5	81,5	81,5	81,5	60,0	83,5	86,5	88,0
20	-	-	-	25,5	36,0	36,0	36,0	35,5	62,5	62,5	62,5
21	0,5	1,0	7,0	21,5	47,0	57,0	57,0	69,5	85,5	86,5	86,5
2 года хранения											
2	-	-	-	2,0	25,5	38,0	40,5	14,0	34,5	53,5	53,5
9	-	-	-	17,0	46,0	64,0	64,0	10,5	44,5	64,5	64,5
20	-	-	-	20,0	25,0	26,0	26,0	22,0	28,5	30,0	30,0
21	-	-	-	10,5	26,0	33,5	38,5	15,0	38,0	47,0	49,0

Примечание – Обозначения те же, что и в таблице 6.

день – 36,0 %) и длиннокорневищной (всхожесть – 47,0 %; энергия на 6-й день – 43,5%) биоморф, собранные на лесных лугах (ЦП 2 и 20, соответственно).

Таким образом, при режиме 22-24 °С у обеих жизненных форм всхожесть семян 6-ти месячного срока хранения колеблется от 36,0 до 81,5 %, а спустя 2 года хранения она снижается и составляет всего 26,0 – 64,5 %.

Оптимальной для проращивания эремов оказывается температура 28-30 °С. При этом температурном режиме всхожесть семян 6-ти месячного срока хранения колеблется от 62,5 до 90,5 %, также достигая своего максимума у особей обеих биоморф, произрастающих на настоящем лугу (ЦП 9 и 21) и минимума у особей лесных лугов (ЦП 2 и 20). Через 2 года после сбора всхожесть снижается, изменяясь в пределах от 30,0 % (ЦП 20) до 69,5 % (ЦП 9). Энергия прорастания семян на 6-й день опыта составляет 45,0-85,5 % и 28,5-44,5 % у эремов 6-ти месяцев и 2 лет хранения соответственно.

Таким образом, жизнеспособные семена *P. vulgaris* при температурных режимах 22-24 °С и 28-30 °С вне зависимости от сроков их хранения прорастают полностью в среднем в течение 6-14 дней. Стоит отметить, что несмотря на высокий процент всхожести и энергии прорастания семян у особей обеих биоморф, наибольшими значениями показателей отличаются особи длиннокорневищной жизненной формы. Вероятно, это связано с накоплением питательных веществ, в результате произрастания на более плодородных почвах.

В условиях интродукционного эксперимента эремы, как правило, обладают достоверно более крупными размерами (Приложение Ж). Масса 1000 их штук не опускается ниже $0,57 \pm 0,01$ г (таблица 8).

Таблица 8 – Размеры эремов *Prunella vulgaris* разных лет вегетации в условиях интродукции

Год сбора	Длина эрема, мм	V*, %	Ширина эрема, мм	V, %	Масса 1000 эремов, г	V, %
2012 год 1 год вегетации	$1,96 \pm 0,02^{**}$ 1,69-2,18	6,34	$1,07 \pm 0,01$ 0,94-1,17	4,97	$0,61 \pm 0,01$ 0,60-0,63	2,32
2013 год 2 год вегетации	$2,09 \pm 0,02$ 1,79-2,31	6,07	$1,19 \pm 0,02$ 0,94-1,35	7,03	$0,57 \pm 0,01$ 0,54-0,59	4,33

Примечание – Обозначения те же, что и в таблице 5.

Длина и ширина семян, собранных у особей 1 года вегетации, в среднем составила $1,96 \pm 0,02$ и $1,07 \pm 0,01$ мм, 2 года – $2,09 \pm 0,02$ и $1,19 \pm 0,02$ мм, соответственно.

Прорастание семян начинается на 3-и сутки, а к концу 10 дня опыта, как правило, все жизнеспособные семена оказываются проросшими (таблица 9). Максимальная всхожесть (97,5 %) достигается при температуре 28-30 °С у особей 2 года вегетации (2013 г.), при этом энергия прорастания у них на 6-й день составляет 96,0 %. Минимальной всхожестью в режиме 22-24 °С отличаются семена особей 1 года жизни (2012 г.) (91,5 %), их энергия прорастания на 6-й день не превышает 89 %. Вероятно, небольшая разница в процентах всхожести семян у особей *P. vulgaris* разных лет вегетации может быть обусловлена погодными условиями года, во время фазы созревания семян. Так, август 2012 г. в отличие от 2013 г. (см. гл. 5, пгл. 5.3, рисунок 17, 18) отличался более низкими среднемесячными температурами (16,4 °С) и большим количеством осадков (до 86 мм).

Изучение особенностей прорастания семян *P. vulgaris* из естественных условий обитания и культуры позволило установить, что масса семян имеет положительные коррелятивные связи (Приложение И) с их всхожестью ($r = 0,66$) и энергией прорастания ($r = 0,54$). А, в свою очередь, размеры семян коррелируют со всхожестью ($r = 0,82$ и $0,77$) и энергией прорастания ($r = 0,82$ и $0,72$).

Таким образом, можно утверждать, что более крупные и выполненные по массе эремы будут иметь более высокий процент всхожести и энергии прорастания.

Полевая всхожесть семян, собранных из природных условий, как правило, в несколько раз ниже лабораторной. При осеннем посеве первые всходы *P. vulgaris* появляются спустя 7-8 месяцев, при весеннем – спустя 3-4 недели. При этом процент всхожести не превышает 25-35 %. Кроме того, в культуре нами была отмечена смертность посевов, наиболее явно проявляющаяся на начальных этапах онтогенеза (*p* и *j*) особей *P. vulgaris*. Всходы чрезвычайно подвержены метеорологическим влияниям, остро реагируют на содержание воды в почве и солнечное воздействие, к тому же, отрицательное влияние на их выживаемость оказывают и конкурентные отношения. В связи с этим к примеру, из 50 семян, высеянных на 1 метр погонный, до зрелого генеративного состояния могла дожить всего 1 особь, а из 200 семян – не более 13.

Л.Б. Заугольнова (1988) также отмечает, что вероятность смертности значительная у всходов и ювенильных растений, к середине онтогенеза, по мере усиления

Таблица 9 – Особенности прорастания эремов *Prunella vulgaris* разных лет вегетации
в условиях интродукции

Срок хранения эремов / Год вегетации 6 месяцев хранения	Период до начала прорастания, дни		Всхожесть, %		Не проросло, %		Загнило, %		Число проросших эремов, %					
									4 дня	6 дней	10 дней	4 дня	6 дней	10 дней
	22-24°	28-30°	22-24°	28-30°	22-24°	28-30°	22-24°	28-30°	22-24°			28-30°		
2012 год 1 год вегетации	3	3	91,5	95,5	8,0	3,0	0,5	1,5	62,0	89,0	90,0	59,0	92,5	95,0
2013 год 2 год вегетации	3	3	96,5	97,5	3,0	2,0	0,5	0,5	81,0	96,0	96,5	77,0	96,0	97,5

вегетативной мощности особей, уменьшается. Отпад особей и его скорость могут быть связаны с внешними условиями, а именно, с количеством осадков в период появления всходов. Как было указано в гл. 4, пгл. 4.2.2 *P. vulgaris* в условиях культуры дает обильный самосев. В природе и в интродукционном эксперименте эремы изучаемого вида, рассеявшиеся в июле-августе, при достаточном увлажнении почвы нередко прорастают уже в августе-сентябре. Непроросшие осенью семена прорастают весной, в конце апреля-начале мая. На данное явление также указывали Н.А. Roberts (1986) и Г.П. Рысина (1973) при изучении особенностей строения и прорастания семян вида в Уорике (Великобритания) и Подмосковье.

Прорастание семян в естественной среде обитания зависит как от метеорологических условий текущего года, так и от общего проективного покрытия сообщества. Так, в условиях формирования кистекорневой жизненной формы вида на песчаном субстрате, где большие площади приходится на открытые участки (до 20 %) почвы, а ОПП варьирует от 40 до 65 %, прорастает значительная часть семян, однако высокие летние температуры и недостаток влаги приводят к гибели большей части всходов. В условиях произрастания особей длиннокорневищной биоморфы, высокий процент ОПП (до 98 %) резко тормозит появление проростков и дальнейшее их выживание. Значительную роль в смертности всходов играет антропогенная нагрузка.

Таким образом, размеры семян особей *P. vulgaris* длиннокорневищной и кистекорневой жизненных форм, собранные в разных естественных местах обитания, как правило, сходны. Отличия установлены только для некоторых ценопопуляций в ширине семян. В условиях интродукции, эремы изучаемого вида обладают более крупными размерами.

Свежесобранные семена *P. vulgaris* характеризуются неглубоким физиологическим покоем (Николаева и др., 1985). Однако, как в естественных условиях, так и в интродукционном эксперименте, эремы способны прорасти осенью в этот же вегетационный сезон. Вероятно, выведению их из состояния покоя способствует свет и условия увлажнения.

Собранные в природе семена, попадая во влажную среду, набухают и довольно хорошо прорастают в лабораторных условиях спустя 6 месяцев хранения. Через 2 года процент их всхожести несколько сокращается, но все равно остается довольно высоким. Максимальной всхожестью и энергией прорастания отличаются эремы обеих

жизненных форм, изъятые из условий настоящих лугов. Однако, несмотря на это, наибольшими значениями показателей прорастания отличаются семена особей длиннокорневищной жизненной формы.

Показатели всхожести семян, собранных в культуре, несколько выше (не более чем в 1,5 раза). Прорастание идет интенсивнее, выше энергия прорастания.

Оптимальным температурным режимом проращивания эремов в лабораторных условиях является температура 28-30 °С, по мере ее снижения показатели прорастания уменьшаются, достигая минимума при 10-13 °С, а при режиме 5-6 °С, прорастание семян вовсе не происходит.

Высокая всхожесть и коэффициент семенной продуктивности позволяют считать *P. vulgaris* видом с хорошей потенциальной способностью к семенному размножению. Однако 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.

6.5 Биологическая продуктивность *Prunella vulgaris* в природе и в интродукционном эксперименте

При оценке новой культуры определяющим фактором является биологическая продуктивность сырья (Майсурадзе и др., 1984). Урожай надземной массы в сыром и сухом состояниях изучали на примере особей, выращенных из семян, собранных на манжетковом настоящем лугу (ЦП 9). Опыт заложен по схеме, представленной в гл. 3, пгл. 3.1. Исследования проводили на растениях разных лет вегетации, скошенных с трех делянок (3 пог. м) каждой повторности (крайние варианты делянок в расчет не включали). Определяли сырую массу особей, а после высушивания – сухую (таблица 10).

Наибольшей надземной массой отличаются особи зрелого генеративного состояния, в которое они, как было нами отмечено при описании онтогенеза *P. vulgaris* в культуре, переходят только на второй год вегетации. В среднем сырая масса у них колеблется в пределах от 589,58±187,41 до 883,96±149,06 г/пог. м, сухая – от 128,43±76,30 до 228,05±36,05 г/пог. м. Наименьшими показателями биомассы характеризуются особи прегенеративной фракции, а также особи старого генеративного

Таблица 10 – Биологическая продуктивность сырой и сухой массы особей *Prunella vulgaris* в условиях интродукционного эксперимента в зависимости от онтогенетического состояния растения и плотности посева

Год учета	Плотность посева, шт. семян	Масса сырого сырья, ср. (г/пог. м)				Масса сухого сырья, ср. (г/пог. м)			
		<i>im, v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>im, v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>
2012	50	52,30±8,60*	210,06±21,81	-**	-	7,98±1,47	39,95±9,26	-	-
	100	69,88±13,01	484,04±103,65	-	-	12,31±2,64	113,70±25,08	-	-
	150	62,29±34,08	386,30±125,38	-	-	9,82±5,28	108,72±23,66	-	-
	200	30,53±10,24	112,77±7,92	-	-	6,08±1,95	24,44±3,55	-	-
2013	50	-	-	741,72±472,66	-	-	-	135,54±48,34	-
	100	-	-	883,96±149,06	-	-	-	228,05±36,05	-
	150	-	-	787,71±237,26	-	-	-	155,04±48,29	-
	200	-	-	589,58±187,41	-	-	-	128,43±76,30	-
2014	50	-	-	-	19,71±4,06	-	-	-	6,63±1,22
	100	-	-	-	147,14±24,02	-	-	-	30,22±6,69
	150	-	-	-	67,05±39,08	-	-	-	10,54±1,30
	200	-	-	-	15,85±5,55	-	-	-	4,45±0,23

Примечание – *Среднее значение±ошибка среднего; **особи в данном состоянии отсутствуют.

состояния, т.е. особи, заканчивающие свой жизненный цикл. Средние ее значения у сырого сырья не превышают $147,14 \pm 24,02$ г/пог. м, сухого – $30,22 \pm 6,69$ г/пог. м. При высушивании сырья, биомасса особей уменьшается в среднем в 4-6 раз или на 80-85 %.

Оптимальной плотностью посева служит плотность в 100 семян на 1 пог. м, поскольку именно при соблюдении подобного условия достигается максимальная биологическая продуктивность на 1 погонный метр у особей всех онтогенетических состояний. При увеличении плотности значения биомассы снижаются, что, несомненно, связано с усиливающейся при возрастании числа особей, конкуренцией.

Показатели биомассы сухого сырья особей второго года вегетации, полученные в условиях интродукции, сравнивали с сухой надземной массой особей естественного места обитания (ЦП 9), собранных с площади 1 м^2 . Оказалось, что в природе значения биологической продуктивности особей *P. vulgaris* гораздо ниже, и в данной ценопопуляции не превышают в среднем $19,77 \text{ г/м}^2$, из них на долю зрелых генеративных особей приходится не более $3,17 \text{ г/м}^2$.

Крайне малую продуктивность особей *P. vulgaris* в природе, подтверждают результаты и Н.Ю. Курочкиной (2015), полученные ею для территории Новосибирской области. Несмотря на то, что учету подвергались все особи изучаемого вида, произрастающие на площади 1 м^2 , показатели биомассы сухого сырья варьировали в низких пределах от 5,7 до $20,7 \text{ г/м}^2$.

Таким образом, очевидно, что в культуре биологическая продуктивность особей *P. vulgaris* выше, по сравнению с их естественными местами обитания. Наибольшей надземной массой отличаются особи второго года вегетации в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии при плотности посева в 100 семян на 1 пог. м. Надземная масса сухого сырья, полученного в интродукции в течение второго года вегетации, в 5-10 раз превышает сухую массу сырья, собранного в природе.

В условиях интродукционного эксперимента показатели продуктивности увеличиваются за счет возрастания биомассы особей. В природе, напротив, возрастание значений продуктивности связано не с надземной массой отдельных особей, а с их количеством.

ГЛАВА 7 ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ОЦЕНКА ИХ СОСТОЯНИЯ

7.1 Представление об онтогенетической структуре и оценке состояния ценотических популяций

Проведение целого ряда биологических исследований, в том числе и популяционных, невозможно без представления о популяции как биосистеме надорганизменного уровня. В экологических исследованиях традиционно основной единицей выступает ценотическая популяция или ценопопуляция (Работнов, 1969; Уранов, 1975; Заугольнова и др., 1988а, 1993; Злобин, 1989; Заугольнова, 1994; Марков, 2012). Впервые этот термин был принят В.В. Петровским (1961), который понимал под ним все особи данного вида в пределах ценоза независимо от их фенотипического состояния, экотипических и генотипических особенностей.

Таким образом, каждый вид, входящий в состав растительного сообщества, представлен в нем ценопопуляцией, которая имеет свою структуру и состоит из особей, различающихся по абсолютному возрасту, онтогенетическому состоянию и другим признакам (Петровский, 1961; Ценопопуляции ..., 1976).

Любой ценопопуляции присуще постоянное изменение. С учетом этого относительно онтогенетического состава Т.А. Работнов (1950б) предложил выделять три их типа, каждый из которых соответствует определенному этапу развития ценопопуляции: инвазионный тип - возникновению, нормальный – полному развитию, а регрессивный – угасанию. Позднее Л.П. Рысиным и Т.Н. Казанцевой (1975) был выделен еще один тип ценопопуляций – инвазионно-регрессивный, который, по их мнению, образуют угнетенные, не оставляющие потомства растения. В настоящее время в популяционных исследованиях под инвазионными понимают ценопопуляции, не способные к самоподдержанию, состоящие из молодых (прегенеративных) особей, и, как правило, зависящие от заноса зачатков извне. Под регрессивными - ценопопуляции, потерявшие способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем и зависящие от заноса семян извне. А под нормальными - ценопопуляции, не зависящие от заноса зачатков извне, способные к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, либо тем и другим вместе. По мнению А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), такие ценопопуляции у многих видов находятся в равновес-

ном дефинитивном состоянии. Установив отношения с экотопом, они в течение некоторого времени могут оставаться неизменными и достигать в процессе своего развития стабильности.

А.А. Уранов (1975), предложил называть полносоставными нормальные ценопопуляции, содержащие особи всех онтогенетических состояний. Напротив, ценопопуляции, в которых отсутствуют особи некоторых онтогенетических состояний, следует считать неполночленными, причем неполночленность может быть следствием как внутренних, так и внешних факторов.

Рассмотрение ценопопуляций разных видов растений и разнообразия их онтогенетического состава позволило различить классы в пределах уже известных типов. При этом инвазионные и регрессивные ценопопуляции содержали по одному классу, а среди нормальных на основе критерия абсолютного максимума выделили «молодые», «зрелые», «стареющие» и «старые» классы, характеризующие ценопопуляции только с одним максимумом на соответствующей группе особей (Уранов и др., 1969; Ценопопуляции ..., 1976). Классификация «дельта-омега», предложенная Л.А. Животовским (2001), дополнительно позволила выделить ценопопуляции «переходного» типа, охватив тем самым случай двух максимумов. Кроме того, с ее помощью из «молодых» ценопопуляций удалось выделить ценопопуляции с высокой долей генеративных особей - «зреющие». В основу классификации «дельта-омега» положено совместное использование введенных в разное время индексов возрастности и эффективности. Так, А. А. Уранов (1975), при обосновании возрастного спектра как функции времени и энергетических волновых процессов отмечал, что получить представление о динамике ценопопуляций и оценить степень их влияния на среду, возможно при изучении возрастности ценопопуляции и ее отдельных особей. При этом введенный им индекс возрастности (Δ), выступил в качестве характеристики энергетического состояния ценопопуляций и особей в процессе развития. Индекс эффективности (ω) был предложен Л.А. Животовским (2001), он определяется онтогенетической структурой ценопопуляции.

Для того, чтобы установить тип ценопопуляции, оценить текущее ее состояние и спрогнозировать дальнейшее развитие, определяют соотношение особей вида в разных онтогенетических состояниях и строят онтогенетические спектры. При этом спектры одного вида в разных эколого-ценотических условиях обитания могут изме-

няться. Кроме того, на их вариацию оказывает влияние и антропогенная нагрузка, приводящая к переходу ценопопуляций в неустойчивые сукцессионные состояния и в инвазионные и регрессивные классы (Уранов и др., 1969; Рысин и др., 1975; Заугольнова и др., 1978; Злобин, 1989; Заугольнова, 1994).

Накопление в популяционной литературе обширных сведений по онтогенетической структуре видов, особенно в пределах класса нормальных ценопопуляций, позволило сформировать представление о «характерном» и «базовом» спектрах и их типах (Заугольнова и др., 1978; Заугольнова, 1994).

На основе анализа собственных исследований и материалов других авторов Л.Б. Заугольновой (1994) было введено понятие характерного онтогенетического спектра, который выступает в качестве теоретического, инвариантного параметра структуры и не учитывает варьирования возобновления и смертности. Он устанавливается экспертным путем на основе значительного числа наблюдений за биологическими свойствами вида и его онтогенезом.

На основе онтогенеза, свойственного виду, можно прогнозировать тот или иной тип характерного онтогенетического спектра. Принято считать, что онтогенетический спектр конкретных ценопопуляций, совпадающий с характерным, свидетельствует о стабильном развитии ценопопуляции в определенных эколого-ценотических условиях (Заугольнова, 1994).

В природе, для совокупности ценопопуляций каждого вида, возможно определение наиболее часто повторяющегося усредненного варианта спектра - базового. Его можно рассматривать в качестве характеристики равновесного состояния ценопопуляции, к которому она стремится после изменений, вызванных внешними воздействиями (Заугольнова и др., 1978; Заугольнова и др., 1988б).

Базовый спектр строится на основе «монографического» (по: Работнов, 1975) описания онтогенетической структуры ценотических популяций (не менее 10) и является своего рода эмпирической характеристикой. Он устанавливается для ценопопуляций, находящихся в дефинитивном состоянии. Типы базовых спектров выделяются по критерию абсолютного максимума и по характеру кривой, аппроксимирующей спектр. На сегодняшний день известно четыре типа (Заугольнова и др., 1988б):

- левосторонний тип – отличается преобладанием особой прегенеративной фракции, от ювенильных до молодых генеративных, или одной из групп этой фрак-

ции. Поскольку накопление молодых особей может быть связано с разным способом размножения - семенным, вегетативным и/или смешанным, спектры такого типа весьма динамичны;

- центрированный тип – характеризуется максимумом на зрелых генеративных особях, преобладание которых может быть вызвано как продолжительностью этого состояния, так и вегетативным размножением;

- правосторонний тип – характеризуется накоплением старых (старых генеративных, сенильных и/или субсенильных) растений и отсутствием подъемов в молодой части. Преобладание старых особей связано с большой продолжительностью этих онтогенетических состояний и образованием неомоложенных партикул;

- бимодальный тип – имеет два подъема: на молодых и старых (реже – зрелых) растениях. Такие спектры часто не постоянны и образуются в результате неравномерности возобновления.

Таким образом, распределение особей по онтогенетическим состояниям, построение онтогенетических спектров и их анализ лежат в основе изучения онтогенетической структуры ценопопуляций.

Особое значение для ценопопуляции имеют процессы самоподдержания, которые осуществляются благодаря размножению. Они обеспечивают длительное существование ценопопуляции на определенной территории. Л.А. Жуковой (1987) для оценки общей эффективности самоподдержания ценопопуляции были предложены индексы восстановления (I_v) и замещения (I_z). Первый индекс показывает количество потомков, приходящихся на одну генеративную особь в данный момент времени, второй – количество потомков, приходящихся на одно взрослое растение. В связи с тем, что оценки I_v и I_z являются зависимыми и выражены в виде соотношения частей и пределы их изменения не фиксированы, Н.В. Готов (1998) модифицировал расчет индекса восстановления, а вместо индекса замещения предложил использовать индекс старения (I_{st}).

Процессы самоподдержания осуществляются на разном уровне численности и плотности. Но поскольку для большинства растений точное определение численности невозможно обычно используют понятие плотности особей (Заугольнова и др., 1978). Плотность связана со многими факторами: с количеством поступающих в ценопопуляцию семян и их сохраняемостью, наличием условий для прорастания и выживаемо-

стью особей (Злобин, 1989). Различают среднюю (абсолютную) и экологическую плотности. Согласно представлениям Ю. Одума (1986), средняя (абсолютная) плотность – это число особей на единице пространства; а экологическая – число особей на единице пространства, которое фактически занято популяцией. Экологическая плотность видоспецифична и ее уровень в ценопопуляции зависит от соотношений процессов рождаемости и смертности.

Позднее Л.А. Животовский (2001) ввел понятие эффективной плотности популяции, которая всегда меньше ее физической плотности. По его мнению, вклад особей разных онтогенетических состояний в популяционную плотность должен быть определен соответственно их энергетической эффективности, поскольку нагрузка популяции на энергетические ресурсы среды зависит от соотношения особей разных онтогенетических состояний в популяции, а не только от ее физической численности (плотности). Так, под эффективной плотностью он понимал эквивалентное число растений зрелого генеративного состояния с той же нагрузкой на энергетические ресурсы среды, что и сама популяция.

Таким образом, рассматривать и расценивать онтогенетическую структуру ценопопуляций можно как специфическую видовую характеристику и как признак, имеющий приспособительное значение. Сочетание относительной устойчивости онтогенетической структуры с ее лабильностью обеспечивают возможность существования ценопопуляции как надорганизменной системы (Заугольнова и др., 1978).

Изучение литературы, касающейся онтогенетической структуры ценопопуляций длиннокорневищных и кистекорневых видов, показало, что представленные в ней сведения отличаются большим разнообразием. Установлено, что для особей кистекорневой жизненной формы характерным спектром служит левосторонний, а для особей длиннокорневищной, кроме характерных левостороннего и централизованного, отмечены бимодальные и правосторонние спектры (Смирнова и др., 1974, 1976б; Заугольнова, 1994; Черемушкина и др., 2011б). Однако, несмотря на такие их различия, как правило, все изученные ценопопуляции относятся к нормальным неполночленным.

Отмечено, что абсолютные максимумы в левосторонних типах спектров у особей длиннокорневищной жизненной формы могут часто приходиться на виргинильные (*Phlomis agrarian*, *Maianthemum bifolium*) и молодые генеративные (*Silene re-*

pens) особи. При этом преобладание виргинильных особей может обеспечиваться интенсивным вегетативным размножением, образованием омоложенных рамет и их медленным развитием в прегенеративном периоде, а молодых генеративных - замедленными темпами их развития, отмиранием большей части рамет в зрелом генеративном состоянии. Кроме того, доля генеративных особей в ценопопуляциях *Maianthemum bifolium*, изученных в южно-таежной подзоне Кировской области, может сильно варьировать в зависимости от присутствия антропогенных влияний, так, в оптимальных условиях существования она может подниматься даже до 50 % (Черемушкина и др., 2011б; Сулейманова и др., 2012).

В случае формирования бимодального спектра (у длиннокорневищников *Potentilla bifurca* и *Thermopsis lanceolata*) максимум на виргинильной группе также может быть связан с неглубоким омоложением рамет, а на субсенильной – с пропуском генеративного периода у *Potentilla bifurca* и развитием неомоложенных рамет из спящих почек на корневище у *Thermopsis lanceolata* (Черемушкина и др., 2011б).

О.В. Смирновой (1968, 1977) и О.В. Смирновой с соавторами (1974, 1976б) при проведении наблюдений в лесных фитоценозах за длиннокорневищными растениями *Aegopodium podagraria* L., *Mercurialis perennis* L., и *Carex pilosa* Scop. установлено, что у сныти обыкновенной могут формироваться два варианта базового спектра, первый – с максимумом на зрелом генеративном, а второй – на субсенильном состояниях. Напротив, у пролесника многолетнего и осоки волосистой максимум приходится только на зрелые генеративные особи. Преобладание генеративной группы связано со специфическим вегетативным размножением этих видов, при котором происходит увеличение продолжительности генеративного периода в онтогенезе особи. Накопление субсенильных особей в ценопопуляциях *Aegopodium podagraria* объясняется ухудшением условий обитания, которые приводят к сенильной партикуляции старых генеративных особей. Редкая же встречаемость особей постгенеративной фракции у *Mercurialis perennis* и *Carex pilosa* связана, как правило, с краткостью постгенеративного периода. Кроме рассмотренных выше особенностей, стоит также отметить характерное для этих видов отсутствие ювенильных, имматурных и виргинильных особей, что, по мнению авторов, связано как с крайне плохим семенным возобновлением видов в ненарушенном травяном покрове лесных сообществ, так и с невозможностью выжить в сплошных зарослях материнских побегов.

Для кистекорневых трав, как было отмечено выше, преимущественно указаны левосторонние спектры. При этом, максимумы в них могут приходиться как на молодые генеративные растения, так и на разные онтогенетические группы прегенеративного периода (*Ranunculus acris*, *Ranunculus auricomus*, *Plantago major* и *Valeriana officinalis*) (Жукова, 1995).

Наблюдение за кистекорневым растением *Valeriana alternifolia*, проведенное В.В. Семеновой и П.С. Егоровой (2008) в луговых сообществах Западной Якутии, показало присущий виду левосторонний базовый спектр с абсолютным максимумом на ювенильных особях, и локальными на виргинильных и зрелых генеративных особях. Авторы указывают, что левосторонние спектры относительно стабильны и их мелко-масштабные изменения происходят под влиянием абиотических и антропогенных факторов. Накопление особей в ювенильном состоянии связано с оптимальными климатическими и ценотическими условиями, отсутствием антропогенного воздействия, что и приводит к сохранению проростков.

Т.Н. Казанцева (1975) проводила изучение онтогенетической структуры ценопопуляций кистекорневого *Solidago virgaurea* L. в сосняках юго-западной части Мещерской низменности. Ею установлено, что на разнообразие спектров влияние оказывает тип фитоценоза. Так, например, в сосняке костянично-разнотравном с дубом в ценопопуляциях *Solidago virgaurea* отсутствуют ювенильные, имматурные и молодые вегетативные особи, а в соснякевейниково-редкотравно-зеленомошном они были обнаружены. С точки зрения автора, такие различия связаны с более медленным развитием особей во втором растительном сообществе.

Таким образом, анализ литературных сведений позволяет заключить, что факторами, определяющими структуру ценопопуляций длиннокорневищных и кистекорневых видов, являются длительность онтогенеза и отдельных онтогенетических состояний, характер взаимоотношений взрослых и молодых особей, наличие и тип вегетативного размножения, а в некоторых случаях его отсутствие, способ возобновления, действие природно-климатических, эколого-ценотических и антропогенных факторов.

В разных эколого-ценотических условиях обитания каждая видовая ценопопуляция характеризуется своим индивидуальным состоянием. На сегодняшний день

предложено различать три состояния ценопопуляций растений (Заугольнова, 1985, 1994; Злобин, 1989, 2009; Заугольнова и др., 1992, 1993):

- пессимальное состояние характеризуется наименьшей величиной всех параметров и является адаптированным к стрессовым условиям существования;

- критическое состояние представляет собой одностороннее нарушение нормального для системы цикла жизнедеятельности, выход из критического состояния возможен лишь при смене условий, в которых оно возникло;

- оптимальное состояние отличается от предыдущих максимальными значениями всех параметров, наилучшим осуществлением функций организма и ценопопуляции.

Для того чтобы оценить отношение растительного организма и ценопопуляции к условиям существования при различной степени фитоценотических взаимодействий предложено определять индивидуальный и популяционный оптимумы. Оптимум, осуществляющийся в конкретных фитоценотических условиях среды, принято называть реальным. При этом стоит иметь в виду, что максимальные оценки для организма и ценопопуляции часто не совпадают, то есть оптимум ценопопуляции достигается в отличных от оптимума организма условиях (Заугольнова, 1985, 1994).

Для полного выявления оптимума популяций необходимо учитывать стабильность их структуры во времени. В связи с этим О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой (2004) проведена попытка объединения всего разнообразия конкретных спектров ценопопуляций в несколько типов, соответствующих их состоянию:

1. Инвазионное состояние – в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда молодые генеративные) особи;

2. Нормальное состояние:

- спектр полночленный; левосторонний, одновершинный и правосторонний. Представлены особи семенного и/или вегетативного происхождения;

- спектр вегетативно-полночленный, представленный только особями вегетативного происхождения;

- прерывистый спектр с большей частью онтогенетических групп;

3. Регрессивное состояние – присутствуют только постгенеративные растения;

4. Состояние, при котором представлены лишь некоторые или одна онтогенетическая группа – фрагментарный спектр.

В настоящем исследовании была использована методика оценки состояния ценопопуляций по комплексу организменных и популяционных признаков, предложенная Л.Б. Заугольной (1994). Поскольку нахождение оптимума по случайно выбранным параметрам или признакам растений невозможно, к выбору признаков подходили с учетом их информативности и силы корреляционного взаимодействия (Заугольнова, 1985; Злобин, 1989; Заугольнова и др., 1993).

Литературные сведения об изучении онтогенетической структуры ценопопуляций *P. vulgaris* немногочисленны, а об оценке состояния ее ценопопуляций вовсе отсутствуют. Онтогенетическая структура вида была исследована Е.С. Закамской и Е.А. Скочиловой (2010) в лесных и луговых сообществах Кировской области и Республики Марий Эл. Как указывают авторы, на данной территории *P. vulgaris* – поликарпическое растение с ползучим эпигеогенным корневищем, чувствительное к условиям освещения.

В лесных фитоценозах в условиях затенения, ценопопуляции вида нормальные, полночленные с абсолютным максимумом на особях имматурной или виргинильной фракций и локальным – на субсенильной. Поскольку во всех ценопопуляциях преобладает прегенеративная фракция, по классификации Л.А. Животовского (2001) они отнесены к молодым. К старым и переходным относятся ценопопуляции, изученные в условиях достаточного освещения луговых сообществ. Среди них могут встречаться как нормальные полночленные, так и неполночленные ценопопуляции. Их спектры либо двухвершинные с максимумами на имматурной и средневозрастной генеративной, виргинильной и старой генеративной или субсенильной группах, либо одновершинные с преобладанием старых генеративных особей.

Самоподдержание ценопопуляций *P. vulgaris* на территории исследования осуществляется семенным и вегетативным способами. Партикуляция начинается в молодом генеративном состоянии с появлением имматурных или виргинильных рамет. У зрелых генеративных особей раметы омоложены до имматурного, виргинильного или молодого генеративного состояний.

По мнению авторов, онтогенетическая структура ценопопуляций *P. vulgaris* зависит от освещенности. Так, доля проростков и ювенильных растений выше в условиях затенения, вероятно, интенсивность семенного размножения увеличивается с уменьшением освещенности.

В Сибири, в Новосибирской области, в лесных и луговых растительных сообществах изучение онтогенетической структуры особей *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы проведено Н.Ю. Курочкиной (2015). Спектры всех изученных ценопопуляций неполночленные, левосторонние с абсолютными максимумами на имматурных, виргинильных или молодых генеративных и локальными – на ювенильных или зрелых генеративных состояниях. По классификации «дельта-омега» ценопопуляции молодые, лишь одна, изученная на деградированном разнотравном лугу, зреющая.

Таким образом, сведения, касающиеся онтогенетической структуры особей *P. vulgaris* скудны, данные о структуре и оценке состояния ценопопуляций вида на территории Хакасии отсутствуют.

7.2 Плотность особей *Prunella vulgaris* в Хакасии

На территории Республики Хакасия в течение вегетационных сезонов 2011–2014 гг. изучено 24 ценопопуляции *P. vulgaris*, из них в 19 ценопопуляциях у особей вида сформирована длиннокорневищная биоморфа, а в 5 – кистекорневая.

Во всех исследованных фитоценозах ценопопуляции *P. vulgaris* характеризуются резким варьированием средних значений экологической плотности особей.

Анализ таблиц 11 и 12 показывает, что средняя плотность особей *P. vulgaris* длиннокорневищной биоморфы в слабонарушенных сообществах колеблется от $45,50 \pm 10,25$ до $121,00 \pm 11,21$ особь/м², в сообществах с интенсивной антропогенной нагрузкой – от $33,40 \pm 5,69$ до $128,00 \pm 14,76$ особь/м², а в несформированных – от $28,80 \pm 5,76$ до $60,00 \pm 2,92$ особь/м². Средняя плотность особей кистекорневой жизненной формы варьирует от $53,00 \pm 7,67$ до $188,50 \pm 29,78$ особь/м². Такие значительные колебания могут быть связаны с эколого-фитоценоотическим окружением и характером субстрата, а также с антропогенными воздействиями, оказываемыми на изученные ценопопуляции. С целью объяснения таких колебаний была предпринята попытка провести сравнение ценопопуляций по плотности особей с использованием методов статистического анализа и выявить сходство и различие между ними.

Таблица 11 – Плотность ценопопуляций *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы

№ ЦП	Плотность, особь/м ²	ДИ**	V***, %	Плотность, ln (n+1)	ДИ	V, %
1	<u>45,50±10,25*</u> 17-74	19,14-71,86	55,21	<u>3,69±0,24</u> 2,89-4,32	3,07-4,32	16,12
2	<u>71,70±29,17</u> 39-159	-21,08-164,58	81,31	<u>4,09±0,33</u> 3,68-5,07	3,04-5,14	16,12
3	<u>95,00±43,01</u> 49-224	-41,88-231,88	90,55	<u>4,33±0,36</u> 3,91-5,42	3,17-5,48	16,81
4	<u>59,60±11,43</u> 21-95	30,27-89,06	46,94	<u>3,98±0,23</u> 3,09-4,56	3,39-4,57	14,06
5	<u>102,00±10,73</u> 82-132	67,84-136,15	21,04	<u>4,62±0,09</u> 4,42-4,89	4,30-4,93	4,32
6	<u>112,70±11,79</u> 83-137	75,22-150,27	20,92	<u>4,71±0,10</u> 4,43-4,93	4,37-5,07	4,66
7	<u>99,50±20,97</u> 49-150	32,74-166,26	42,16	<u>4,53±0,23</u> 3,91-5,02	3,79-5,27	10,29
8	<u>60,50±5,77</u> 33-90	47,44-73,56	30,18	<u>4,07±0,09</u> 3,53-4,51	3,86-4,30	7,56
9	<u>121,00±11,21</u> 97-151	89,87-152,12	20,72	<u>4,78±0,09</u> 4,58-5,02	4,53-5,04	4,31
10	<u>79,50±18,50</u> 43-129	20,61-138,38	46,55	<u>4,31±0,23</u> 3,78-4,87	3,57-5,04	10,72
11	<u>60,00±2,92</u> 53-70	52,49-67,50	11,92	<u>4,10±0,05</u> 3,98-4,26	3,98-4,22	2,84
12	<u>99,50±13,59</u> 75-125	56,22-142,77	27,33	<u>4,58±0,14</u> 4,33-4,84	4,14-5,02	6,00
13	<u>28,80±5,76</u> 9-60	15,58-42,19	59,91	<u>3,22±0,21</u> 2,30-4,11	2,74-3,71	19,59
14	<u>100,50±24,56</u> 64-173	22,32-178,67	48,88	<u>4,54±0,21</u> 4,17-5,16	3,86-5,22	9,40
15	<u>128,00±14,76</u> 94-166	81,01-174,98	23,07	<u>4,84±0,12</u> 4,55-5,12	4,47-5,21	4,82
16	<u>76,50±6,08</u> 62-91	57,12-95,88	15,92	<u>4,34±0,08</u> 4,14-4,52	4,08-4,59	3,68
17	<u>109,00±6,64</u> 96-127	87,85-130,15	12,19	<u>4,69±0,06</u> 4,57-4,71	4,50-4,88	2,55
18	<u>125,50±20,06</u> 82-163	61,66-189,34	31,96	<u>4,79±0,16</u> 4,42-5,09	4,27-5,32	6,85
19	<u>33,40±5,69</u> 19-69	20,53-46,27	53,86	<u>3,43±0,15</u> 2,99-4,25	3,09-3,76	13,57

Примечание – *Над чертой – среднее значение±ошибка среднего значения; под чертой – минимальное значение – максимальное значение плотности на площадках, особь/м²; **доверительный интервал; ***коэффициент вариации. ЦП 1-10 – изучены в слабонарушен-

ных сообществах; ЦП 11 и 13 – изучены в несформированных сообществах; ЦП 12, 14-19 – изучены в сообществах с интенсивной антропогенной нагрузкой.

Таблица 12 – Плотность ценопопуляций *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы

№ ЦП	Плотность, особь/м ²	ДИ	V, %	Плотность, ln (n+1)	ДИ	V, %
20	$\frac{53,00 \pm 7,67}{24-75}$	33,26-72,73	35,48	$\frac{3,92 \pm 0,17}{3,22-4,33}$	3,49-4,35	10,43
21	$\frac{97,25 \pm 11,34}{66-119}$	61,14-133,35	23,33	$\frac{4,56 \pm 0,13}{4,2-4,79}$	4,15-4,97	5,62
22	$\frac{188,50 \pm 29,78}{132-269}$	93,71-283,28	31,60	$\frac{5,21 \pm 0,15}{4,89-5,59}$	4,73-5,68	5,77
23	$\frac{106,30 \pm 18,76}{55-189}$	58,09-154,56	43,22	$\frac{4,60 \pm 0,17}{4,02-5,25}$	4,17-5,03	8,89
24	$\frac{142,00 \pm 23,96}{84-200}$	65,74-218,26	33,75	$\frac{4,91 \pm 0,18}{4,44-5,30}$	4,34-5,48	7,29

Примечание – Обозначения те же, что и в таблице 11.

Для решения подобных задач традиционно может использоваться иерархический кластерный анализ, а также параметрические и непараметрические статистические критерии, выбор которых определяется особенностями экспериментального материала и ограничениями самих критериев (Зайцев, 1984; Шмидт, 1984; Сидоренко, 2003; StatSoft, Inc., 2012).

В связи с тем, что плотность ценопопуляций, оцененная по стандартной методике, оказывается, как правило, сильно завышенной, на начальной стадии исследования все средние значения экологической плотности, а также значения плотности по каждой площадке были приведены к нормальному распределению с помощью преобразования $x = \ln (n+1)$ (Готов, 1998).

Для проведения иерархического кластерного анализа и построения дендрограмм, в графическом виде показывающих близость отдельных объектов и кластеров друг к другу, были использованы данные плотности особей на каждой площадке. При этом в качестве метрики между объектами и группами объектов было выбрано обычное Евклидово расстояние, а в качестве алгоритма кластеризации метод «одиночной связи».

Анализ дендрограмм показал, что количество кластеров в зависимости от выбора того или иного порогового расстояния будет различным. В связи с необходимостью дать более содержательную интерпретацию полученных результатов, для дендрограмм сходства ценопопуляций *P. vulgaris* длиннокорневищной и кистекорневой жизненных форм было выбрано пороговое расстояние равное 75.

Так, на первой дендрограмме (рисунок 25) прослеживается разделение ценопопуляций по плотности особей на 4 кластера.

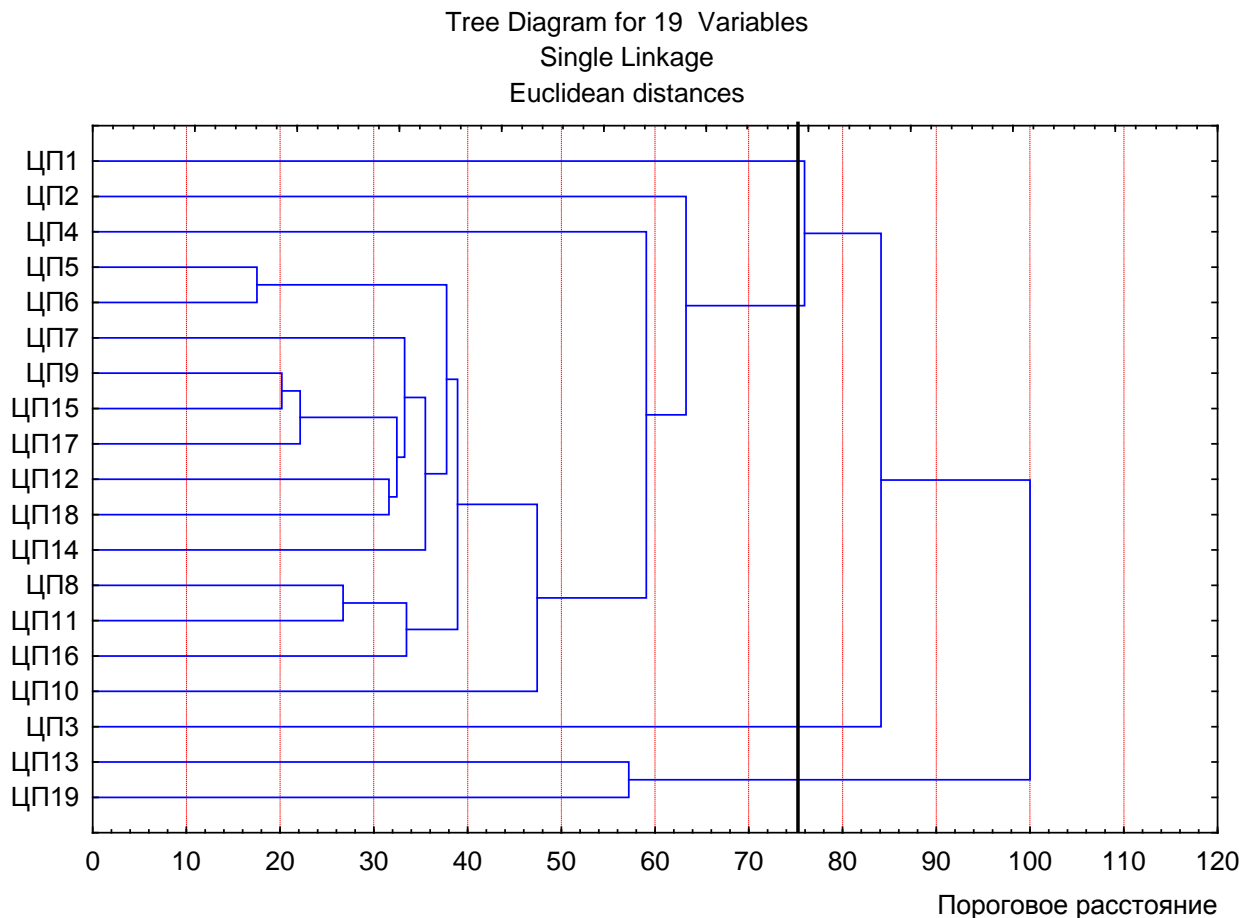


Рисунок 25 – Дендрограмма сходства ценопопуляций *Prunella vulgaris*
длиннокорневищной жизненной формы по плотности

Примечание – По оси X – пороговое расстояние; по оси Y – сравниваемые ценопопуляции.

Первый кластер объединяет между собой ценопопуляции (2, 4-12, 14-18), имеющие минимальное расстояние. Средние значения их экологической плотности, приведенной к нормальному распределению, варьируют в размахе от $3,98 \pm 0,23$ до $4,84 \pm 0,12$ растений на площадке (м^2) или от $59,60 \pm 11,43$ до $128,00 \pm 14,76$ особь/ м^2 . При этом максимальное число особей на одной площадке не превышает 173 особь/ м^2 ,

а минимальное – 21 особь/м². Второй и третий кластеры образованы единичными ценопопуляциями (ЦП 1 и 3). Вероятно, обособлению ЦП 1 способствовали значения плотности, занимающие относительно показателей первого кластера среднее положение ($45,50 \pm 10,25$ особь/м²). Из всех описанных ценопопуляций, ЦП 3, сформировавшая третий кластер, имела самое высокое число особей на одной площадке, оно было равно 224 особь/м², при среднем значении плотности – 95,00 особь/м². Четвертый кластер объединил ценопопуляции (ЦП 13 и 19), имеющие максимальное расстояние и, как следствие, стоящие обособленно относительно 1, 2 и 3 кластеров. Их средние значения плотности были минимальными и составили $28,80 \pm 5,76$ и $33,40 \pm 5,69$ особь/м², соответственно.

На второй дендрограмме (рисунок 26), построенной с использованием плотности особей *P. vulgaris* кистекорневой биоморфы в ценопопуляциях, нами выделено три кластера.

К первому отнесены ценопопуляции 21, 22 и 24 со средними нормальными данными экологической плотности от $4,56 \pm 0,13$ до $5,21 \pm 0,15$ растений на площадке (м²) или от $97,25 \pm 11,34$ до $188,50 \pm 29,78$ особь/м². Их значения на отдельных площадках не опускались ниже 66 особь/м² и не поднимались выше 269 особь/м². Также как и в первой дендрограмме, второй и третий кластеры образованы отдельными ценопопуляциями. Обособленное положение ЦП 20, возможно объяснить самыми низкими из всех пяти ценопопуляций средними значениями экологической плотности, которое составило $53,00 \pm 7,67$ особь/м². А ЦП 23 при казалось бы довольно высоком среднем значении экологической плотности равном $106,30 \pm 18,76$ особь/м² имела площадки, на которых число особей опускалось до 55 особь/м².

Анализ кластеров позволил выявить ряд факторов, влияющих на плотность особей *P. vulgaris* в ценопопуляциях. Главными из них стали: экологические – характер субстрата (плотность, состав, влажность), фитоценотические – общее проективное покрытие (задернованность и закустаренность сообществ), наличие открытых почвенных участков и антропогенные – выпас скота, рекреационная нагрузка. Кроме того, в случае особей длиннокорневищной жизненной формы на показатели плотности влияние оказывает и такая биологическая особенность биоморфы, как вегетативное размножение, происходящее с омоложением.

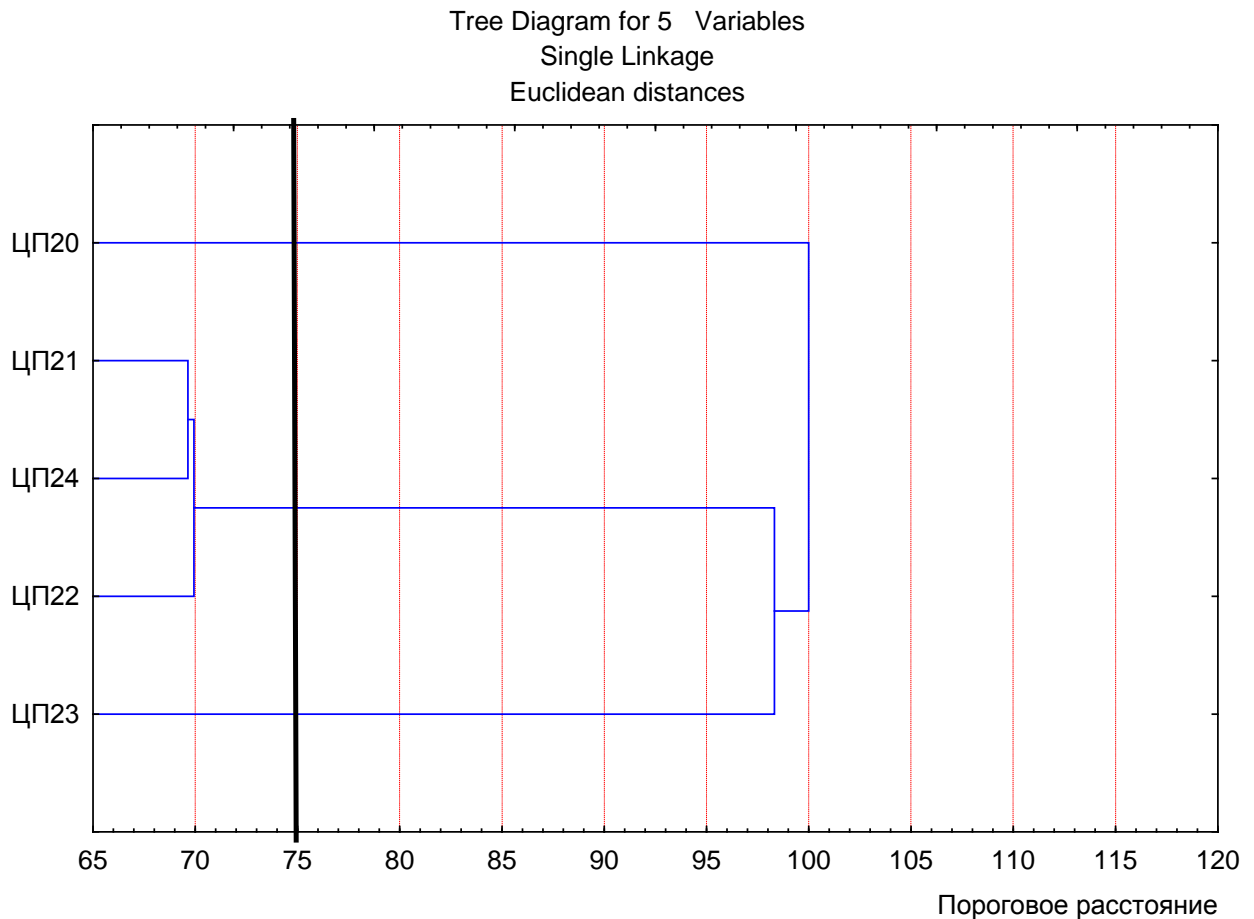


Рисунок 26 – Дендрограмма сходства ценопопуляций *Prunella vulgaris*
кистекорневой жизненной формы по плотности

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 25.

Поскольку каждый из приведенных факторов оказывает большую или меньшую степень влияния на экологическую плотность особей, для сохранения высоких ее показателей важно соблюдение, по крайней мере, двух факторов. Так, например, антропогенная нагрузка отрицательно сказывается на показателях плотности, однако если она и присутствует, но при этом соблюдается ряд других факторов, плотность особей сохраняется. Таким образом, антропогенное влияние, как отрицательный фактор, не всегда занимает главную позицию. То же можно сказать и в отношении других факторов, например, фитоценотического. Наличие открытых почвенных участков приводит к дружному прорастанию семян и, как следствие, к увеличению плотности особей в ценопопуляциях. Отсутствие обнаженного субстрата, но наличие при этом достаточной степени увлажнения и затенения позволяет сохранить плотность на высоком уровне. Таким образом, практически все выявленные факторы взаимозаменя-

мы в конкретных условиях произрастания особей *P. vulgaris*. Обязательным фактором является лишь средняя (но не чрезмерная) степень влажности субстрата. Так, если местонахождение особей характеризуется постоянной излишней влажностью (ЦП 19), происходит быстрое заиливание почвенного субстрата, и даже на открытых участках появление и выживание проростков затруднено. Плагитропные корневища зрелых генеративных особей в подобных условиях быстрее перегнивают, а образующиеся при этом раметы отличаются недолговечностью. Наоборот, низкая степень влажности также отрицательно сказывается на плотности особей. К примеру, в ЦП 13, занимающей открытое ровное солнечное местообитание на щебне-гравийном субстрате, не задерживающем влагу, даже обнаженные выходы почвенного субстрата (до 5 %) не увеличили показатели плотности особей. Подобное неблагоприятное положение ценопопуляций 13 и 19 еще более усугубляется антропогенным воздействием, оказываемым на них. В связи с этим по данным дендрограммы (рисунок 25) они и объединены в четвертый кластер.

Первый кластер дендрограммы сходства ценопопуляций *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы, объединил ценопопуляции с самыми высокими показателями экологической плотности. Однако, если рассматривать средние значения, то объединившиеся ценопопуляции также можно разграничить. Так, четко выделяются ЦП 4, 8 и 11. Они характеризуются более низкой средней экологической плотностью по сравнению с остальными ценопопуляциями. В них она варьирует от $59,60 \pm 11,43$ до $60,50 \pm 5,77$ особей/м². Сложившиеся различия возможно объяснить рядом причин.

Итак, на ЦП 2, 5-10 практически не оказывается антропогенного воздействия, в большинстве своем они находятся в области средней степени влажности. Кроме того, в ЦП 7 и 10 появление молодых семенных и выживание вегетативно возникших особей происходит на открытых почвенных участках, на долю которых приходится до 10 %.

Снижение же плотности особей в ЦП 8 связано с высоким процентом проективного покрытия *Alchemilla vulgaris* (30 %), которая затрудняет появление всходов и расселение особей по территории.

В ЦП 5, находящейся на закустаренном высокотравном лесном лугу, отсутствие обнаженного субстрата компенсировалось условиями затенения, поскольку в сочетании с достаточным увлажнением, затенение приводит к более длительному со-

хранению особей. Противоположная ситуация сложилась в ЦП 4, также располагающейся на закустаренном лугу. В результате ее положения у подножия холма, происходило накопление и застой излишней влаги и, как следствие, снижение плотности особей вследствие их загнивания. Дружному появлению всходов и выживанию особей в ЦП 9 способствовали имеющиеся в данном месте обитания небольшие понижения рельефа, которые дольше сохраняются увлажненными, а также рыхлый почвенный субстрат.

ЦП 11, 12, 14-18 подвержены антропогенному влиянию, в связи с этим необходимо отметить несколько факторов, которые перекрывают это вредное воздействие. Во-первых, как правило, во всех ценопопуляциях влажность сохраняется на достаточном уровне (за счет расположения по берегам рек или в нижней части склонов холмов), за исключением ЦП 11, расположенной на придорожной насыпи щебня. Сохранение влажности в ЦП 18 связано с ее нахождением на боковом скате дороги, по которому после дождей или во время снеготаяния спускаются грязевые потоки. Во-вторых, особи *P. vulgaris* в ЦП 11, 12, 14 и 15 находятся в условиях затенения, которое обеспечивается присутствием в сообществах разных видов, таких как *Tussilago farfara* (ЦП 11), *Abies sibirica*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca pratensis* (ЦП 12), *Spiraea chamaedrifolia* (ЦП 14) и *Picea obovata* (ЦП 15). Но, несмотря на это, быстрое испарение влаги в ЦП 11 все-таки сказывается на снижении среднего и конкретных значений плотности особей. И, наконец, в-третьих, высокая плотность особей в ЦП 12, 14, 16-18 сохраняется также и благодаря наличию открытых почвенных участков (до 12 %), на которых активно расселяются вегетативно возникшие особи, а также может выживать подрост. Но стоит отметить, что некоторое снижение плотности особей в ЦП 16 вызвано степенью задернованности субстрата *Deschampsia caespitosa*, проективное покрытие которой достигает 13 %.

Второй и третий кластеры первой дендрограммы (рисунок 25) включили по одной ценопопуляции. Несмотря на то, что они не были подвержены сильному антропогенному влиянию, средние значения их экологической плотности (ЦП 1), а также значения плотности особей на площадках (ЦП 1 и 3) обнаружили некоторые отклонения от значений плотности ценопопуляций первого кластера. Так, в ЦП 1 были достаточно низкие значения плотности на площадках, они варьировали от 17 до 74 особь/м², соответственно и среднее значение экологической плотности не было высоким

($45,50 \pm 10,25$ особь/м²). Вероятно, снижению плотности особей способствовало расположение ценопопуляции на открытом солнечном месте, высокое общее проективное покрытие (95 %), а также низкая степень влажности, связанная со значительным удалением от водоема (200-205 м от берега реки).

Условия затенения и достаточного увлажнения способствовали появлению максимального значения плотности особей (до 224 особь/м²) на одной из площадок в ЦП 3.

Анализ дендрограммы сходства ценопопуляций особей *P. vulgaris* кистекорневой жизненной формы (рисунок 26) показал наличие трех кластеров. В среднем, значения средней экологической плотности в ЦП 20-24 несколько выше, чем в ценопопуляциях *P. vulgaris* длиннокорневищной биоморфы и не опускаются ниже $53,00 \pm 7,67$ особь/м². Все изученные ценопопуляции в большей или меньшей степени подвержены антропогенному влиянию.

Наибольшие показатели плотности (значения на площадках колебались от 66 до 269 особь/м²) складываются в ЦП 21, 22 и 24, что связано, во-первых, с сохранением средней степени влажности благодаря расположению ценопопуляций в понижениях в нижней части склонов холмов или на зеленомошном покрове (ЦП 21, 24) и вблизи водоемов (ЦП 22), во-вторых, с резким снижением общего проективного покрытия (от 62 до 40 %) и появлением значительных открытых почвенных участков (до 20 %).

Некоторые отклонения значений плотности отмечены в ЦП 23 – до 55 особь/м². Низкую степень влажности в изученном сообществе объясняет некоторая удаленность от водоемов и открытое солнечное местообитание. К тому же песчаный субстрат с крупной галькой приводит к быстрому испарению влаги, и, как следствие, к элиминации молодых особей. Необходимо отметить, что средние значения экологической плотности в данной ценопопуляции выше ($106,30$ особь/м²) чем, например, в ЦП 21 ($97,25$ особь/м²). Объяснить сложившуюся ситуацию возможно только процентом открытых почвенных участков, который выше в ЦП 23 и достигает 18 %.

ЦП 20, образовавшая второй кластер, имеет как самое низкое среднее значение экологической плотности, так и самые низкие значения плотности на всех площадках. Несмотря на то, что она характеризуется средней степенью влажности, ее среднее значение плотности не превышает $53,00 \pm 7,67$ особь/м². В данном случае на плотность особей оказывает влияние присутствие в почве примеси глины, которая значительно

затрудняет проращение особей, а также самое высокое общее проективное покрытие (65 %) со значительным присутствием в ценозе таких злаков, как *Milium effusum* и *Poa pratensis* (5 %), *Phleum pratense* (3 %).

На следующем этапе проведения разделения ценопопуляций было решено проверить правильность выделенных нами кластеров с помощью применения параметрических критериев различий. Однако поскольку в некоторых ценопопуляциях выборка (число площадок) была небольшой, помимо параметрических критериев, были использованы и непараметрические. Для проверки статистических гипотез (H_0 и H_1) выбраны наиболее часто встречающиеся методы решения для независимых выборок – параметрический критерий Стьюдента (t -критерий) и непараметрический метод Манна-Уитни (U -критерий). Условия одновременного их использования обсуждены в работе А.А. Корнеева и А.Н. Кричевца (2011). Авторы рекомендуют в большинстве случаев применять оба метода и при несущественных различиях в результатах принимать решение на их основании.

При применении данных критериев использованы значения плотности особей на каждой площадке, приведенные к нормальному распределению (Приложение К-М). В результате удалось выявить достоверные их различия у особей *P. vulgaris* длиннокорневищной (Приложение К, Л) и кистекорневой (Приложение М) биоморф между разными ценопопуляциями. Оказалось, что в большинстве случаев объединение объектов в кластеры, представленное выше, совпадает с данными, полученными при применении критериев. Если различия между ценопопуляциями были отмечены в кластерном анализе, то и при использовании критериев достоверность их различий подтверждается.

Анализ данных, полученных по двум критериям, показал, что различия между ними несущественны. Так, если по t -критерию Стьюдента сравниваемые ценопопуляции занимают «неопределенное» положение с тенденцией в сторону «зоны значимости», то по U -критерию Манна-Уитни, различия между ними становятся достоверными. Согласно электронному учебнику по статистике StatSoft, Inc. (2012), эти расхождения, вероятно, связаны с объемом выборки, поскольку параметрические методы, являющиеся более чувствительными, подходят для больших выборок.

Таким образом, плотность особей *P. vulgaris* обеих жизненных форм варьирует в широких пределах, что связано с разной степенью оказываемого на ценопопуляции влияния экологических, фитоценоотических и антропогенных факторов.

7.3 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Prunella vulgaris* в Хакасии

1. Длиннокорневищная биоморфа

Онтогенетическая структура всех изученных ценопопуляций имеет один тип спектра: левосторонний. Левосторонние спектры одно- или двухвершинны, абсолютные максимумы, как правило, приходятся на виргинильные особи, в редких случаях на ювенильные или молодые генеративные, локальные – на одну из фракций прегенеративного периода (Приложение Н). Самоподдержание ценопопуляций смешанное, происходит семенным и вегетативным путем.

По соотношению особей разных онтогенетических групп изученные ценопопуляции нормальные, полночленные, а также неполночленные, в связи с тем, что в некоторых из них отсутствуют особи в ювенильном (ЦП 12, 13, 15-19), имматурном (ЦП 17, 19), зрелом (ЦП 14, 18, 19) и старом генеративном (ЦП 3, 6, 8, 10, 12-19), а также субсенильном (ЦП 8, 11, 13, 15, 18, 19) состояниях. В слабонарушенных сообществах ценопопуляции с левосторонним одновершинным онтогенетическим спектром обнаружены на настоящих (ЦП 1, 3, 4, 8, 9) и лесных (ЦП 2, 6) лугах (рисунок 27).

В большинстве случаев изученные ценопопуляции располагались в средней части или у подножий склонов разных экспозиций, а также на первых речных террасах. Общее проективное покрытие в этих сообществах варьирует от 90 % до 98 %, а проективное покрытие *P. vulgaris* не превышает 10 %. Все изученные ценопопуляции характеризуются абсолютным максимумом на виргинильных особях, доля которых колеблется от 39,8 % до 71,3 % (рисунок 27). Преобладание последних обусловлено биологическими особенностями вида. Так, происходящая в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии партикуляция приводит к вегетативному размножению и образованию, помимо омоложенных имматурных и молодых генеративных, значительного числа виргинильных особей вегетативного происхождения (рамет).

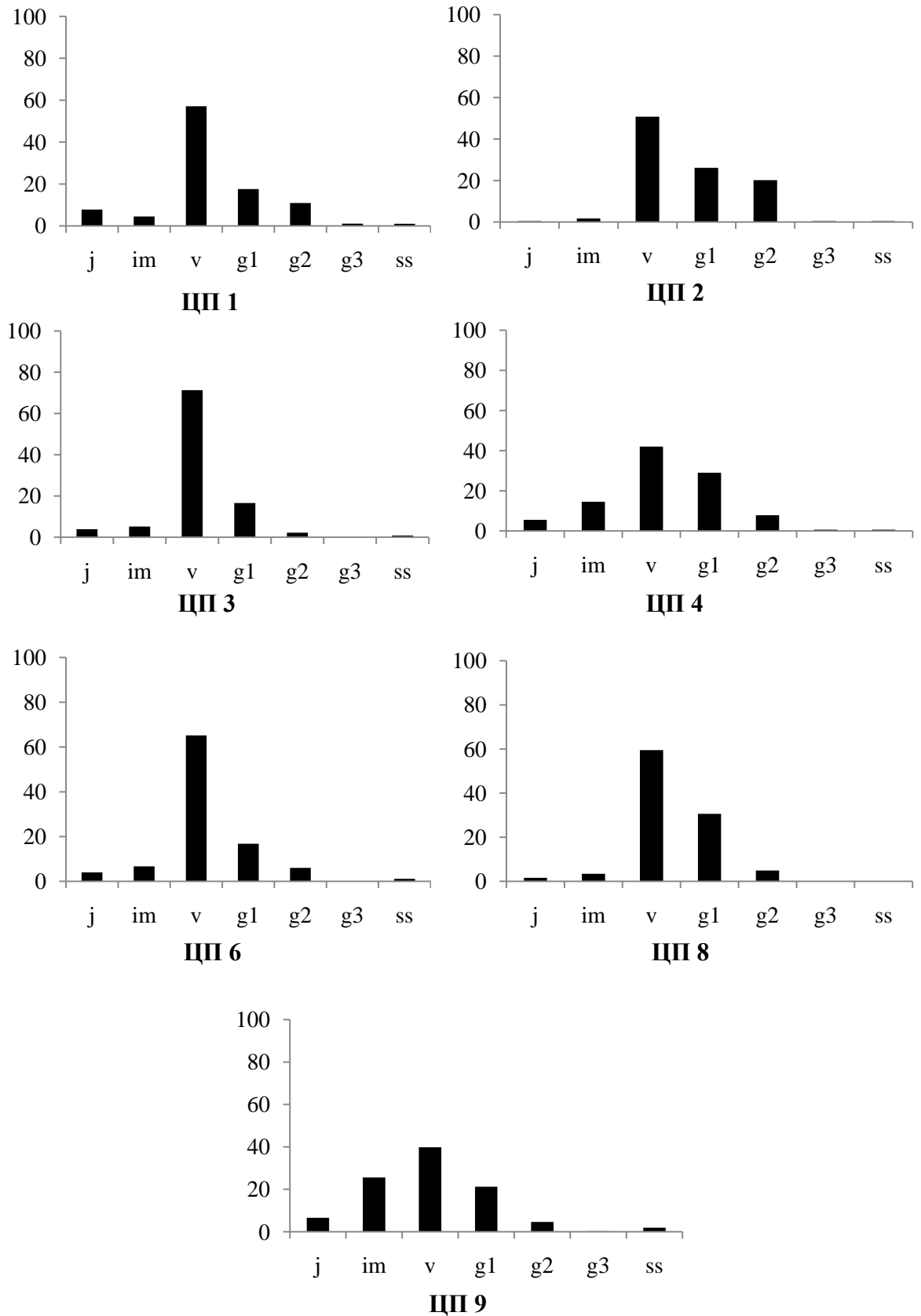


Рисунок 27 – Левосторонний одновёршинный тип спектров ценопопуляций

1-4, 6, 8, 9 *Prunella vulgaris*

Примечание – По оси X – онтогенетическое состояние; по оси Y – число особей, %.

Кроме того, как было указано в гл. 4, пгл. 4.2.1, происходит увеличение длительности виргинильного онтогенетического состояния (до 3 лет), по сравнению с начальными этапами развития (*p-im*), смена которых происходит быстро, в течение одного вегетационного сезона.

Однако иногда в ценопопуляциях, произрастающих в сильно закустаренных высокотравных фитоценозах, наряду с виргинильными (32,1 %) может происходить накопление и молодых генеративных особей (31,8 %), что связано со смешанным способом самоподдержания. Подтверждением этому служит онтогенетический спектр ЦП 5, изученной на закустаренном таволгой высокотравном лесном лугу (рисунок 28).

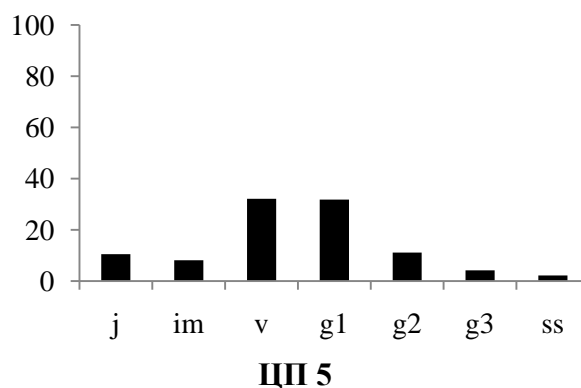


Рисунок 28 – Левосторонний одновёршинный тип спектра ценопопуляции 5

Prunella vulgaris

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 27.

В ЦП 1-6, 8, 9, имматурные растения в основном имеют семенное происхождение, а виргинильные – вегетативное. Соотношение особей семенного и вегетативного происхождения в среднем составило: в имматурном состоянии – 1,9:0,9, в виргинильном – 1:2,3. Однако, несмотря на существование семенного и вегетативного размножений, число особей в ювенильном (0,4-10,5 %) и имматурном (1,7-25,6 %) состояниях в ценопопуляциях небольшое. Вероятно, задернованность сообществ, фитоценотическое давление со стороны сопутствующих видов, а также погодные условия вегетационного сезона тормозят появление всходов и приводят к их гибели (см. гл. 6, пгл. 6.4), что, как следствие, сказывается на плохом семенном возобновлении.

Ценопопуляции с двухвершинным левосторонним онтогенетическим спектром

изучены на настоящих лугах по берегам рек (ЦП 7, 10) в третьей декаде августа (рисунок 29). Как правило, общее проективное покрытие в данных сообществах ниже и может достигать 80 %, проективное покрытие *P. vulgaris* – 8-9 %, на долю открытых почвенных участков приходится 7-10 %. В таких случаях абсолютный и локальный максимумы могут быть как на виргинильных, так и на ювенильных особях. В связи с тем, что при благоприятных условиях всходы у изучаемого вида могут появляться в год рассеивания семян (см. гл. 6, пгл. 6.4), исследование ценопопуляций, проведенное в третьей декаде августа, позволило захватить перешедшие в ювенильное состояние особи.

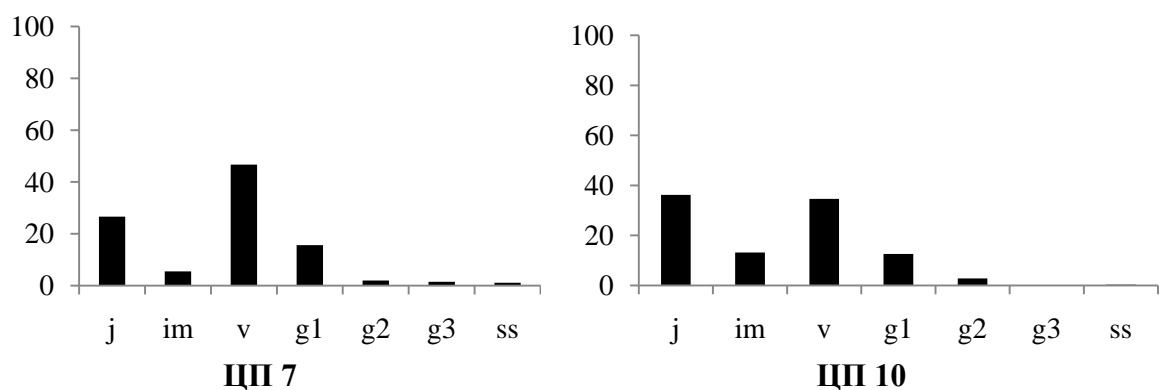


Рисунок 29 – Левосторонний двухвершинный тип спектров ценопопуляций 7, 10
Prunella vulgaris

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 27.

Более влажные условия обитания способствовали равномерному прорастанию семян, а незначительное, но уменьшение проективного покрытия привело к появлению открытых почвенных участков, а значит, к снижению фитоценотического давления со стороны сопутствующих видов и сохранению семенных особей. Это подтверждается соотношением имматурных особей семенного и вегетативного происхождения, которое в среднем составляет 2:1, а также виргинильных – 1,8:1,4 соответственно.

По классификации «дельта-омега» практически все изученные ценопопуляции являются молодыми. Индекс возрастности (Δ) варьирует в них от 0,09 до 0,23, а индекс эффективности (ω) от 0,32 до 0,55 (таблица 13). ЦП 2 за счет высокой доли зрелых генеративных особей (20,2 %) является зреющей ($\Delta = 0,23$; $\omega = 0,62$). Зеленомош-

ный покров в данном фитоценозе способствует сохранению целостности плагиотропных участков корневищ и накоплению зрелых особей.

Таблица 13 – Демографические показатели ценопопуляций 1-10

Prunella vulgaris длиннокорневищной жизненной формы

№ ЦП	Демографические показатели				Тип ЦП (по Животовскому, 2001)
	Δ	ω	I_b	I_{st}	
1	0,18	0,51	0,70	0,010	Молодая
2	0,23	0,62	0,53	0,004	Зреющая
3	0,14	0,46	0,81	0,008	Молодая
4	0,17	0,55	0,62	0,006	-//-**
5	0,23	0,55	0,51	0,022	-//-
6	0,15	0,48	0,76	0,011	-//-
7	0,13	0,38	0,80	0,011	-//-
8	0,17	0,54	0,64	-*	-//-
9	0,15	0,43	0,72	0,019	-//-
10	0,09	0,32	0,84	0,003	-//-

Примечание – *Отсутствие значения; **Повтор.

В несформированных сообществах (ЦП 11 и 13), встреченных либо на придорожных насыпях, образованных щебнем и крупным гравием без примеси песка, либо по обочинам проселочных дорог, онтогенетические спектры ценопопуляций *P. vulgaris* – левосторонние одновершинные (рисунок 30).

В ЦП 11, расположенной на отвале щебня (подвижный субстрат), между камней массово прорастают семена изучаемого вида, что вызывает накопление особей семенного происхождения. Кроме того, каменистый подвижный субстрат и антропогенная нагрузка увеличивают интенсивность вегетативного размножения и, как следствие, накопление особей в имматурном и виргинильном состояниях. Соотношение виргинильных особей семенного и вегетативного происхождения в ЦП 11 в среднем составляет 1:1,5. По классификации «дельта-омега» ЦП 11 является молодой ($\Delta = 0,12$; $\omega = 0,37$) (таблица 14). Ценопопуляция 13, располагавшаяся у обочины дороги рядом со свалкой бытового мусора, отнесена к зреющей ($\Delta = 0,25$; $\omega = 0,66$). Абсолютный максимум приходится на молодые генеративные особи (45,0 %), а локальный – на имматурные (20,0 %) (рисунок 30). Каменистый субстрат (доля камней – 15 %) приводит к образованию свободной экологической ниши за счет снижения числа со-

путствующих видов на участке, и, как следствие, к увеличению молодых особей семенного происхождения. Соотношение имматурных и виргинильных особей семенного и вегетативного происхождения следующее: im (1,7:1) и v (1,3:1). Но, расположение данного участка исследования на открытом солнечном месте обитания с высокой антропогенной нагрузкой оказывает негативное влияние на ювенильные особи и приводит к их быстрой гибели. Кроме того, поскольку переход особей из ювенильного в имматурное онтогенетическое состояние происходит в течение одного вегетационного сезона, объяснить полученные данные можно и одномоментностью сбора,

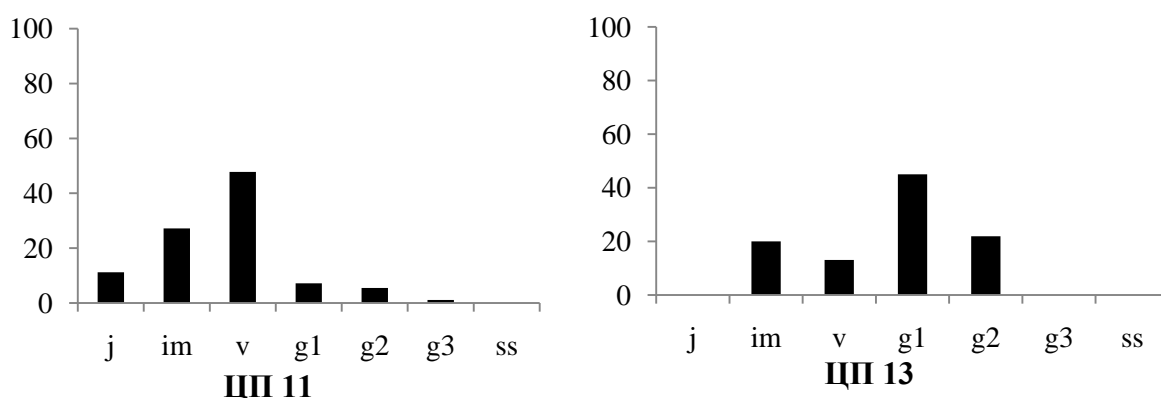


Рисунок 30 – Левосторонний одновершинный тип спектров ценопопуляций 11, 13 *Prunella vulgaris*

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 27.

Таблица 14 – Демографические показатели ценопопуляций 11, 13 *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы

№ ЦП	Демографические показатели				Тип ЦП (по Животовскому, 2001)
	Δ	ω	I_v	$I_{ст}$	
11	0,12	0,37	0,86	-	Молодая
13	0,25	0,66	0,33	-	Зреющая

проведенного во второй половине лета. Абсолютный максимум на молодых генеративных особях обусловлен, во-первых, накоплением особей семенного происхождения, а во-вторых, вегетативного, происходящего за счет особей в зрелом генеративном состоянии.

В сообществах, подверженных интенсивной антропогенной нагрузке, особи *P. vulgaris* встречаются на настоящих (ЦП 12, 14-18) лугах в нижней части склонов,

по берегам рек, обочинам троп на суглинистых почвах. ЦП 19 изучена на настоящем лугу в прирусловой части поймы реки на илистом грунте, она ежегодно затопляется во время весеннего таяния снега, а также после ливневых дождей. В ЦП 12, 14 и 19 хорошо развит кустарниковый ярус.

Как правило, оказываемая на эти сообщества нагрузка не приводит к масштабному уничтожению растений, в основном она проявляется в их измятии, нарушении целостности, особенно высоких генеративных и вегетативных побегов, их поедании.

Разнообразие в онтогенетических спектрах изученных конкретных ценопопуляций также отсутствует, все они левосторонние одновершинные с абсолютным максимумом на виргинильной онтогенетической группе. Общее проективное покрытие в нарушенных сообществах варьирует от 75 % до 85 %. Проективное покрытие вида – от 1 % до 12 %.

Интенсивное антропогенное воздействие приводит к уменьшению сомкнутости травяного покрова вследствие снижения плотности доминирующих злаков и обнажению почвенного субстрата (на открытые почвенные участки может приходиться до 20 %), на котором прорастают семена *P. vulgaris*. Благодаря чему доля имматурных особей семенного происхождения превышает долю особей вегетативного происхождения и в среднем составляет 1,6:0,5. Но высокая антропогенная нагрузка (а в ЦП 14 еще и плотный моховый покров – 30 %) и ежегодные подтопления приводят к быстрой элиминации молодых и еще слабых особей. Вегетативно возникшие особи имматурного онтогенетического состояния также быстро погибают.

Кроме того, в изученных ценопопуляциях отмечалось интенсивное повреждение генеративных побегов (соцветия съедены или обломаны), что также нашло отражение в снижении семенного размножения.

В связи с этим в ценопопуляциях на долю особей ювенильной и имматурной фракций приходится низкий процент (ЦП 12, 14-16, 18) или они вовсе отсутствуют (ЦП 17, 19) (рисунок 31; Приложение Н).

Периодическое вытаптывание изученных растительных сообществ, вследствие выпаса скота и рекреационной нагрузки, приводит к нарушению целостности плагиотропных участков корневищ у особей в зрелом генеративном состоянии и способствует образованию рамет, омоложенных в основном до виргинильного и/или молодого генеративного состояний.

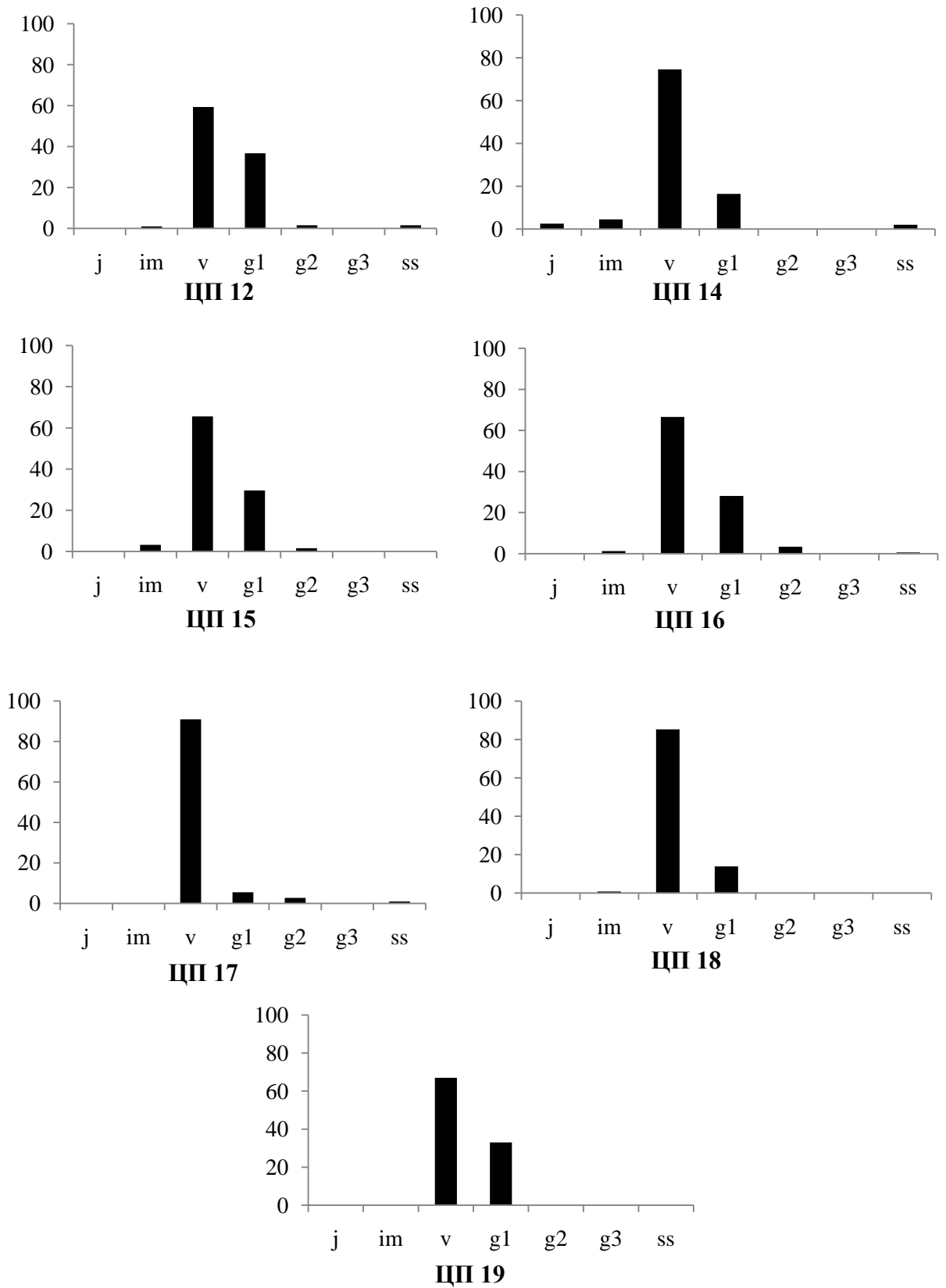


Рисунок 31 – Левосторонний одновершинный тип спектров ценопопуляций
12, 14-19 *Prunella vulgaris*

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 27.

Постоянное повышенное увлажнение в ценопопуляциях, а также периодические затопления ЦП 19 приводят к быстрому перегниванию подземных органов и также увеличивают интенсивность вегетативного размножения. Эти факты подтверждаются и преобладанием в виргинильном онтогенетическом состоянии особей вегетативного происхождения 1:1,7. По классификации «дельта-омега» изученные ценопопуляции молодые ($\Delta = 0,13-0,18$; $\omega = 0,45-0,55$) (таблица 15).

Во всех вышеописанных ценопопуляциях особи в старом генеративном и субсенильном состояниях отсутствуют (ЦП 8, 13, 15, 18, 19) или на их долю приходится низкий процент (ЦП 1-7, 9-12, 14, 16, 17). Вероятно, в характере правой части спектра находят отражение биологические особенности вида, для которого характерно быстрое отмирание особей (условный возраст особей в старом генеративном состоянии – 2, реже 3 года, продолжительность субсенильного состояния – 1 год). Причем антропогенная нагрузка, а также высокое общее проективное покрытие сопутствующих видов в ненарушенных сообществах способствуют ускорению процессов отмирания. Подтверждением этому служат и небольшие показатели индексов старения, варьирующие от 0,003 до 0,022.

Таблица 15 – Демографические показатели ценопопуляций 12,14-19

Prunella vulgaris длиннокорневищной жизненной формы

№ ЦП	Демографические показатели				Тип ЦП (по Животовскому, 2001)
	Δ	ω	Ив	Ист	
12	0,18	0,55	0,60	0,015	Молодая
14	0,14	0,46	0,82	0,020	-//-
15	0,16	0,53	0,68	-	-//-
16	0,17	0,54	0,68	0,006	-//-
17	0,13	0,45	0,91	0,009	-//-
18	0,13	0,47	0,86	-	-//-
19	0,16	0,54	0,67	-	-//-

Сравнение структуры ценопопуляций *P. vulgaris*, изученных в разных эколого-ценотических условиях, позволило построить базовый онтогенетический спектр для ценопопуляций, описанных в слабонарушенных сообществах (рисунок 32). Для ценопопуляций несформированных сообществ и сообществ, подверженных интенсивному

антропогенному влиянию построение базового спектра не представилось возможным вследствие малого их числа (не более 7).

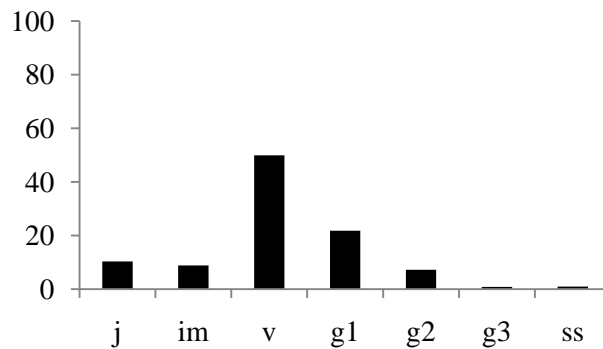


Рисунок 32 – Базовый онтогенетический спектр ценопопуляций *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 27.

Оказалось, что базовый онтогенетический спектр в слабонарушенных сообществах соответствует левостороннему одновершинному типу с пиком на виргинильных особях (49,9 %).

Коэффициент сходства по Л.А. Животовскому (1979) для ценопопуляций слабонарушенных сообществ составляет $R=0,69\pm0,008$; несформированных и подверженных интенсивной антропогенной нагрузке – $R = 0,74\pm0,013$.

Индекс восстановления всех изученных ценопопуляций колеблется от 0,25 до 0,86, достигая в отдельных ценопопуляциях 0,91 (ЦП 17), что говорит о пополнении популяций молодыми особями.

Таким образом, исследованные ценопопуляции *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы нормальные, большинство из них неполночленные. Конкретные ценопопуляции характеризуются левосторонними одновершинными или двухвершинными онтогенетическими спектрами с абсолютным максимумом на ювенильных, виргинильных или молодых генеративных и с локальным на ювенильных (ЦП 7), иматурных (ЦП 13) или виргинильных (ЦП 10) особях. Базовый онтогенетический спектр для ценопопуляций слабонарушенных сообществ левосторонний, одновершинный с пиком на особях в виргинильном онтогенетическом состоянии. Исходя из биологических свойств вида, а именно небольшой продолжительности начальных и конечных этапов онтогенеза (*p-im*; *g3-ss*), увеличения длительности пребывания осо-

бей в ν состоянии до 3 лет, интенсивного вегетативного размножения в зрелом генеративном состоянии, происходящего с образованием омоложенных рамет, смешанного самоподдержания, можно заключить, что характерный спектр ценопопуляций должен быть левосторонним, с пиками на виргинильной или молодой генеративной группах.

2. Кистекорневая биоморфа

Ценопопуляции кистекорневой жизненной формы *P. vulgaris* изучены на лесных (ЦП 20) и настоящих (ЦП 21-24) лугах в нижней или средней частях склонов, в долинах и по берегам рек. Как было указано в гл. 4, пгл. 4.2.1 места нахождения ценопопуляций подверглись сильной трансформации в результате действия абиотических, биотических и антропогенных факторов (разрушение плодородного слоя почвы грязевыми потоками, земляными накопками и пороями животных).

Все сообщества характеризуются песчаным субстратом с примесью крупной гальки, гравия, а иногда и выходами скальных пород, в ЦП 20 отмечена небольшая примесь глины. Общее проективное покрытие варьирует от 40 % до 65 %, проективное покрытие вида – от 2 % до 10 %. На долю камней может приходиться до 35 %, а на оголенные участки почвы до 20 %.

Все исследованные ценопопуляции нормальные, некоторые из них неполночленные (ЦП 20) вследствие отсутствия старых генеративных и субсенильных особей (Приложение П). Самоподдержание ценопопуляций происходит только семенным путем. Как и у особей *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы, онтогенетическая структура кистекорневой биоморфы характеризуется формированием левостороннего одновершинного (ЦП 20-24) спектра (рисунок 33). Абсолютный максимум в них приходится на ювенильные (ЦП 22) или виргинильные (ЦП 20, 21, 23, 24) особи.

В связи с тем, что для *P. vulgaris* характерно весеннее и осеннее появление всходов, изучение ЦП 22 в третьей декаде июня – начале июля позволило захватить большое число молодых, недавно появившихся особей. Кроме того, накоплению растений ювенильной онтогенетической группы способствовал большой процент свободных участков почвы (до 15 %) и достаточная влажность, обеспечивающие дружное прорастание семян. Сбор материала в период цветения особей не позволил нам встретить подрост в остальных ценопопуляциях. Такая особенность вида как быстрое прохождение начальных этапов онтогенеза ювенильными и имматурными особями и

заметное увеличение длительности виргинильного состояния объясняют сложившиеся пики в ЦП 20, 21, 23, 24.

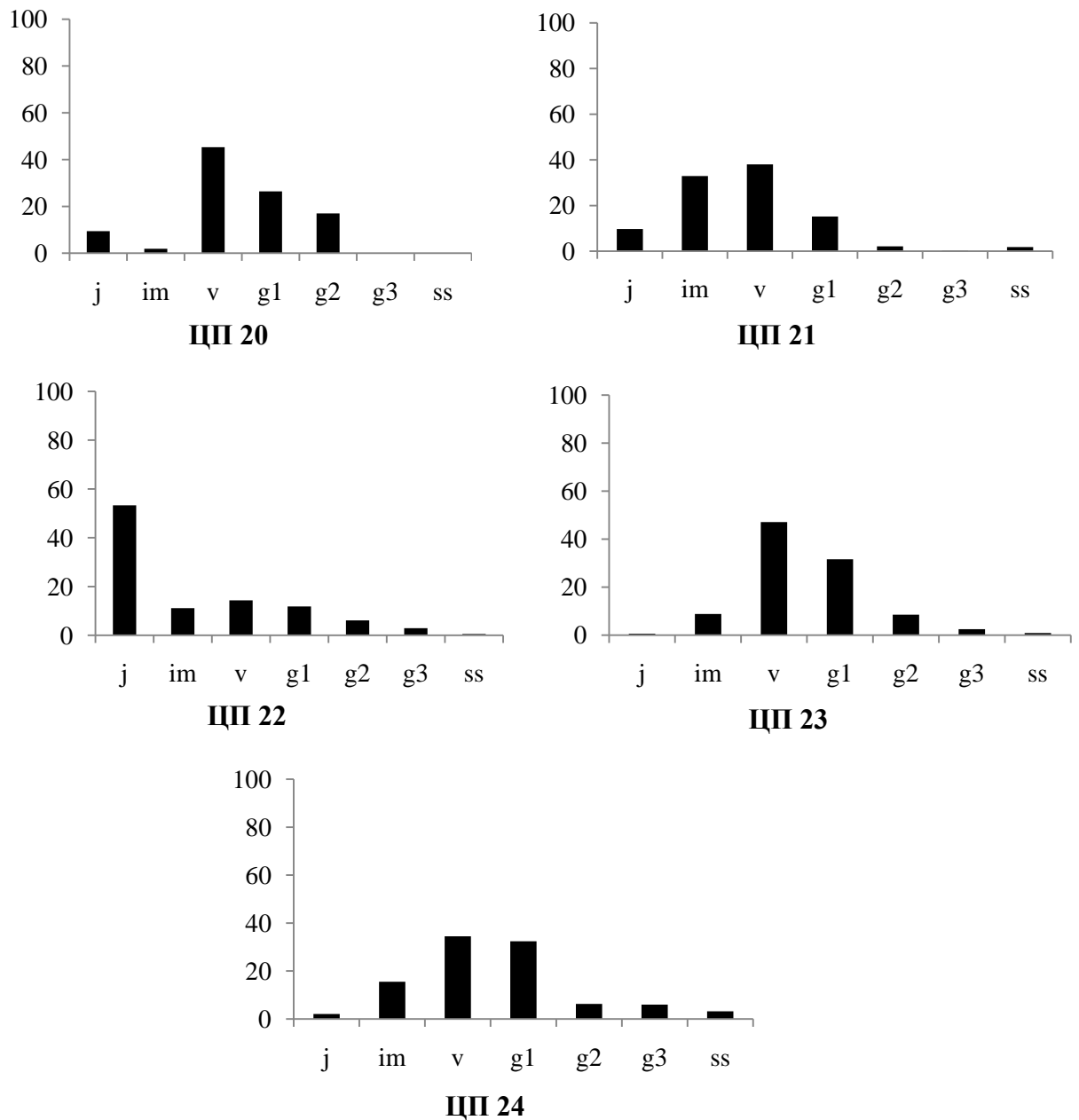


Рисунок 33 – Левосторонний одновершинный тип спектров ценопопуляций 20-24

Prunella vulgaris

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 27.

Кроме того, на накопление виргинильных особей оказывает влияние песчаный субстрат, который способствует быстрой гибели подроста вследствие иссушающего действия солнечных лучей, а также антропогенные влияния (рисунок 33). Стоит предпо-

ложить, что на накопление особей молодой фракции влияние могут оказывать и особи в генеративном состоянии.

Так, в ЦП 20 и 23 число зрелых генеративных особей высокое (17,0 и 8,5 %, соответственно) при этом растений в ювенильном и имматурном состояниях мало (0,6-9,4 %). Вероятно, на бедном питательными веществами песчаном субстрате совместное существование взрослых и молодых особей затруднено. Кроме того и воду, которая необходима для развития молодых особей, быстрее потребляют зрелые растения.

Атмосферные осадки в летний период приводят к созданию и сохранению наиболее влажных условий произрастания в понижениях. Именно благодаря этому в ЦП 21, расположенной в нижней части склона в небольшом овраге, сохраняется высокая доля имматурных особей (32,9 %).

ЦП 24 изучена в средней части склона на настоящем лугу с зеленомошным покровом. Зеленый мох и условия затенения приводят к сохранению молодых генеративных особей и, как следствие, их накоплению.

Правая часть спектров всех изученных ценопопуляций характеризуется небольшой долей старых генеративных (не более 6,0 %) и субсенильных (не более 3,2 %) особей или их отсутствием, что связано с быстрым отмиранием (условный возраст особей 1-2, редко 3 года). Индекс старения не превышает 0,032.

Все изученные ценопопуляции по классификации «дельта-омега» являются молодыми ($\Delta = 0,12-0,23$; $\omega = 0,29-0,57$) (таблица 16). Пополнение популяций подростом хорошее, индекс восстановления варьирует от 0,52 до 0,81. Показатель коэффициента сходства ценопопуляций удовлетворяет требованиям, оценивающим частоту общих морф, и составляет $0,766 \pm 0,012$.

Таким образом, исследование онтогенетической структуры ценопопуляций *P. vulgaris* кистекорневой жизненной формы показало незначительные их различия с таковой у длиннокорневищной биоморфы. Ценопопуляции нормальные, полночленные и неполночленные. Спектры – левосторонние, одновершинные с абсолютным максимумом на виргинильных, реже на ювенильных (ЦП 22) особях. Относительное непостоянство левой части спектра на ювенильных и имматурных особях связано со временем сбора материала в период цветения особей, позволяющего захватить, в лучшем случае, только особи виргинильного и последующих состояний. В связи со сказанным, характерным спектром для особей изучаемого вида кистекорневой жиз-

ненной формы должен быть спектр с абсолютным максимумом на особях ювенильного онтогенетического состояния.

Таблица 16 – Демографические показатели ценопопуляций *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы

№ ЦП	Демографические показатели				Тип ЦП (по Животовскому, 2001)
	Δ	ω	I_v	I_{st}	
20	0,20	0,57	0,56	-	Молодая
21	0,12	0,37	0,81	0,018	-//-
22	0,16	0,29	0,79	0,005	-//-
23	0,21	0,56	0,56	0,009	-//-
24	0,23	0,55	0,52	0,032	-//-

На спектры ценопопуляций особей *P. vulgaris* обеих жизненных форм, наряду с биологическими особенностями вида влияние также оказывают антропогенные воздействия, эколого-фитоценоотическое окружение и метеорологические условия года изучения.

7.4 Оценка состояния ценопопуляций *Prunella vulgaris* в Хакасии

Оценивали состояние ценопопуляций *P. vulgaris* длиннокорневищной (ЦП 1, 2, 4-6, 8, 10) и кистекорневой (ЦП 20-23) жизненных форм. Для исследования выбраны ценопопуляции с учетом их разнообразной эколого-фитоценоотической приуроченности и антропогенной нагрузки.

В качестве организменных признаков были выбраны: число генеративных побегов, высота генеративных побегов, число вегетативных побегов, ПСП зрелого генеративного растения (g_2), биомасса зрелой генеративной особи. Среди популяционных признаков взяты: эффективная плотность ценопопуляции, экологическая плотность особей на 1 м^2 , биомасса особей на 1 м^2 , доля особей в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии, доля особей молодой фракции ($j-im-v$).

При сравнении значений организменных признаков использовали значения с достоверными отличиями по t -критерию Стьюдента (при 95 % уровне значимости) (Приложение Т) и данные, полученные в ходе корреляционного анализа (Приложение Р, С).

1. Длиннокорневищная биоморфа

Высота генеративных побегов достигает максимальных значений (5 баллов) у особей *P. vulgaris*, произрастающих на злаково-манжетковом лесном лугу (ЦП 6). Как правило, на лесных лугах, занимающих освещенные местообитания (средняя высота травяного яруса не превышает 50 см) с достаточным увлажнением и высоким проективным покрытием (ОПП – 95%), высота побегов увеличивается (таблица 17).

Таблица 17 – Балловые оценки величины признаков *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы

№ п/п	Признаки	Баллы				
		I	II	III	IV	V
Организменные						
1	Число генера- тивных побе- гов, шт.	2,4-2,8	2,9-3,4	3,5-3,9	4,0-4,5	4,6-5,1
2	Высота генера- тивных побе- гов, см	16,7-18,6	18,7-20,7	20,8-22,7	22,8-24,8	24,9-26,9
3	Число вегета- тивных побе- гов, шт.	1,9-2,8	2,9-3,8	3,9-4,8	4,9-5,8	5,9-6,8
4	ПСП растения g ₂ , шт./особь	72,9-85,7	85,8-98,6	98,7-111,5	111,6-124,4	124,5-137,3
5	Биомасса рас- тения g ₂ , г	0,5-0,7	0,8-0,9	1,0-1,2	1,3-1,5	1,6-1,7
Популяционные						
1	Эффективная плотность це- нопопуляции	5,9-9,4	9,5-12,9	13,0-16,4	16,5-19,9	20,0-23,4
2	Плотность, особь/м ²	45,5-60,6	60,7-75,8	75,9-91,0	91,1-106,2	106,3-121,4
3	Биомасса рас- тений, особь/м ² г	5,6-9,3	9,4-13,1	13,2-16,8	16,9-20,6	20,7-24,5
4	Доля g ₂ растений, %	2,0-5,6	5,7-9,3	9,4-13,0	13,1-16,8	16,9-20,6
5	Доля j-im-v растений, %	50,7-57,3	57,4-64,1	64,2-70,8	70,9-77,6	77,7-84,4

Средние значения по данному признаку (3 балла) имеют особи, произрастающие на лесных лугах (ЦП 2, 5) в условиях затенения (средняя высота травяного яруса 90-100 см) и достаточной влажности.

На настоящих лугах высота побегов вида снижается. Так, на ежеово-овсяницево-закустаренном (ЦП 4), манжетковом (ЦП 8) и ежевом (ЦП 10) настоящих лугах высота генеративных побегов имеет низкое значение (2 балла), а на пырейном (ЦП 1) - она вовсе минимальна (1 балл).

Высота побегов может быть связана с несколькими причинами: во-первых, с расположением на открытых солнечных местах обитания при значительном удалении от водоемов, или, напротив, в затененных, но чрезмерно увлажненных условиях; во-вторых, с размещением в сильно задернованных сообществах, или, наоборот, в сообществах с более низкими значениями общего проективного покрытия и каменистым субстратом. Обычно некоторые из указанных причин в разных ценопопуляциях объединяются и действуют совместно.

Обнаружена зависимость между числом генеративных и вегетативных побегов. Так, при уменьшении числа генеративных побегов число вегетативных побегов увеличивается, и, наоборот. Как правило, большое число вегетативных побегов развивается на открытых солнечных местообитаниях, что связано с пробуждением всех спящих почек и активной фотосинтезирующей деятельностью.

Так, максимального значения признак «число вегетативных побегов» достигает в ЦП 6, изученной на лесном солнечном лугу, на берегу реки. Средними значениями (3 балла) характеризуются особи, произрастающие на открытых местах обитания, на настоящих лугах (ЦП 1, 10). Однако недостаток влаги в ЦП 1 и высокая доля камней (до 10 %), приводящая к быстрому ее испарению в ЦП 10, приводят к сокращению числа вегетативных побегов. Минимальные значения признака (1 балл) имеют особи в переувлажненных и затененных сообществах (ЦП 4), а также особи в сообществах с сильной задернованностью (ЦП 8, *Alchemilla vulgaris* – 30 %). Вероятно, высокая влажность и конкуренция отрицательно сказываются на активности почек возобновления, тормозят их развитие или приводят к гибели.

В ЦП 2 и 5, в которых у особей число генеративных побегов максимально, число вегетативных побегов, напротив, заметно снижается (2 балла). Вероятно, это связано с большими энергетическими затратами растения, направленными на реализацию цветения.

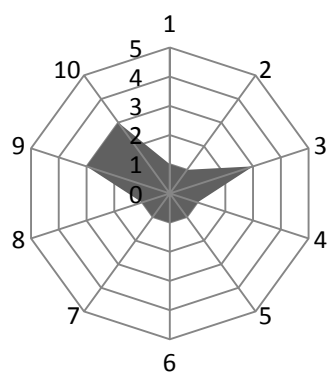
Потенциальная семенная продуктивность особей в зрелом генеративном состоянии имеет достаточно сильную корреляционную связь (в некоторых ценопопуля-

циях до $r = 0,86$) с высотой генеративных побегов (Приложение Р). Так, в условиях, в которых растения имеют максимальное значение признака «высота генеративных побегов», значения ПСП максимальны. В условиях, в которых высота побегов соответствуют 2 и 3 баллам, значения ПСП могут варьировать от 3 до 5 баллов. Минимальные (1 балл) значения ПСП установлены в ЦП 1. Особи этой же ценопопуляции характеризуются минимальной высотой генеративных побегов.

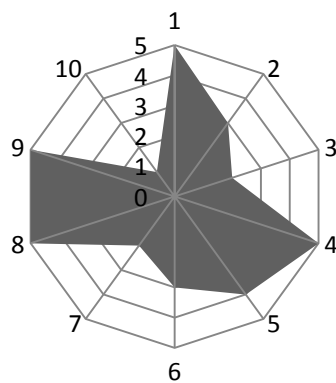
Накопление биомассы особей в различных популяциях осуществляется по-разному. Биомасса растений складывается в основном за счет их надземных частей. В благоприятных условиях обитания активизируется большое число почек возобновления, появляются и сохраняются генеративные и вегетативные побеги и, как следствие, это способствует увеличению биомассы всей особи. Наибольшие значения (3 и 4 балла) биомассы особей g_2 отмечены в ЦП 2, 5, 6, расположенных на лесных лугах. Особи с более низкой биомассой (2 балла) встречаются в ЦП 10, в которой 2 балла достигается за счет среднего значения признака «число вегетативных побегов». Минимальной биомассой (1 балл) обладают зрелые генеративные особи в ЦП 1, 4 и 8 (рисунок 34).

Таким образом, анализ состояния ценопопуляций по организменным признакам показал, что оптимум ценопопуляций *P. vulgaris* находится на мятликово-ежовом (ЦП 2) и злаково-манжетковом (ЦП 6) лесных лугах. Близко к оптимальному состояние особей на закустаренном высокотравном лесном лугу в ЦП 5 (условия затенения). При этом оптимальное состояние особей достигается за счет разных организменных признаков. Так, ЦП 2 характеризуется максимальными значениями (5 баллов) таких признаков, как «число генеративных побегов» и «ПСП растения g_2 », в ЦП 6 максимума достигают – «высота генеративных побегов», «число вегетативных побегов» и «ПСП растения g_2 », в ЦП 5 большинство параметров имеют средние значения, однако признак «число генеративных побегов» максимален.

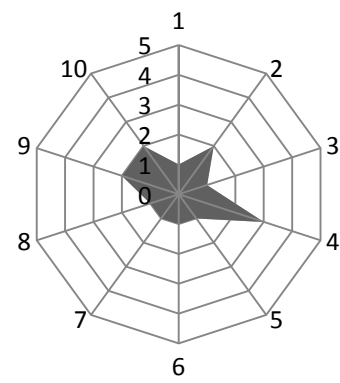
Неблагоприятные условия складываются для особей этого вида в ценопопуляциях 1, 4, 8 и 10.



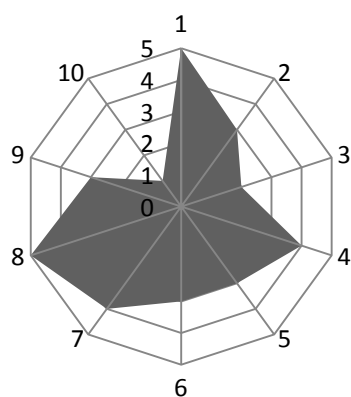
ЦП 1



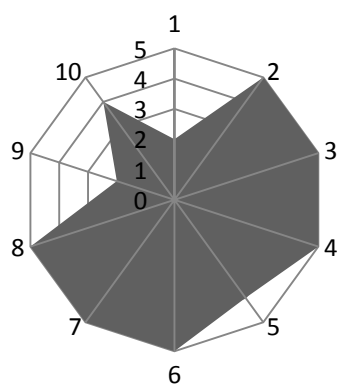
ЦП 2



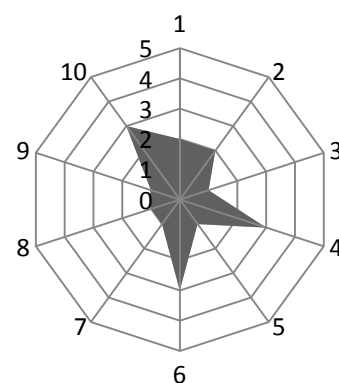
ЦП 4



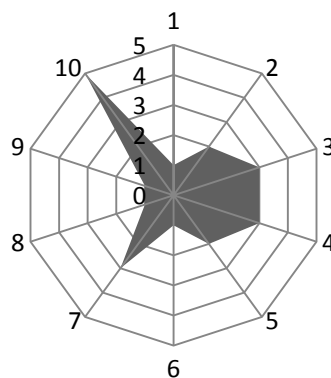
ЦП 5



ЦП 6



ЦП 8



ЦП 10

Рисунок 34 – Оценка состояния ценопопуляций *Prunella vulgaris*
длиннокорневищной жизненной формы (в баллах)

Примечание – **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/м²; 8 – биомасса растений, особь/м²г; 9 – доля g_2

растений, %; 10 – доля j-im-v растений, %. Номера ценопопуляций соответствуют номерам, приведенным в гл. 3., пгл. 3.2.

Анализ состояния ценопопуляций по популяционным признакам показал, что доля особей молодой и зрелой фракций в ценопопуляциях зависит от метеорологических и эколого-фитоценологических условий, а также от особенностей онтогенеза, показателей семенной продуктивности и времени сбора растений. На большинстве полигональных диаграмм (ЦП 2, 5, 6, 8, 10) прослеживается связь между долей молодых и зрелых особей *P. vulgaris*. В тех ценопопуляциях, в которых доля особей молодой фракции низкая или минимальная, доля зрелых особей характеризуется 3-5 баллами, и наоборот (рисунок 34).

Наибольшие показатели (3-5 баллов) молодой фракции растений (j-v) наблюдаются как на настоящих (ЦП 1, 8, 10), так и на лесных лугах (ЦП 6).

Высокие значения в основном складываются за счет виргинильных растений, что, во-первых, объясняется быстрой гибелью ювенильных и имматурных особей, а, во-вторых, непродолжительным пребыванием их в данных онтогенетических состояниях. Кроме того, вегетативное размножение, начинающееся в зрелом генеративном состоянии, приводит к увеличению доли молодых особей, в основном за счет омоложения до виргинильного состояния. Однако в ЦП 10, наоборот, абсолютный максимум приходится на ювенильные особи (36,2 %), а локальный – на виргинильные (34,6 %), что возможно объяснить одномоментностью сбора, а также снижением фитоценотической конкуренции, вследствие появления большего процента открытых почвенных участков (10 %), на которых появляется подрост.

Наименьшие значения (1 балл) доли молодых особей складываются в ЦП 2 и 5. Вероятно, зеленомошный покров и условия затенения препятствуют интенсивному вегетативному размножению и объясняют высокую и среднюю долю зрелых и низкую долю молодых особей в ценопопуляциях.

В ЦП 1 и 4 доля молодых и зрелых особей одинакова и составляет 3 и 2 балла соответственно (рисунок 34). Вероятно, в ЦП 1, занимающей освещенное местообитание, весной происходит дружное прорастание семян, однако резкое повышение температур во второй декаде мая - первой декаде июня (до 30 °С) и недостаток влаги, приводят к гибели молодых особей и, следовательно, уменьшению их доли. Условия

затенения, способствующие длительному сохранению влаги в понижениях в ЦП 4, приводят к быстрой гибели молодых, неокрепших особей вследствие загнивания. Описанные факторы также оказывают влияние и на накопление особей взрослой фракции.

Максимальное (5 баллов) значение признака «биомасса растений» (особь/м²) наблюдается на лесных лугах в ЦП 2, 5 и 6. В ЦП 2 оно объяснимо максимальным значением (5 баллов) доли зрелых особей (g_2), в ЦП 5 – значительной долей взрослых растений (3 балла), а в ЦП 6 высокое значение признака связано с высокой (4 балла) долей особей молодой, а также с небольшой (2 балла) долей особей взрослой фракций.

Высокой и средней плотностью (особь/м²) обладают ЦП 6 (5 баллов) и ЦП 10 (3 балла). Прослеживается следующая закономерность: плотность достигает высоких значений в тех ценопопуляциях, которые характеризуются максимальной (5 баллов) долей молодых особей или одновременно высокой долей молодых (4 балла) и не большой долей взрослых особей (2, 3 балла). Несмотря на крайне низкую (1 балл) долю молодых особей в ЦП 2 и 5, максимальные и средние значения доли зрелых генеративных особей приводят к повышению плотности до 4 баллов в ЦП 5, и не дают ей опуститься ниже 2 баллов в ЦП 2.

Все остальные ценопопуляции по этим признакам характеризуются минимальными (1 балл) значениями, что связано с заметным падением в них доли молодых (до 2, 3 баллов) и взрослых (до 1-3 баллов) особей. В ЦП 10, высокая (5 баллов) доля особей молодой фракции, биомасса которой незначительна, влияние на значение признака «биомасса растений» не оказала.

Растения разных онтогенетических состояний потребляют энергию среды разными темпами, поэтому нагрузка данной популяции на энергетические ресурсы среды зависит не только от плотности, но и от соотношения разных онтогенетических состояний в данной популяции. Эффективная плотность – эквивалентное число растений g_2 с той же нагрузкой на энергетические ресурсы среды, что и сама популяция (Животовский, 2001). Данный признак достигает своего максимального значения (5 баллов) в ЦП 6. Средними значениями эффективной плотности характеризуются ЦП 2, 5 и 8. Минимальные значения признака (1 балл) имеют ЦП 1, 4, 10 (рисунок 34).

Таким образом, оценка состояния изученных ценопопуляций в слабонарушенных сообществах показала, что максимальное значение сумм баллов организменных и популяционных признаков (42 балла) складывается в ЦП 6, изученной на лесном лугу. Несколько ниже сумма баллов (33 и 35 баллов) в ЦП 5 и 2, также исследованных на лесных лугах. Вероятно, именно сообщества лесных лугов являются благоприятными для роста и развития *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы, 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, расположившиеся на пырейном (ЦП 1) и ежево-овсяницево закустаренном (ЦП 4) настоящих лугах. В них выявлены самые низкие показатели суммы баллов (16 и 15 баллов) по организменным и популяционным признакам.

Остальные ценопопуляции, изученные на настоящих лугах, занимают промежуточное положение (18 и 22 балла). Сумма баллов организменных признаков в этих условиях равна популяционным признакам. Высокие и средние баллы приходятся на разные показатели: число вегетативных побегов, потенциальная семенная продуктивность, доля молодой фракции, эффективная плотность ценопопуляции, плотность особей.

Таким образом, лесные луга можно считать реальным оптимумом для вида *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы.

2. Кистекорневая биоморфа

Местообитания *P. vulgaris* кистекорневой жизненной формы характеризуются обедненным песчаным субстратом с примесью крупной гальки и гравия, а иногда и выходами скальных пород. Безусловно, подобные условия обитания вида не лучшим образом отражаются на его состоянии.

Высокое и максимальное значения (4 и 5 баллов) признаков «число генеративных побегов» и «высота генеративных побегов» отмечено в ЦП 20, расположенной на злаково-хвощевом лесном лугу и подверженной слабым антропогенным влияниям (таблица 18). Близость водоема и средние показатели проективного покрытия (ОПП – 65 %) и ветоши (7 %), наличие затенения обеспечивают увлажнение и его сохранение в местах произрастания вида. Кроме того, ежегодное отмирание сопутствующих

видов повышает плодородие песчаного почвенного субстрата. Складывающиеся условия являются благоприятными для сохранения и реализации почек возобновления, а также для роста генеративных побегов.

Таблица 18 – Балловые оценки величины признаков *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы

№ п/п	Признаки	Баллы				
		I	II	III	IV	V
Организменные						
1	Число генеративных побегов, шт.	2,5-2,8	2,9-3,2	3,3-3,6	3,7-4,0	4,1-4,5
2	Высота генеративных побегов, см	8,4-10,9	11,0-13,5	13,6-16,2	16,3-18,8	18,9-21,4
3	Число вегетативных побегов, шт.	2,3-2,8	2,9-3,4	3,5-4,0	4,1-4,6	4,7-5,2
4	ПСП растения g ₂ , шт./особь	72,7-78,4	78,5-84,3	84,4-90,2	90,3-96,1	96,2-102,0
5	Биомасса растения g ₂ , г	0,48-0,68	0,69-0,9	1,0-1,2	1,3-1,5	1,6-1,8
Популяционные						
1	Эффективная плотность ценопопуляции	8,59-10,6	10,7-12,8	12,9-15,0	15,1-17,2	17,3-19,4
2	Плотность, особь/м ²	53,0-80,1	80,2-107,3	107,4-134,5	134,6-161,7	161,8-188,9
3	Биомасса растений, особь/м ² г	4,95-7,72	7,73-10,5	10,6-13,4	13,5-16,3	16,4-19,2
4	Доля g ₂ растений, %	2,1-5,0	5,1-8,1	8,2-11,2	11,3-14,3	14,4-17,4
5	Доля j-im-v растений, %	56,5-61,3	61,4-66,2	66,3-71,1	71,2-76,0	76,1-80,9

ЦП 23 изучена на подорожниковом настоящем лугу, на солнечном ровном месте обитания. Она также подвержена слабым антропогенным влияниям, что приводит к сохранению почек возобновления, снижению интенсивности вегетативного размножения и появлению максимума на признаке «число генеративных побегов». Однако, открытое местообитание и бедность песчаной почвы оказывают значительное отрицательное влияние на активный рост побегов (1 балл).

Значительному антропогенному влиянию (выпас скота, рекреационная нагрузка) подвергаются ЦП 21 и 22, что, в первую очередь, объясняет минимальные значения признаков «число генеративных побегов» и «высота генеративных побегов». Кроме того, в купе с нагрузкой на сохранение и развитие почек возобновления и рост в длину генеративных побегов, влияние оказывают низкое общее проективное покрытие (не более 45 %), а также быстрое испарение влаги с песчаного субстрата.

На полигональных диаграммах (рисунок 35) видно, что в ЦП 20, которая отличается высокими значениями признаков, касающихся генеративных побегов, «число вегетативных побегов» минимально. Напротив, в ЦП 21 и 22, где число и высота генеративных побегов имели низкие баллы, число вегетативных побегов достигает 4 баллов. Расположение вблизи со смешанным лесом и некоторая доля затенения, а также большие энергетические затраты на реализацию генеративных почек приводят к снижению развития вегетативных побегов в ЦП 20. Произрастание на песчаном субстрате вызывает необходимость у растений *P. vulgaris* дополнительно обеспечивать свой организм запасными питательными веществами, которые могут образовываться в ходе активного процесса фотосинтеза. В связи с этим, а также в связи с произрастанием на солнечных местах обитания у особей в ЦП 21, 22 и 23, число вегетативных побегов резко увеличивается.

Несмотря на то, что в ЦП 23 число генеративных и вегетативных побегов на зрелых генеративных особях максимально (5 баллов), все они невысокие, поскольку увлажнение в этом сообществе практически отсутствует. Небольшое количество влаги, которое скапливается в понижениях, довольно быстро испаряется на солнечных открытых местах, что, следовательно, сказывается и на снижении биомассы растений g_2 (1 балл). ПСП генеративных побегов в данной ценопопуляции минимальна и соответствует 1 баллу.

Потенциальная семенная продуктивность особей кистекорневой жизненной формы также как и в случае особей предыдущей биоморфы имеет сильную корреляционную связь ($r = 0,81-0,87$) с высотой генеративных побегов, что и объясняет ее максимальное значение в ЦП 20, где хорошо развиты генеративные побеги. В остальных ценопопуляциях значения ПСП минимальны (1, 2 балла), поскольку высота генеративных побегов небольшая.

Высокие (4 балла) значения биомассы зрелых генеративных особей складываются в ЦП 20 за счет высоты генеративных побегов и их числа. В остальных ценопопуляциях значение признака минимально (1 балл). Максимальных значений этот показатель, в случае особей кистекорневой жизненной формы, не достигает.

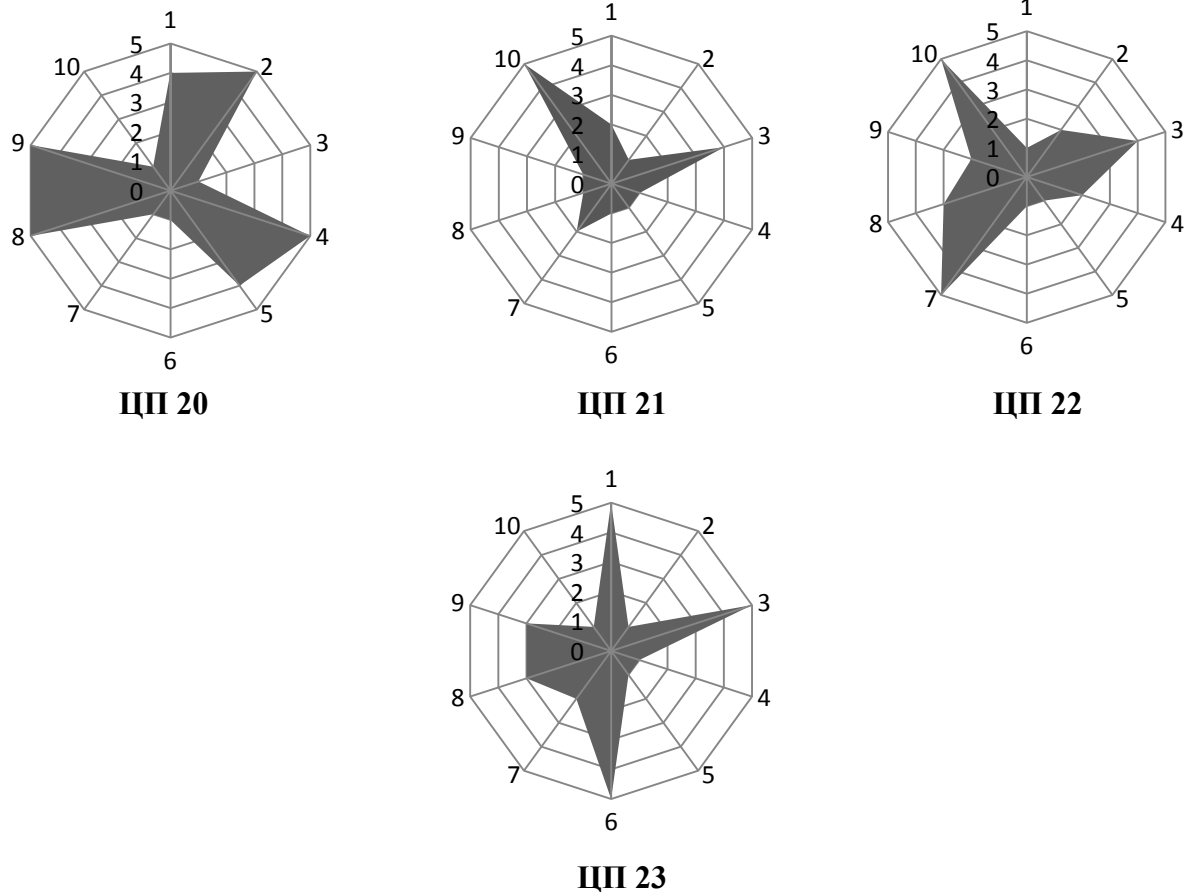


Рисунок 35 – Оценка состояния ценопопуляций *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы (в баллах)

Примечание – Обозначения те же, что и на рисунке 34.

Таким образом, оптимум по организменным признакам находится на злаково-хвощевом лесном лугу (ЦП 20). Неблагоприятные условия складываются для особей вида в ЦП 21-23, несмотря на то, что некоторые параметры имеют средние или даже максимальные значения.

Анализ популяционных признаков показал, что максимальное (5 баллов) значение признака «биомасса растений» (особь/м²г) складывается на лесном лугу в ЦП 20. Высокое значение по этому признаку объяснимо максимальным значением

(5 баллов) доли зрелых особей. Среднее значение (3 балла) данного признака установлено на настоящих лугах в ЦП 22 и 23. В них показатель достигает подобного балла либо за счет максимальной (5 баллов) доли молодой фракции совместно с небольшой (2 балла) долей взрослых особей (ЦП 22), либо за счет среднего (3 балла) значения доли взрослых особей (ЦП 23). ЦП 21 характеризуется минимальным (1 балл) баллом данного признака.

Доля особей молодой и зрелой фракций в ценопопуляциях *P. vulgaris* кисте-корневой жизненной формы, как и в ценопопуляциях длиннокорневищной жизненной формы, зависит от климатических, фитоценологических и экологических условий, а также от нерегулярного семенного возобновления и особенностей онтогенеза особей. Кроме того, значительное влияние оказывает и антропогенное воздействие.

Анализ показал, что максимальные (5 баллов) значения молодой фракции растений (*j-im-v*) наблюдаются на настоящих лугах (ЦП 21, 22). Как правило, высокие значения в основном складываются за счет виргинильных растений, однако в ЦП 22 абсолютный максимум приходится на ювенильные особи. Обнаружить их позволило удачное время сбора материала (третья декада июня-начало июля). На накопление особей ювенильного состояния влияние оказали свободные участки почвы (до 15 %), а также влажность, которые способствовали дружному появлению всходов. Однако быстрое прохождение начальных этапов онтогенеза ювенильными особями, быстрый их переход в имматурное, а затем и в виргинильное состояние, а также заметное увеличение длительности последнего, приводят к образованию абсолютного максимума на виргинильных особях, и, как следствие, обеспечивают максимальное значение признака в ЦП 21. Кроме того, песчаный субстрат и влияние антропогенного фактора также приводят к гибели подроста и накоплению особей в виргинильном онтогенетическом состоянии.

Анализ полигональных диаграмм показал существующую связь между долей молодых и зрелых особей *P. vulgaris*. Так, в ЦП 20 и 23, доля зрелых особей достигает максимальных и средних значений (5 и 3 баллов, соответственно), а доля молодой фракции имеет минимальные значения (1 балл). Вероятно, этот факт также можно объяснить бедностью субстрата, питательных веществ которого не хватает для длительного существования зрелых и молодых особей одновременно. Кроме того и влаги, которая в достаточных количествах необходима для развития молодых особей,

быстрее потребляют более развитые и мощные зрелые растения. Это, а также иссушающее действие солнца (ЦП 23) приводит к быстрой гибели молодых особей и объясняет минимальный балл по этому признаку.

Так же как и в ценопопуляциях особей *P. vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы, высокий процент доли молодой фракции и хотя бы небольшое число взрослых особей приводят к увеличению плотности в ценопопуляциях особей кистекорневой жизненной формы. В связи с этим максимальной плотностью (5 баллов) обладает ЦП 22, в основном за счет большого числа ювенильных, а также зрелых генеративных особей. Низкие значения признака (2 балла) характерны для ценопопуляций, произрастающих на настоящих (ЦП 21, 23) и лесном лугах (ЦП 20 – 1 балл) (рисунк 35). Минимальные значения (1 балл) доли молодых особей, несмотря на максимальные и средние значения особей взрослой фракции (ЦП 20, 23) не приводят к увеличению плотности особей. И, наоборот, максимальные значения доли молодых особей (ЦП 21), но практически полное отсутствие взрослых особей (1 балл) также слабо влияют на значения плотности.

Эффективная плотность имеет максимальное значение (5 баллов) в ЦП 23. Все остальные ценопопуляции характеризуются ее минимальными значениями (1 балл).

Таким образом, оценка состояния изученных ценопопуляций показала, что максимальное значение сумм баллов организменных и популяционных признаков (32 балла) складывается в ЦП 20, произрастающей на лесном лугу. Судя по всему, именно это место обитания является благоприятным для роста и развития особей *P. vulgaris* кистекорневой жизненной формы, поскольку в нем формируется мощная надземная часть растения, наблюдаются максимальные показатели биомассы особей и доли зрелой фракции.

Несколько ниже сумма баллов (26 и 27 баллов, соответственно) в ЦП 22 и 23, расположенных на настоящих лугах, они занимают промежуточное положение. В основном, сумма баллов организменных признаков в этих условиях несколько ниже (на 6 баллов в ЦП 22 и на 1 балл в ЦП 23), популяционные же признаки складываются, как правило, из показателей: доля молодых и зрелых особей, биомасса особей и их плотность, эффективная плотность ценопопуляции.

Самые низкие показатели суммы баллов (19 баллов) выявлены на ежово-очитковом настоящем лугу (ЦП 21), что связано с низкими и минимальными

значениями практически всех организменных и популяционных признаков.

В итоге можно заключить, что так же как в случае особей изучаемого вида длиннокорневищной жизненной формы, для особей кистекорневой биоморфы лесные луга являются реальным оптимумом обитания.

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

В настоящее время для лечения различных болезней все большее значение приобретают БАВ растительного происхождения, обладающие, в сравнении с синтетическими препаратами, меньшим побочным действием (Ботиров и др., 2006). В связи с этим актуальным становится поиск лекарственных растений, обладающих высоким потенциалом приспособления к новым условиям произрастания – условиям культуры (Киселева и др., 1991).

По степени изученности и состоянию практического применения лекарственные растения могут быть подразделены на три группы: эффективные, перспективные и потенциальные. К эффективным относятся виды, используемые в настоящее время в научной медицине в качестве источников лекарственного растительного сырья. Перспективными считаются виды, возможность использования которых доказана, но они не применяются из-за недостаточности сырьевой базы. Потенциальные лекарственные растения – это растения, проявившие какой-либо фармакологический эффект в эксперименте и активно использующиеся в народной медицине (Лекарственные..., 2011).

Своеобразие климатических и экологических условий Хакасии способствует синтезу и накоплению во многих растениях флоры республики повышенного содержания полезных активных веществ. Так, на сегодняшний день для ее территории установлено около 577 видов лекарственных растений (Киселева и др., 1991; Лекарственные..., 2011). Одно из них, *P. vulgaris*, С.В. Водолазовой с соавторами (2011) отнесено к группе потенциальных.

Содержание БАВ может варьировать в разные фенологические фазы развития растений, что следует учитывать при заготовке лекарственного сырья. Кроме того, этот показатель может отличаться у образцов, собранных в естественных условиях произрастания и в условиях интродукции (Минаева, 1978; Киселева и др., 1991; Высочина, 2004; Шалдаева, 2009; Мяделец и др., 2014).

Как было указано в гл. 3, для анализа на содержание основных групп БАВ *P. vulgaris* использовали надземную часть растений, собранных в условиях естествен-

ного 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.

Изучали содержание основных групп БАВ, таких как фенольные соединения (катехины, флавонолы, танины), пектиновые вещества (пектины, протопектины), сапонины и каротиноиды.

Известно, что препараты на основе катехинов, флавонолов и танинов применяются в качестве противовоспалительных, противовирусных, диуретических, тонизирующих, кровоостанавливающих, антифунгальных и гипотензивных средств (Запрометов, 1993; Дикорастущие..., 2001; Биологически..., 2001; Ефремов, 2014). Фенольные соединения способны связывать свободные радикалы, что объясняет их эффективность в терапии пациентов, больных раком. Кроме того, они обладают Р-витаминной и антиоксидантной активностью, укрепляют стенки кровеносных сосудов и способствуют усвоению аскорбиновой кислоты. Танины формируют цвет, вкус и аромат потребляемого продукта (Растительные..., 1985; Бахтенко и др., 2008; Высочина и др., 2013, 2014).

Пектиновые вещества проявляют активность при болезнях органов пищеварения, кожи и ротовой полости. Осуществляют детоксикацию организма, связывая и удаляя токсины и радиоактивные изотопы, участвуют в создании иммунитета. Протопектины служат резервом при образовании пектинов (Махов, 1986; Фроули, 1998; Дикорастущие..., 2001; Растительные..., 2011; Высочина и др., 2013).

Настои и отвары из сапонинсодержащих растений применяются в медицине в качестве отхаркивающих средств при заболеваниях верхних дыхательных путей и бронхов, а также как мочегонные, общеукрепляющие и тонизирующие средства (Анисимов и др., 1980; Махов, 1986; Киселева и др., 1991; Ефремов, 2014).

Каротиноиды, попадая в организм человека и животных, превращаются в ретинол (витамин А). Они влияют на эндокринную и репродуктивную системы, замедляют рост опухолей и ускоряют заживление ран (Никитюк, 1999; Высочина и др., 2014).

Биохимические исследования показали, что надземная часть *P. vulgaris* характеризуется значительным содержанием практически всех исследуемых БАВ (таблица 19).

Таблица 19 – Содержание биологически активных веществ в надземной части *Prunella vulgaris*, %

Фаза развития		Орган*	Флавонолы	Танины	Катехины	Пектины	Протопектины	Сапонины	Каротиноиды**
Интродукция									
Вегетация		Л	0,61	17,95	0,06	2,33	5,46	22,29	106,91
		Ст	0,38	9,65	0,02	0,96	7,87	30,03	23,91
Бутонизация		РП	0,87	22,88	0,03	1,46	7,41	14,78	30,77
		Л	1,07	25,40	0,04	2,49	5,36	16,81	86,66
		Ст	0,20	5,17	0,02	0,81	5,83	13,75	7,70
Начало цветения		РП	1,78	25,09	0,04	1,03	8,44	21,91	14,59
		Л	2,22	22,17	0,06	2,73	6,28	25,96	84,30
		Ст	0,60	5,19	0,03	0,71	8,60	15,92	3,70
Массовое цветение		РП	1,03	12,54	0,04	0,90	7,14	10,33	15,95
		Л	2,41	21,15	0,06	2,18	7,10	17,22	82,22
		Ст	0,41	4,40	0,03	0,49	6,03	11,45	2,66
Окончание цветения и начало плодоношения		РП	0,37	1,71	0,03	0,61	7,36	5,37	4,85
		Л	1,84	23,35	0,06	1,48	5,09	11,70	159,35
		Ст	0,06	4,27	0,02	0,33	4,46	3,10	9,17
Естественные условия произрастания									
ЦП 2	Массовое цветение	РП	0,86	18,03	0,04	1,47	10,05	10,53	21,22
		Л	1,11	28,92	0,06	1,24	7,44	15,79	89,67
		Ст	0,41	8,82	0,02	0,37	6,50	13,81	7,58
ЦП 7	Массовое цветение	РП	0,87	20,43	0,04	0,86	8,82	9,70	23,18
		Л	2,15	29,80	0,06	0,98	7,32	17,95	76,97
		Ст	0,66	10,84	0,03	0,45	8,21	14,45	3,45
ЦП 9	Массовое цветение	РП	1,43	21,91	0,04	0,79	8,35	8,47	25,16
		Л	3,92	35,11	0,06	1,49	10,12	21,91	107,02
		Ст	0,88	9,16	0,03	0,45	7,32	13,51	10,40

Примечание – *РП – репродуктивные органы, Л – листья, Ст – стебли; **содержание каротиноидов, мг%.

В естественных условиях произрастания наибольшим содержанием флавонолов отличаются листья *P. vulgaris*. Наблюдается тенденция повышения содержания флавонолов при увеличении освещенности местообитания. Так, оно наиболее высокое в ЦП 9, расположенной на хорошо освещенном манжетковом настоящем лугу (3,92 %), и уменьшается по мере снижения освещения (в ЦП 7, на разнотравно-злаковом настоящем лугу с видами высокотравья – 2,15 %; и далее в ЦП 2, на мятликово-ежовом лесном лугу – 1,11 %).

Ранее В.Г. Минаевой (1978) в надземной части *P. vulgaris*, собранной в различных пунктах Алтайского (в основном Горный Алтай) и Красноярского краев, были обнаружены флавоноидные соединения в количестве 2,4 мг/г.

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 107,02 мг%). В репродуктивных органах и стеблях их намного меньше (до 25,16 мг% и 10,40 мг%, соответственно). Вероятно, каротиноиды обеспечивают защиту растений от УФ-излучения, преобразовывая энергию УФ-света в видимый свет, защищают от окисления чувствительные ткани, выполняя роль антиоксидантов (Никитюк, 1999).

Итак, в природе, во всех исследованных типах растительных сообществ наибольшим содержанием флавонолов, танинов, катехинов, сапонинов и каротиноидов

отличаются листья растений, пектинов и протопектинов – листья и репродуктивные органы. Содержание фенольных соединений, пектиновых веществ и каротиноидов минимально в стеблях *P. vulgaris*, сапонинов – в репродуктивных органах. Наиболее богаты указанными БАВ растения, собранные в ЦП 9. Они содержат наибольшее количество веществ в листьях. Листья растений, собранных в ЦП 2 и 7, характеризуются более низким содержанием этих БАВ, однако их репродуктивные органы отличаются большим количеством пектинов и протопектинов.

В интродукционном эксперименте накопление тех или иных групп веществ несколько отличается. Максимальное содержание фенольных веществ, пектинов, сапонинов и каротиноидов, так же как в условиях естественного произрастания, отмечено в листьях, протопектинов – в репродуктивных органах или стеблях (таблица 19).

В фазе вегетации *P. vulgaris* листья растений содержат 0,61 % флавонолов. В процессе роста и развития происходит постепенное увеличение количества флавонолов в листьях до 2,22 % (начало цветения) и 2,41 % (массовое цветение). В период окончания цветения и начала плодоношения их содержание снижается до 1,84 %. В репродуктивных органах и стеблях флавонолов меньше, чем в листьях. Наибольшее их количество также отмечено в начале цветения и массовом цветении. Содержание флавонолов в репродуктивных органах не превышает 1,78 % и 1,03 %, в стеблях – 0,60 % и 0,41%, соответственно.

Содержание танинов в течение вегетационного периода *P. vulgaris* изменяется значительно. Максимальное их накопление отмечено в листьях растений в фазу бутонизации (25,40 %). Ко времени массового цветения их количество постепенно снижается до 21,15 %. Некоторый подъем наблюдается к концу вегетации (23,35 %). В репродуктивных органах содержание танинов также высокое: в фазе бутонизации – до 22,88 %, начала цветения – 25,09 %. В стеблях танинов немного – до 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 варьирует от 1,48 % до 2,73 %, достигая наибольшего содержания в фазе начала цветения. В репродуктивных органах и стеблях их количество ниже (0,61-1,46 % и 0,33-0,96 %, соответственно).

Наибольшим количеством протопектинов отличаются репродуктивные органы и стебли растений. Самое высокое содержание протопектинов отмечено в репродуктивных органах и стеблях в фазе начала цветения (8,44 % и 8,60 %, соответственно). 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 количество сапонинов максимально в стеблях (30,03 %), но к началу бутонизации оно снижается. Во время начала цветения содержание сапонинов увеличивается в листьях (до 25,96 %) и репродуктивных органах (до 21,91 %). В репродуктивных органах их количество варьирует в пределах от 5,37 до 21,91 %.

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%), 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.

Сравнительный анализ лекарственного сырья, собранного как в разных местах обитания в природе, так и в условиях культуры, позволяет говорить о некоторых отличиях в содержании биологически активных веществ в фазу массового цветения растений (таблица 19). Так, содержание флавонолов в культурных растениях меньше, чем в растениях из природы (ЦП 9), но практически одинаково с растениями, собранными в ЦП 2 и 7. Количество танинов, протопектинов и каротиноидов выше в дикорастущих растениях, иногда более чем в два раза. В условиях интродукции в надземной массе *P. vulgaris* во время массового цветения наблюдается увеличение содержания пектинов.

Таким образом, в большинстве случаев, 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 (ЦП 9), наименьшее – на лугах мятликово-ежовом лесном (ЦП 2) и разнотравно-злаковом настоящем (ЦП 7). В целом, накопление основных групп БАВ в надземной массе *P. vulgaris* в фазе массового цветения в условиях культуры и при-

роды 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.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ВЫРАЩИВАНИЮ *PRUNELLA VULGARIS*

Изучаемый вид возможно успешно выращивать в лесостепной зоне. Плантации стоит размещать на открытых освещенных участках. Лучшими для посева являются хорошо удобренные почвы среднесуглинистого гранулометрического состава. Вид хорошо развивается на лугово-черноземных почвах.

Лучшим сроком посева является осенний (третья декада октября - первая декада ноября), однако допустим и весенний срок сева (третья декада апреля - первая декада мая). Предпосевная обработка почв заключается в их вспашке, выравнивании, а в случае весеннего сева и увлажнении. Учитывая биологические особенности вида, посев следует осуществлять широкорядным (междурядья – 30-35 см) способом. Плантации двупольные, на первом поле – особи первого года жизни, на втором – второго, для заготовок. *P. vulgaris* относится к мелкосеменным культурам, поэтому глубина заделки эремов не должна превышать 1,0 – 1,5 см. После посева, во избежание их выветривания, эремы достаточно присыпать почвой или опилками и слегка уплотнить верхний слой субстрата. Оптимальной плотностью посева выступает плотность 100 эремов в расчете на 1 погонный метр. При таком посеве вырастает оптимальное число особей, и все они обладают достаточно высокой биомассой. Уход за посевами в первый год жизни заключается в поливе всходов (в случае установления жарких солнечных дней) в течение первых двух-трех недель их жизни, а также в проведении регулярных прополок в рядках и междурядьях, до смыкания рядков. При соблюдении всех вышеуказанных условий, на второй год жизни биологическая продуктивность растений будет максимальной.

В культуре надземную массу *P. vulgaris* целесообразно собирать с периода бутонизации до времени массового цветения включительно, в природе – во время массового цветения.

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-фитоценотических 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 шт. до 160,3 шт., реальная – от 73,6 шт. 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, прорастания 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 ($g_2-3,17 \text{ г/м}^2$). Наибольшей надземной массой отличаются особи второго года вегетации зрелого генеративного онтогенетического состояния ($228,05 \pm 36,05 \text{ г/пог.м}$) 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 особь/м² до 188,5 особь/м² 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 ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова, Л. И. Черноголовка обыкновенная / Л. И. Абрамова // Биологическая флора Московской области. – М.: Аргус, 1996. – Вып. 12. – С. 113–123.

Агафонова, А. А. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова / А. А. Агафонова, Н. И. Шорина, О. В. Смирнова [и др.] // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 224–256.

Акшенцев, Е. В. Поливариантность темпов развития в ценопопуляциях *Trollius europaeus* L. на Южном Урале / Е. В. Акшенцев // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – С. 95–102.

Алеев, Ю. Г. Жизненная форма как система адаптаций / Ю. Г. Алеев // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 90, вып. 3 (6). – С. 462–476.

Алексеева, Л. И. Розмариновая кислота и антиоксидантная активность *Prunella grandiflora* и *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) / Л. И. Алексеева, Е. В. Болотник // Растительный мир Азиатской России. – 2013. – № 1 (11). – С. 121–125.

Алексеев, Ю. Е. Лесные травянистые растения. Биология и охрана: справочник / Ю. Е. Алексеев, М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина. – М.: Агропромиздат, 1988. – 223 с.

Алексеев, Ю. Е. Растительный покров окрестностей Пущина / Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, Н. Г. Прилепский. – Пущино: ОНТИ ПНЦ, 1992. – 177 с.

Алехин, В. В. Методика фитосоциологических (геоботанических) исследований / В. В. Алехин // Методика полевых ботанических исследований. – Вологда: Северный печатник, 1926. – С. 28–119.

Алябышева, Е. А. Проявление функциональной поливариантности онтогенеза у некоторых гелофитов / Е. А. Алябышева // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 203–207.

Андреева, И. И. Побегообразование и ритм сезонного развития одноименных видов в Московской области и на Батумском побережье / И. И. Андреева // Бюл. ГБС. – 1964. – Вып. 54. – С. 9–16.

Анисимов, М. М. О биологической роли тритерпеновых гликозидов / М. М. Анисимов, В. Я. Чирва // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 6, № 3. – С. 351–364.

Анкипович, Е. С. Флора Абаканского хребта: дис. ...канд. биол. наук: 03.00.05 / Евгений Сергеевич Анкипович. – Новосибирск, 1993. – 307 с.

Анкипович, Е. С. Каталог флоры Республики Хакасия / Е. С. Анкипович. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1999. – 74 с.

Анкипович, И. А. Флора Восточного макросклона Кузнецкого Алатау: дис. ...канд. биол. наук: 03.00.05 / Ирина Алексеевна Анкипович. – Новосибирск, 1997. – 288 с.

Артюшенко, З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод / З. Т. Артюшенко, Ал. А. Федоров. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.

Асташенков, А. Ю. Состояние ценопопуляций *Bupleurum multinerve* DC. в различных условиях Хакасии и Алтая / А. Ю. Асташенков, В. А. Черемушкина // Растительный мир Азиатской России. – 2009. – № 1 (3). – С. 94–99.

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.

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: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 250–252.

Барыкина, Р. П. Калужница болотная / Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во «Гриф и К^о», 2000. – Вып. 14. – С. 87–100.

Басаргин, Е. А. Онтогенез лапчатки двувильчатой (*Potentilla bifurca* L.) / Е. А. Басаргин, В. Н. Годин // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2004. – Т. IV. – С. 174–177.

Бахтенко, Е. Ю. Многообразие вторичных метаболитов высших растений: учебное пособие / Е. Ю. Бахтенко, П. Б. Курапов. – Вологда: ВГПУ, 2008. – 266 с.

Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман; отв. ред. Г. И. Галазий. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1974. – 156 с.

Беликов, В. В. Методы анализа флавоноидных соединений / В. В. Беликов, М. С. Шрайбер // Фармация. – 1970. – № 1. – С. 66–72.

Белянина, Н. Б. Ритм сезонного развития растений и растительных сообществ южного склона Крымских гор / Н. Б. Белянина // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1962. – Т. LXVII, № 5. – С. 90–104.

Биологически активные вещества растительного происхождения: в 3 т. / Б. Н. Головкин, Р. Н. Руденская, И. А. Трофимова, А. И. Шретер; отв. ред. В. Ф. Семихов. – М.: Наука, 2001. – Т. 1. А-К. – 350 с.

Бобров, Ю. А. Грушанковые России / Ю. А. Бобров. – Киров: Изд-во Вятского государственного гуманитарного университета, 2009. – 130 с.

Болотник, Е. В. Морфологическая изменчивость и содержание фенольных соединений у *Prunella vulgaris* и *P. grandiflora* (Lamiaceae) на Среднем Урале / Е. В. Болотник, Л. И. Алексеева, С. И. Неуймин // Растительные ресурсы. – 2013. – Т. 49, вып. 2. – С. 153–163.

Борисова, А. Г. Черноголовка – *Prunella* L. / А. Г. Борисова // Флора СССР. – М., Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1954. – Т. XX. – С. 494–498.

Борисова, И. В. Сезонная динамика растительного сообщества / И. В. Борисова // Полевая геоботаника. Под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. – Л.: Наука, 1972. – Т. IV. – С. 5–94.

Борисова, М. А. Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области / М. А. Борисова // Вопросы биологии растений. – М.: Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1960. – Т. LVII, вып. 4. – С. 107–136.

Борисова-Гуленкова, М. А. Ритм сезонного развития растений луговой степи / М. А. Борисова-Гуленкова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1960. – Т. 65, вып. 6. – С. 78–91.

Боронникова, С. В. Семенная продуктивность некоторых видов сем. *Campanulaceae* (Пермская область) / С. В. Боронникова // Растительные ресурсы. – 1999. – Т. 35, вып. 2. – С. 43–48.

Ботиров, Э. Х. Химическое исследование флавоноидов некоторых и пищевых растений / Э. Х. Ботиров, А. А. Дренин, А. В. Макарова // Химия растительного сырья. – 2006. – № 1. – С. 45–48.

Буданцев, А. Л. Содержание розмариновой кислоты в листьях некоторых видов семейств *Lamiaceae* и *Boraginaceae* / А. Л. Буданцев, А. Л. Шаварда, Н. А. Медведева, Н. В. Петрова, А. В. Леострин // Растительные ресурсы. – 2015. – Вып. 1. – С. 105–116.

Быченникова, Н. К. Черноголовка – *Prunella L.* / Н. К. Быченникова // Флора Красноярского края. Ред. В. В. Ревердатто, Л. П. Сергиевская. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1965. – Вып. III и IX. – С. 159.

Вайнагий, И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea L.* / И. В. Вайнагий // Растительные ресурсы. – 1973. – Т. 9, вып. 2. – С. 287–296.

Вайнагий, И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И. В. Вайнагий // Бот. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826–831.

Вайнагий, И. В. Методика определения семенной продуктивности представителей семейства Лютиковых / И. В. Вайнагий // Бюл. ГБС. – 1990. – Вып. 155. – С. 86–90.

Василевич, В. И. Влажные разнотравные луга северо-запада Европейской России / В. И. Василевич // Бот. журн. – 2006. – Т. 91, № 9. – С. 1313–1328.

Василевич, В. И. Травяные мезофильные сосняки Европейской России / В. И. Василевич, Т. В. Бибикова // Бот. журн. – 2011. – Т. 96, № 8. – С. 993–1005.

Викторов, В. П. Род Колокольчик / В. П. Викторов // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во «Гриф и К^о», 2000. – Вып. 14. – С. 181–211.

Воронцова, Л. И. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л. И. Воронцова, Л. Б. Заугольнова // Журн. общ. биологии. – 1978. – Т. XXXIX, № 4. – С. 555–562.

Водолазова, С. В. Антимикробная активность эфирных масел и водных извлечений из лекарственных растений Хакасии / С. В. Водолазова, М. А. Мяделец, М. Р. Карпова, Ю. В. Саранчина // Сибирский медицинский журнал (Томск). – 2011. – Т. 26, № 2. – С. 54–58.

Воеводина, Г. П. Курагинский район / Г. П. Воеводина // Энциклопедия Красноярского края. Юг. – Красноярск: Изд-во «Буква С», 2008. – С. 376–388.

Воскресенская, О. Л. Некоторые эколого-физиологические механизмы адаптаций в онтогенезе однолетних растений / О. Л. Воскресенская // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – С. 77–86.

Воскресенский, С. С. Геоморфология Сибири (курс лекций). Плоскогорья и низменности Восточной Сибири. Горы Южной Сибири: монография / С. С. Воскресенский; под ред. Н. И. Маккавеева. – М.: МГУ им. М. В. Ломоносова, 1957. – 315 с.

Высочина, Г. И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства Гречишных / Г. И. Высочина; отв. ред. Л. И. Малышев. – Новосибирск: Наука, 2004. – 240 с.

Высочина, Г. И. Динамика содержания биологически активных веществ в *Matteuccia struthiopteris* (*Onocleaceae*) в течение вегетационного периода / Г. И. Высочина, Т. А. Кукушкина, Э. А. Ершова // Растительный мир Азиатской России. – 2013. – № 2(12). – С. 109–114.

Высочина, Г. И. Динамика накопления биологически активных веществ в растениях *Filipendula ulmaria* и *F. denudata* / Г. И. Высочина, Т. А. Кукушкина, Е. С. Васфилова, Т. М. Шалдаева // Вестник НГУ. Серия: Биология, клиническая медицина. – 2014. – Т. 12, вып. 3. – С. 25–30.

Гавлина, Г. Б. Климат Хакасии / Г. Б. Гавлина // Тр. Южно-Енисейской комплексной экспедиции. Природные условия и сельское хозяйство Хакасской автономной области. – М.: Изд-во Академии Наук СССР, 1954. – Вып. 2. – С. 21–29.

Галенковская, Л. С. Конспект флоры участка «Малый Абакан» заповедника «Хакасский» / Л. С. Галенковская // Научные труды заповедника «Хакасский». – Абакан, 2004. – С. 39–80.

Гатцук, Л. Е. Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка / Л. Е. Гатцук // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 52–80.

Глотов, Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н. В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. I. – С. 146–149.

Голубев, В. Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией / В. Н. Голубев // Бот. журн. – 1959. – Т. 44, № 12. – С. 1704–1716.

Голубев, В. Н. К эколого-морфологической характеристике жизненных форм травянистых растений лесостепи Западной Сибири / В. Н. Голубев // Бот. журн. – 1960. – Т. 45, № 7. – С. 979–995.

Голубев, В. Н. К морфолого-генетической характеристике ползучих растений / В. Н. Голубев // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1961. – Т. LXVI, № 4. – С. 53–65.

Голубев, В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Биоморфология подземных органов / В. Н. Голубев // Тр. Центр.-Черноз. государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина. – Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1962. – Ч. I, вып. VII. – 512 с.

Голубев, В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи / В. Н. Голубев. – М.: Наука, 1965. – 287 с.

Голубев, В. Н. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии / В. Н. Голубев // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 8. – С. 1085–1093.

Голубев, В. Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений / В. Н. Голубев // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1972. – Т. 77, вып. 6. – С. 72–80.

Градобоев, Н. Д. Природные условия и почвенный покров левобережной части Минусинской впадины / Н. Д. Градобоев // Тр. Южно-Енисейской комплексной экспедиции. Почвы Минусинской впадины. – М.: Изд-во Академии Наук СССР, 1954. – Вып. 3. – С. 7–183.

Григорьев, Ю. С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофитизации высших растений / Ю. С. Григорьев. Отв. ред. В. Ф. Купревич. – М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1955. – 160 с.

Грубов, В. И. Определитель сосудистых растений Монголии / В. И. Грубов. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1982. – 442 с.

Гуленкова, М. А. Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у чины гороховидной (*Lathyrus pisiformis* L.) / М. А. Гуленкова // Морфология высших растений. – М.: Наука, 1968. – С. 128–141.

Гуреева, И. И. Растительность островных приенисейских степей / И. И. Гуреева, В. И. Курбатский // Флора островных приенисейских степей. Сосудистые растения. – Томск: Изд-во Томского университета, 2002. – С. 24–36.

Денисова, Г. М. Побегообразование и сезонное развитие некоторых злаков на поемных лугах низовий Северной Двины / Г. М. Денисова // Вопросы биологии растений. – М.: Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1960а. – Т. LVII, вып. 4. – С. 41–85.

Денисова, Г. М. Ритм сезонного развития луговых растений низовий Северной Двины / Г. М. Денисова // Вопросы биологии растений. – М.: Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1960б. – Т. LVII, вып. 4. – С. 87–106.

Денисова, Г. Р. Морфогенез некоторых сибирских видов рода *Dracosephalum* L. (*Lamiaceae*) / Г. Р. Денисова // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2009. – Т. 1. – С. 151–153.

Дервиз-Соколова, Т. Г. Об определении жизненной формы растений / Т. Г. Дервиз-Соколова // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1981. – № 12. – С. 62–68.

Дикорастущие полезные растения России / Под ред. А. Л. Буданцева, Е. Е. Лесиовской. – СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. – 663 с.

Дмитрук, С. И. Технологические факторы и фармакологические свойства экстракта *Prunella vulgaris* L. / С. И. Дмитрук, С. Е. Дмитрук // Бюллетень СО РАМН. – 2001. – №3(101). – С. 36–39.

Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

Дуктова, Н. А. Заготовка лекарственного растительного сырья: учебно-методическое пособие / Н. А. Дуктова. – Горки: Белорусская государственная с.-х. акад., 2010. – 60 с.

Егорова, В. Н. Динамика видового состава и спектров жизненных форм флоры поймы реки Оки в ходе естественных и антропогенных сукцессий / В. Н. Егорова // Бот. журн. – 2004. – Т. 89, № 6. – С. 957–973.

Ермакова, И. М. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах / И. М. Ермакова, Л. А. Жукова // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985а. – С. 110–126.

Ермакова, И. М. Динамичность и устойчивость видовых ценопопуляций на естественных лугах Калужской области / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985б. – С. 63–82.

Ермакова, И. М. Мытник Кауфмана / И. М. Ермакова // Биологическая флора Московской области. – М.: Аргус, 1996. – Вып. 12. – С. 124–139.

Ермакова, И. М. Жизненные формы растений пойменных лугов / И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2009. – Т. 1. – С. 167–170.

Ермаков, Н. Б. Флористическая классификация мезофильных травяных лесов Южной Сибири / Н. Б. Ермаков, А. Ю. Королук, Н. Н. Лашинский (мл.). – Новосибирск: Препринт, 1991. – 96 с.

Ермаков, Н. Б. Анализ состава ценофлор континентальных гемибореальных лесов Северной Азии / Н. Б. Ермаков // Turczaninowia. – 2006. – 9 (4). – С. 5–92.

Ефремов, А. П. Лекарственные растения и грибы средней полосы России: Полный атлас-определитель / А. П. Ефремов. – М.: Фитон XXI века, 2014. – 504 с.

Животовский, Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам / Л. А. Животовский // Журн. общ. биологии. – 1979. – № 4. – С. 587–602.

Животовский, Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

Жукова, Л. А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. (Poaceae) / Л. А. Жукова // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, № 4. – С. 525–540.

Жукова, Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений / Л. А. Жукова // Журн. общ. биологии. – 1983а. – Т. XLIV, № 3. – С. 361–374.

Жукова, Л. А. Подорожник большой / Л. А. Жукова // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Московского университета, 1983б. – Вып. 7. – С. 188–197.

Жукова, Л. А. Влияние гербицидов на возрастной состав ценопопуляций подорожника большого / Л. А. Жукова, О. А. Шейпак // Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях. – М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1985а. – С. 3–25.

Жукова, Л. А. Заключение / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985б. – С. 187–196.

Жукова, Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах / Л. А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 9–19.

Жукова, Л. А. Элементы популяций и их дифференциация / Л. А. Жукова, О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – С. 13–33.

Жукова, Л. А. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок / Л. А. Жукова, А. С. Комаров // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1991. – № 8 (332). – С. 51–66.

Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК, Ланар, 1995. – 224 с.

Жукова, Л. А. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках / Л. А. Жукова, Э. В. Шестакова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1995. – Т. 100, вып. 3. – С. 95–101.

Жукова, Л. А. Онтогенез подорожника большого (*Plantago major* L.) / Л. А. Жукова, Н. В. Глотов, С. В. Балахонов, Н. В. Ившин, Т. К. Пигулевская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 1997. – С. 121–132.

Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169–176.

Жукова, Л. А. Онтогенез лютика едкого (*Ranunculus acris* L.) / Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2004. – Т. IV. – С. 126–129.

Жукова, Л. А. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы / Л. А. Жукова // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – С. 7–32.

Жукова, Л. А. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы / Л. А. Жукова // Современные подходы к описанию структуры растения. – Киров: ООО «Лобань», 2008. – С. 240–260.

Жукова, Л. А. Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований / Л. А. Жукова // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 91–104.

Зайцев, В. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / В. Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.

Закамская, Е. С. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.) / Е. С. Закамская, Е. А. Скочилова, А. В. Николаев // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2004. – Т. IV. – С. 149–152.

Закамская, Е. С. Характеристика ценопопуляций *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) / Е. С. Закамская, Е. А. Скочилова // Растительные ресурсы, 2010. – Вып. 4. – С. 55–63.

Закамская, Е. С. Онтогенез черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.) (короткокорневищная жизненная форма) / Е. С. Закамская, Е. А. Скочилова, А. В. Николаев // Онтогенетический атлас растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2013. – Т. VII. – С. 285–288.

Запрометов, М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях / М. Н. Запрометов. – М.: Наука, 1993. – 271 с.

Заугольнова, Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams.) / Л. Б. Заугольнова // Бот. журн. – 1976. – Т. 61, № 2. – С. 187–196.

Заугольнова, Л. Б. Неоднородность особей в пределах ценопопуляций по некоторым признакам экобиоморфы / Л. Б. Заугольнова, Т. Д. Михайлов,

Е. А. Просвирина // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 61–70.

Заугольнова, Л. Б. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Журн. общ. биологии. – 1978. – Т. XXXIX, № 6. – С. 849–858.

Заугольнова, Л. Б. Понятие оптимумов у растений / Л. Б. Заугольнова // Журн. общ. биологии. – 1985. – Т. 46, № 4. – С. 444–456.

Заугольнова, Л. Б. Самоподдержание популяций у растений / Л. Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – С. 33–64.

Заугольнова, Л. Б. Популяция как система надорганизменного уровня / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988а. – С. 5–12.

Заугольнова, Л. Б. Структура ценопопуляций. Возрастная структура / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988б. – С. 64–71.

Заугольнова, Л. Б. Организация популяций растений в зависимости от условий среды и антропогенных воздействий / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Структурно-функциональная организация и устойчивость биологических систем: сборник научных трудов. – Днепропетровск, 1990. – С. 6–17.

Заугольнова, Л. Б. Жизненные формы и популяционное поведение многолетних травянистых растений / Л. Б. Заугольнова, Н. С. Сугоркина, Е. Г. Щербакова // Экология популяций. Отв. ред. И. А. Шилов. – М.: Наука, 1991. – С. 5–22.

Заугольнова, Л. Б. Критическое состояние ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, Р. В. Попадюк, О. В. Смирнова // Проблемы устойчивости биологических систем. – М.: Наука, 1992. – С. 51–59.

Заугольнова, Л. Б. Мониторинг фитопопуляций / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, А. С. Комаров, П. Г. Ханина // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, вып. 4. – С. 402–414.

Заугольнова, Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: дис. ...д-ра. биол. наук в форме научного доклада: 03.00.05 / Заугольнова Людмила Борисовна. – СПб., 1994. – 70 с.

Зверева, Г. А. Фитоценотическая характеристика некоторых ассоциаций таежного пояса Восточного Саяна / Г. А. Зверева // Растительный покров Красноярского края. – Новосибирск: редакционно-издательский отдел Сибирского отделения АН СССР, 1965. – С. 234–255.

Зверев, А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова / А. А. Зверев. – Томск: Томский государственный университет, ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.

Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под ред. И. Ю. Коропачинского. – Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 1996. – 396 с.

Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: учебно-методическое пособие / Ю. А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанского университета. – 1989. – 147 с.

Злобин, Ю. А. Потенциальная семенная продуктивность / Ю. А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. Под. ред. Т. Б. Батыгина. – СПб.: Мир и семья, 2000а. – Т. 3. – С. 258–260.

Злобин, Ю. А. Реальная семенная продуктивность / Ю. А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. Под. ред. Т. Б. Батыгина. – СПб.: Мир и семья, 2000б. – Т. 3. – С. 260–262.

Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография / Ю. А. Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.

Зозулин, Г. М. Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений / Г. М. Зозулин // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 2. – С. 223–233.

Ибрагимова, К. К. Разнообразие жизненных форм в популяциях можжевельника обыкновенного в северных районах Республики Татарстан / К. К. Ибрагимова, Н. В. Салахов // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – С. 137–141.

Иванова, И. В. Морфогенез жизненной формы травянистого многолетника у *Rubus saxatilis* L. / И. В. Иванова // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1967. – № 10. – С. 51–59.

Игнатьева, И. П. Жизненный цикл *Pyrethrum roseum* М. В. / И. П. Игнатьева // Бюл. ГБС. – 1961. – Вып. 44. – С. 62–76.

Игнатьева, И. П. Морфогенез наперстянки крупноцветковой / И. П. Игнатьева // Доклады ТСХА. Биология, земледелие и растениеводство. – 1963. – Вып. 83. – С. 410–416.

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

Игнатьева, И. П. Жизненный цикл и причины «вырождения» золотарника канадского / И. П. Игнатьева // Доклады ТСХА. Биология, земледелие и растениеводство. – 1968. – Вып. 142. – С. 301–307.

Илюшечкина, Н. В. Онтогенез синюхи голубой (*Polemonium caeruleum* L.) / Н. В. Илюшечкина, Т. В. Микляева, Н. П. Грошева [и др.] // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 1997. – С. 133–137.

Илюшечкина, Н. В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L. и *Polemonium caeruleum* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Илюшечкина Нелли Валентиновна. – Йошкар-Ола, 1998. – 26 с.

Илюшечкина, Н. В. Морфологическая и размерная поливариантность *Veronica longifolia* L. / Н. В. Илюшечкина // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С. 93–97.

Илюшечкина, Н. В. Биоморфология и структура ценопопуляций травянистых растений разных жизненных форм / Н. В. Илюшечкина // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 230–238.

Казанцева, Т. Н. Возрастные спектры ценопопуляций *Solidago virgaurea* L. и *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в сосновых лесах юго-западной части Мещерской низменности / Т. Н. Казанцева // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 75–81.

Калинкина, В. А. Жизненные формы и онтоморфогенез *Trifolium lupinaster* L. и *Trifolium pacificum* Vobr.: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.05 / Калинкина Валентина Андреевна. – Владивосток, 2009. – 16 с.

Карписонова, Р. А. Оценка интродукции многолетников по данным визуальных наблюдений / Р. А. Карписонова // Методики интродукционных исследований в Казахстане. – Алма-Ата, Наука, 1987. – С. 36–37.

Киселева, А. В. Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири / А. В. Киселева, Т. А. Волконская, В. Е. Киселев. – Новосибирск: Наука, 1991. – 136 с.

Козо-Полянский, К. М. Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение / К. М. Козо-Полянский // Тр. Воронеж. Гос. ун-та., Воронеж. – 1945. – Т. 13, вып.1. – С. 46–50.

Козырева, С. В. Анатомо-морфологические особенности особей *Gentiana cruciata* L. в онтогенезе / С. В. Козырева, О. П. Ведерникова // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2009. – Т. 1. – С. 234–238.

Комарова, Т. А. Внутрпочечное и внепочечное развитие побега как единый процесс: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.05 / Комарова Тамара Алексеевна. – М., 1989. – 16 с.

Корнеев, А. А. Условия применимости критериев Стьюдента и Манна-Уитни / А. А. Корнеев, А. Н. Кричевец // Психологический журнал. – 2011. – Т. 32, №1. – С. 97–110.

Королева, А. С. Список видов флоры Хакасии / А. С. Королева // Растительный покров Хакасии. Под ред. А. В. Куминовой. – Новосибирск: Наука, 1976. – С. 377–416.

Королюк, А. Ю. Луговые степи и остепненные луга Алтае-Саянской горной области. Порядок *Stipetalia sibiricae*, союз *Aconito barbati-Poion transbaicalicae* / А. Ю. Королюк, Н. И. Макунина // Krylovia. – 2001. – Т. 3, № 2. – С. 35–49.

Королюк, А. Ю. Экологическая оценка флоры и растительности центральной Якутии / А. Ю. Королюк, Е. И. Троева, М. М. Черосов [и др.]; отв. ред. А. П. Исаев. – Якутск: Академия наук Респ. Саха (Якутия), Ин-т сев. луговодства, РАН, сиб. отд-ние, Центр. сиб. ботан. сад, 2005. – 108 с.

Королук, А. Ю. Экологические оптимумы растений Юга Сибири / А. Ю. Королук // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Возобновление сосны после пожаров: сборник научных трудов. Под ред. А. Н. Куприянова. – Барнаул, Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2006. – Вып. 12. – С. 3–28.

Корчагин, А. А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. Под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. – М., Л.: Наука, 1964. – Т. III. – С. 39–62.

Кошкина, Е. Ф. Ритм сезонного развития луговой растительности низовий Дона / Е. Ф. Кошкина // Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина. – 1954. – Т. 37, вып. 2. – С. 91–124.

Красникова, А. А. Побегообразование и ритм развития нивяника обыкновенного *Leucanthemum vulgare* Lam. / А. А. Красникова // Вопросы биологии растений. – М.: Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1960. – Т. LVII, вып. 4. – С. 137–145.

Красноборов, И. М. Высокогорная флора Западного Саяна / И. М. Красноборов; отв. ред. А. И. Толмачев. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1976. – 380 с.

Кривенцов, В. И. Методические рекомендации по анализу плодов на биохимический состав / В. И. Кривенцов. – Ялта: Государственный Никитский ботанический сад, 1982. – 22 с.

Кузнецова, Т. В. Соцветия. Морфологическая классификация / Т. В. Кузнецова, Н. И. Пряхина, Г. П. Яковлев. – СПб: Санкт-Петербург, 1992. – 127 с.

Кукушкина, Т. А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств / Т. А. Кукушкина, А. А. Зыков, Л. А. Обухова // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения: материалы VII Междунар. съезда. – СПб.: Фитофарм, 2003. – С. 64–69.

Куминова, А. В. Дробное геоботаническое районирование части Алтае-Саянской геоботанической области (Правобережье Енисея) / А. В. Куминова // Растительность правобережья Енисея (южная часть Красноярского края). Отв. ред. А. В. Куминова. – Новосибирск: Наука, 1971. – С. 67–135.

Куминова, А. В. Основные черты и закономерности растительного покрова / А. В. Куминова // Растительный покров Хакасии. Отв. ред. А. В. Куминова. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1976. – С. 40–94.

Куминова, А. В. Природные факторы, определяющие структуру современного растительного покрова Хакасии / А. В. Куминова, Н. М. Чижикова, М. Г. Танзыбаев // Растительный покров Хакасии. Отв. ред. А. В. Куминова. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1976а. – С. 10–39.

Куминова, А. В. Луга / А. В. Куминова, Э. Я. Нейфельд, Г. Г. Павлова // Растительный покров Хакасии. Отв. ред. А. В. Куминова. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1976б. – С. 217–286.

Курочкина, Н. Ю. Черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris* L.) в Новосибирской области / Н. Ю. Курочкина // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2015. – № 11. – С. 84–87.

Лавренко, Е. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) / Е. М. Лавренко, В. М. Свешникова // Журн. общ. биологии. – 1965. – Т. XXVI, № 3. – С. 261–275.

Лашинский, Н. Н. Растительность Салаирского кряжа / Н. Н. Лашинский. – Новосибирск: Гео, 2009. – 263 с.

Левина, Р. Е. Способы распространения плодов и семян / Р. Е. Левина. – М.: Изд-во Московского университета, АН СССР, МОИП, 1957. – 358 с.

Левина, Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы) / Р. Е. Левина. – М.: Наука, 1981. – 96 с.

Левина, Р. Е. Морфология и экология плодов / Р. Е. Левина. – Л.: Наука, 1987. – 160 с.

Лекарственные растения Хакасии / С. В. Водолазова, Ю. В. Саранчина, А. В. Ларионов [и др.]; под ред. С. В. Водолазовой. – Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова», 2011. – 164 с.

Лиханов, Б. Н. Физико-географические различия Красноярского края / Б. Н. Лиханов, М. Н. Хаустова // Природные условия Красноярского края. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1961. – С. 24–52.

Любарский, Е. Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков / Е. Л. Любарский // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, № 7. – С. 959–968.

Любарский, Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений / Е. Л. Любарский. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1967. – 181 с.

Мазуренко, М. Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений / М. Т. Мазуренко // Бот. журн. – 1978. – Т. 63, № 4. – С. 593–603.

Майсурадзе, Н. И. Методика исследований при интродукции лекарственных растений / Н. И. Майсурадзе, В. П. Киселев, О. А. Черкасов [и др.]. – М.: 1984. – Вып. 3. – 32 с.

Майсурян, Н. А. Определитель семян и плодов сорных растений / Н. А. Майсурян, А. И. Атабекова. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Колос, 1978. – 288 с.

Макарова, О. А. Анатомическая изменчивость корневищ в связи с влажностью почвы (на примере некоторых представителей семейства Labiatae Juss.): автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.05 / Макарова Ольга Александровна. – Воронеж, 1987. – 20 с.

Макунина, Н. И. Луга лесного пояса восточного макросклона Кузнецкого Алатау / Н. И. Макунина, Т. В. Мальцева // Растительность России. – 2003. – № 4. – С. 51–61.

Макунина, Н. И. Структура растительности степного и лесостепного поясов межгорных котловин Хакасии и Тувы / Н. И. Макунина // Растительный мир Азиатской России. – 2010. – № 2(6). – С. 50–57.

Марков, М. В. Популяционная биология растений: учебник / М. В. Марков. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 387 с.

Марков, М. В. Связь гетероэремокарпии с поливариантностью онтогенеза в популяциях черноголовки обыкновенной *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) [Электронный ресурс] / М. В. Марков, Л. С. Манджиева // Вестник МГОУ. – 2013. – № 4. – С. 1–13. – Режим доступа: <http://www.evestnic-mgou.ru>.

Мартьянов, Н. М. Флора Южного Енисея. Ежегодник Гос. музея им. Н. М. Мартьянова в г. Минусинске / Н. М. Мартьянов. – Минусинск, 1923. – Т. 1, вып. 2. – 184 с.

Матвеев, Н. М. Некоторые особенности ценопопуляций ландыша майского в степных лесах / Н. М. Матвеев, О. А. Карпова // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – С. 141–153.

Махов, А. А. Зеленая аптека: лекарственные растения Красноярского края / А. А. Махов. – Красноярск: Книжное изд-во, 1986. – 352 с.

Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош [и др.]. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430 с.

Минаева, В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование / В. Г. Минаева. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1978. – 256 с.

Михайлов, Н. И. Горы Южной Сибири (очерк природы) / Н. И. Михайлов. – М.: Государственное издательство географической литературы, 1961. – 238 с.

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.

Нейштадт, М. И. Определитель растений средней полосы Европейской части СССР: пособие для студентов педагогических институтов и учителей / М. И. Нейштадт. – 6-е изд., перераб. и доп. – М.: Учпедгиз, 1963. – 645 с.

Николаева, М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова; отв. ред. М. Ф. Данилова. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1985. – 347 с.

Номоконов, Л. И. Пойменные луга Енисея / Л. И. Номоконов. – М.: Изд-во Академии Наук СССР, 1959. – 456 с.

Нухимовский, Е. Л. О понятии «жизненная форма» / Е. Л. Нухимовский; под ред. Н. И. Майсурадзе // Интродукция новых лекарственных растений: сборник научных трудов. – М.: 1973. – Вып. 5. – С. 222–232.

Нухимовский, Е. Л. Проблема классификации в биоморфологии семенных растений / Е. Л. Нухимовский // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 90, вып. 2 (5). – С. 286–307.

Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф / Е. Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.

Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений / Е. Л. Нухимовский. – М.: Наука, 2002. – Т. 2. – 858 с.

Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

Определитель растений Тувинской АССР / М. Н. Ломоносова, И. М. Красноборов, Е. Ф. Пеньковская [и др.]; отв. ред. И. М. Красноборов. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1984. – 336 с.

Османова, Г. О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L.: монография / Г. О. Османова. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2007. – 184 с.

Османова, Г. О. Адаптивные стратегии растений разных жизненных форм / Г. О. Османова, О. П. Ведерникова // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 52–59.

Павлова, Г. Г. Ежовые луга подтайги предгорий Саян / Г. Г. Павлова // Растительность правобережья Енисея (Южная часть Красноярского края). Отв. ред. А. В. Куминова. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1971. – С. 223–258.

Павлова, Г. Г. Суходольные луга юга Средней Сибири / Г. Г. Павлова. – Новосибирск: Наука, 1980. – 216 с.

Петрова, Н. В. Сезонная динамика накопления кофейной, розмариновой, урсоловой и олеаноловой кислот в листьях *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) / Н. В. Петрова, А. Л. Буданцев, Н. А. Медведева, А. Л. Шаварда // Растительные ресурсы. – 2015. – Вып. 3. – С. 420–426.

Петрова, Н. В. Особенности содержания урсоловой и олеаноловой кислот у дикорастущей *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) и выращенной в климатической камере / Н. В. Петрова, А. Л. Буданцев, Н. А. Медведева, А. Л. Шаварда // Химия растительного сырья. – № 1. – С. 79–84.

Петровский, В. В. Синузии как формы совместного существования растений / В. В. Петровский // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, №11. – С. 1615–1626.

Пешкова, Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири / Г. А. Пешкова. – Новосибирск: Наука, 2001. – 192 с.

Подгаевская, Е. Н. Онтогенез душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.) / Е. Н. Подгаевская // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2002. – Т. III. – С. 202–205.

Покровский, Д. С. Подземные воды Республики Хакасия и водоснабжение населения / Д. С. Покровский, Е. М. Дутова, А. А. Булатов, К. И. Кузеванов; под ред. Д. С. Покровского. – Томск: НТЛ, 2001. – 300 с.

Полынцева, Н. А. Ритм годичного развития растений березовых перелесков таштыпской лесостепи (Минусинская котловина) / Н. А. Полынцева // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1971. – Т. LXXVI, № 5. – С. 96–106.

Полынцева, Н. А. Ритм годичного развития растений кустарниковых степей таштыпской лесостепи Минусинской котловины / Н. А. Полынцева // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1973. – № 4. – С. 81–89.

Полянская, Т. А. Онтогенез майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt. / Т. А. Полянская, И. И. Леонтьева, Э. В. Шестакова, С. Я. Файзуллина // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2000. – С. 210–215.

Полянская, Т. А. Онтогенез грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) / Т. А. Полянская, О. Ю. Романова, О. П. Ведерникова // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2004. – Т. IV. – С. 161–168.

Полянская, Т. А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка «Марий Чодра»: монография / Т. А. Полянская. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – 156 с.

Полянская, Т. А. Онтогенез подмаренника трехцветкового (*Galium triflorum* Michx.) / Т. А. Полянская, М. А. Полянская // Онтогенетический атлас растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2013. – Т. VII. – С. 245–250.

Работнов, Т. А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа / Т. А. Работнов // Бот. журн. СССР. – 1945. – Т. 30, № 4. – С. 167–177.

Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Бот. института АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950а. – Вып. 6. – С. 7–196.

Работнов, Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. – М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1950б. – Вып. 1. – С. 465–483.

Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1969. – Т. LXXIV, вып. 1. – С. 141–149.

Работнов, Т. А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1975. – Т. 80, № 2. – С. 5–7.

Раменский, Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. – М.: Государственное издательство с.-х. литературы, 1956. – 473 с.

Растительные лекарственные средства / Под ред. Н. П. Максютинной. – Киев: Здоровье, 1985. – 280 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Hippuridaceae–Lobeliaceae. *Prunella* L. – Черноголовка / Отв. ред. П. Д. Соколов. – СПб.: Наука, 1991. – Т. 6. – С. 70–71.

Растительные ресурсы России. Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Семейства Caprifoliaceae – Lobeliaceae. *Prunella* L. – Черноголовка / Отв. ред. А. Л. Буданцев. – СПб., М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – Т. 4. – С. 236–239.

Рельеф Алтае-Саянской горной области: монография / Г. А. Чернов, В. В. Вдовин, П. А. Окишев [и др.]; ред. Г. А. Чернов, В. А. Николаев. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1988. – 206 с.

Ронгинская, А. В. Динамические процессы в луговых фитоценозах (на примере лугов Салаирского края) / А. В. Ронгинская. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1988. – 159 с.

Рысина, Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г. П. Рысина. – М.: Наука, 1973. – 216 с.

Рысин, Л. П. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях / Л. П. Рысин, Т. Н. Казанцева // Бот. журн. – 1975. – Т. 60, № 2. – С. 199–209.

Рысин, Л. П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений / Л. П. Рысин, Г. П. Рысина; отв. ред. Т. А. Работнов. – М.: Наука, 1987. – 208 с.

Рычин, Ю. В. Флора гигрофитов: определитель по вегетативным признакам сосудистых растений водоемов и сырых и влажных местообитаний Центральной части Европейской территории СССР / Ю. В. Рычин; под ред. В. В. Алехина. – М.: Советская наука, 1948. – 448 с.

Сабинин, Д. А. О ритмичности строения и роста растений / Д. А. Сабинин // Бот. журн. – 1957. – Т. XLII, № 7. – С. 991–1010.

Сабинин, Д. А. Физиология развития растений / Д. А. Сабинин; отв. ред. М. Х. Чайлахян. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1963. – 197 с.

Савиных, Н. П. Онтогенез вероники дубравной (*Veronica chamaedrys* L.) / Н. П. Савиных // Онтогенетический атлас лекарственных растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2004. – Т. IV. – С. 153–160.

Савиных, Н. П. Биоморфологические адаптации гелофитов / Н. П. Савиных, С. В. Шабалкина, Е. В. Лелекова // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. XXII, № 5. – С. 671–681.

Седельников, В. П. Высокогорная тундра / В. П. Седельников // Растительный покров Хакасии. Отв. ред. А. В. Куминова. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1976. – С. 274–286.

Седельников, В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области / В. П. Седельников; отв. ред. А. В. Куминова. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1988. – 223 с.

Селедец, В. П. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову / В. П. Селедец. – Владивосток: Дальнаука, 2011. – 388 с.

Семенова, В. В. Динамика онтогенетической структуры и оценка жизненности ценопопуляций *Valeriana alternifolia* (Valerianaceae) в Западной Якутии / В. В. Семенова, П. С. Егорова // Растительные ресурсы. – 2008. – Т. 44, вып. 1. – С. 60–65.

Семенова, В. В. Поливариантность онтогенеза *Valeriana alternifolia* Ledeb. и структура ее природных ценопопуляций в Якутии / В. В. Семенова, П. С. Егорова; отв. ред. В. А. Черемушкина. – Новосибирск: Наука, 2013. – 111 с.

Семенова, В. В. Морфологическая поливариантность валерианы очереднолистной (*Valeriana alternifolia* Ledeb.) в условиях культуры / В. В. Семенова // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2015. – № 2. – С. 89–91.

Сенянинова-Корчагина, М. В. Некоторые данные о ритмах развития вечнозеленых полукустарников / М. В. Сенянинова-Корчагина // Уч. зап. Ленинградского государственного университета. Серия географических наук, 1954. – № 166, вып. 9. – С. 34–94.

Серебряков, И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов / И. Г. Серебряков // Вестник Московского государственного университета. Серия: Биология, 1947. – Вып. 6. – С. 75–108.

Серебряков, И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений / И. Г. Серебряков // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1948. – Т. LIII, вып. 2. – С. 49–66.

Серебряков, И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений / И. Г. Серебряков // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1949. – Т. LIV, вып. 1. – С. 47–62.

Серебряков, И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М.: Гос-ое изд-во «Советская наука», 1952. – 392 с.

Серебряков, И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях / И. Г. Серебряков // Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1954. – Т. 37, вып. 2. – С. 3–20.

Серебряков, И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования / И. Г. Серебряков // Вопросы биологии растений. М.: Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1959а. – Т. 100, вып. 5. – С. 3–38.

Серебряков, И. Г. Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмосковья / И. Г. Серебряков // Вопросы биологии растений. – М.: Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина, 1959б. – Т. С, вып. 5. – С. 39–51.

Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М.: Изд-во «Высшая школа», 1962а. – 379 с.

Серебряков, И. Г. Ритм сезонного развития растений Приполярного Урала / И. Г. Серебряков // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1962б. – Т. LXVII, вып. 3. – С. 65–81.

Серебряков, И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. Под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. – М., Л.: Наука, 1964а. – Т. III. – С. 146–208.

Серебряков, И. Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР / И. Г. Серебряков // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1964б. – Т. 69, вып. 5. – С. 62–75.

Серебряков, И. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений / И. Г. Серебряков // Бот. журн. – 1966. – Т. 51, № 7. – С. 923–938.

Серебряков, И. Г. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений / И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова // Бот. журн. – 1972. – Т. 57, № 5. – С. 417–433.

Серебрякова, Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки / Т. И. Серебрякова // Уч. зап. Моск. гос. пед. института, им. В. И. Ленина, 1956. – Т. ХСVII. – С. 44–120.

Серебрякова, Т. И. Формирование куста и клона у костра безостого *Bromus inermis* Leyss. / Т. И. Серебрякова // Бот. журн. – 1964. – Т. 49, № 1. – С. 39–51.

Серебрякова, Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971. – 359 с.

Серебрякова, Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т. И. Серебрякова // Ботаника. Итоги науки и техники. – М.: ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 84–170.

Серебрякова, Т. И. Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР / Т. И. Серебрякова // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука, 1976. – С. 216–238.

Серебрякова, Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» растений / Т. И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1980. – Т. 85, вып. 6. – С. 75–86.

Серебрякова, Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Т. И. Серебрякова // Тр. МОИП. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. Отдел Биологический. Секция: Ботаники. – М.: Наука, 1981. – Т. LVI. – С. 161–179.

Серебрякова, Т. И. Почка как этап развития побега / Т. И. Серебрякова // Тезисы докладов VII Делегатского съезда всесоюзного Ботанического общества, Донецк, 11-14 мая 1983 г. – Л.: Наука, 1983. – С. 232–233.

Сидоренко, Е. В. Методы математической обработки в психологии / Е. В. Сидоренко. – СПб.: ООО «Речь», 2003. – 350 с.

Смелов, С. П. Сведения о биологии луговых трав / С. П. Смелов // Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах. Под ред. С. П. Смелова, Н. С. Конюшкова. – М.: Сельхозгиз, 1951. – С. 13–45.

Смирнова, О. В. Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав / О. В. Смирнова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 155–182.

Смирнова, О. В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяции / О. В. Смирнова // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом: сборник трудов. – М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974. – С. 168–195.

Смирнова, О. В. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений дубрав / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом: сборник трудов. – М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974. – С. 56–69.

Смирнова, О. В. Пролесник многолетний / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Московского университета, 1975. – Вып. 2. – С. 111–123.

Смирнова, О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф / О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 72–80.

Смирнова, О. В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова,

Н. А. Торопова, Л. Д. Фаликов // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976а. – С. 14–43.

Смирнова, О. В. Возрастные спектры ценопопуляций длиннокорневищных растений / О. В. Смирнова, В. Н. Егорова, Н. А. Торопова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976б. – С. 146–165.

Смирнова, О. В. Динамика ценопопуляций на протяжении интервалов времени разного порядка на примере сныти / О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – С. 57–74.

Смирнова, О. В. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, И. И. Истомина // Журн. общ. биологии. – 1984. – Т. XLV, № 2. – С. 216–225.

Смирнова, О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 211 с.

Смирнова, О. В. Основные черты популяционной биологии растений (эдификаторов и ассектаторов) современного лесного пояса. Общие представления популяционной биологии и экологии растений / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 154–164.

Снаговская, М. С. Сравнительная характеристика популяций *Medicago falcata* в разных экологических условиях / М. С. Снаговская // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1966. – Т. LXXI, вып. 4. – С. 51–59.

Старикова, В. В. Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета *Onobrychis arenaria* / В. В. Старикова // Бот. журн. – 1963. – Т. XLVIII, № 5. – С. 696–698.

Степанов, Б. П. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья / Б. П. Степанов // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1968. – Т. 73, вып. 3. – С. 98–113.

Стешенко, А. П. Особенности роста и ветвления побегов у злака *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. / А. П. Стешенко // Бот. журн. – 1971. – Т. 56, № 5. – С. 608–618.

Ступакова, Н. С. К вопросу о жизненных формах *Medicago lupulina* L. (сем. *Leguminosae*) / Н. С. Ступакова // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 146–150.

Сулейманова, В. Н. Состояние ценопопуляций *Maianthemum bifolium* (*Liliaceae*) в южно-таежной подзоне Кировской области / В. Н. Сулейманова, М. М. Ишмуратова, Т. Л. Егошина // Растительные ресурсы. – 2012. – Т. 48, вып. 4. – С. 504–517.

Тетерюк, Л. В. Морфофизиологические и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала / Л. В. Тетерюк, О. В. Дымина, Т. К. Головкин // Экология. – 2001. – № 3. – С. 209–215.

Тимохина, С. А. Род *Prunella* L. – Черноголовка / С. А. Тимохина, Е. Ю. Зыкова // Определитель растений Республики Тывы. Отв. ред. Д. Н. Шауло. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. – С. 438–439.

Тихомиров, Б. А. Очерки по биологии растений Арктики / Б. А. Тихомиров. Отв. ред. А. И. Толмачев. – М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1963. – 156 с.

Тищенко, М. П. Синтаксономия суходольных настоящих лугов подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины / М. П. Тищенко // Растительный мир Азиатской России. – 2012. – № 2 (10). – С. 114–126.

Турмухаметова, Н. В. Ритмологическая поливариантность онтогенеза *Tilia cordata* Mill. / Н. В. Турмухаметова // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2006. – С. 102–107.

Турмухаметова, Н. В. Фенологическая поливариантность растений в природной и антропогенно измененной среде / Н. В. Турмухаметова, Е. В. Акшенцев, Т. А. Полянская, Л. А. Жукова // Актуальные проблемы современной биоморфологии: сборник статей. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 489–496.

Тюрина, Е. В. К методике определения семенной продуктивности видов сем. *Ariaceae* / Е. В. Тюрина // Растительные ресурсы. – 1984. – Т. 20, вып. 4. – С. 572–577.

Уранов, А. А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1969. – Т. LXXIV, № 1. – С. 119–134.

Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

Федосеева, Л. М. Изучение дубильных веществ подземных и надземных вегетативных органов бадана толстолистного (*Bergenia crassifolia* (L.) Fitch.), произрастающего на Алтае / Л. М. Федосеева // Химия растительного сырья. – 2005. – № 2. – С. 45–50.

Фроули, Д. Аюрведическая терапия / Д. Фроули. – Саттва, 1998. – 448 с.

Фризен, Н. В. *Prunella* L. – Черноголовка / Н. В. Фризен // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1997. – Т. 11. *Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)*. – С. 185.

Харина, Т. Г. Онтогенез и возрастные состояния черноголовки обыкновенной на юге Томской области / Т. Г. Харина, Н. В. Швыдкая; под ред. А. И. Гончаренко // Природокомплекс Томской области. Биологические и водные ресурсы. – Томск: Изд-во Томского университета, 1995. – Т. II. – С. 58–62.

Ходачек, Е. А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра / Е. А. Ходачек // Бот. журн. – 1970. – Т. 55, № 7. – С. 995–1010.

Хржановский, В. Г. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания / В. Г. Хржановский, Е. Л. Нухимовский // Растительные ресурсы. – 1972. – Т. 8, вып. 4. – С. 497–507.

Цаценкин, И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала / И. А. Цаценкин; под ред. Г. Т. Сидоренко. – Душанбе: Изд-во «Дониш», 1967. – 227 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, В. Н. Егорова [и др.]; отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова [и др.]. – М.: Наука, 1977. – 131 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова; отв. ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

Черемушкина, В. А. Особенности ритма сезонного развития и варианты малого жизненного цикла корневищных луков / В. А. Черемушкина // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1985. – Т. 90, вып. 4. – С. 96–106.

Черемушкина, В. А. Биология луков Евразии / В. А. Черемушкина; отв. ред. О. В. Смирнова. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.

Черемушкина, В. А. О характерном и видовом онтогенетических спектрах ценопопуляций растений разных жизненных форм / В. А. Черемушкина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Матер. III Всероссийской научной конф. – Йошкар-Ола, Пущино: Мар. гос. ун-т, 2008. – С. 39–40.

Черемушкина, В. А. Онтогенез колюрии гравилатовидной (*Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. / В. А. Черемушкина, Т. В. Леонова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2011а. – Т. VI. – С. 164–170.

Черемушкина, В. А. Структура ценопопуляций степных длиннокорневищных растений / В. А. Черемушкина, Е. А. Басаргин // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: материалы Всероссийской конференции: Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. – СПб.: 2011б. – Т. 2. – С. 495–496.

Черемушкина, В. А. Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляции *Nepeta podostachys* (Lamiaceae) в условиях Таджикистана / В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 3(15). – С. 32–38.

Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб.: Мир семья, 1995. – 992 с.

Шабалкина, С. В. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae) / С. В. Шабалкина, Н. П. Савиных // Растительные ресурсы. – 2012. – Т. 48, вып. 3. – С. 315–325.

Шабес, Л. К. Семейство Lamiaceae / Л. К. Шабес, А. А. Морозова // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. Lamiidae, Asteridae. – СПб.: Наука, 2010. – Т. 7. – С. 334–343.

Шалдаева, Т. М. Флавоноиды *Artemisia dracunculus* L. из природных местообитаний юга Сибири / Т. М. Шалдаева // Растительный мир Азиатской России. – 2009. – № 1 (3). – С. 105–110.

Шауло, Д. Н. Флора Западного Саяна / Д. Н. Шауло // Turczaninowia. – 2006. – № 9. – С. 5–336.

Шафранова, Л. М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в различных условиях произрастания / Л. М. Шафранова // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 1964. – Т. LXIX, вып. 4. – С. 101–110.

Шафранова, Л. М. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии / Л. М. Шафранова, Л. Е. Гатцук, Н. И. Шорина. – М.: МПГУ, 2009. – 86 с.

Шивцова, И. В. Поливариантность темпов развития *Fragaria vesca* L. в природных фитоценозах и посадках / И. В. Шивцова // Вестник Томского государственного университета. – 2009. – № 321. – С. 204–208.

Шик, М. М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы / М. М. Шик // Уч. зап. Моск. гос. пед. института им. В. И. Ленина, 1953. – Т. LXXIII. – С. 159–250.

Шимолин, К. В. Курагинский район: учебное пособие / К. В. Шимолин. – Красноярск, 2000. – 132 с.

Шмидт, В. М. Математические методы в ботанике: учебное пособие / В. М. Шмидт. – Л.: Изд-во Ленингр. университета, 1984. – 288 с.

Шретер, А. И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока / А. И. Шретер. – М.: Медицина, 1975. – 327 с.

Böcher, T. W. Introductory studies on variation and life-forms in *Brunella vulgaris* L. / T. W. Böcher. – Munksgaard, 1940.

Böcher, T.W. Racial divergences in *Prunella vulgaris* in relation to habitat and climate / T.W. Böcher // The New Phytologist. – 1949. – Vol. 48, № 3. – P. 285–314.

Brindley, M. A. Inhibition of lentivirus replication by aqueous extracts of *Prunella vulgaris* / M. A. Brindley, M. P. Widrlechner, Joe-Ann McCoy, P. Murphy, C. Hauck, L. Rizshsky, B. Nikolau, W. Maury // Virology Journal. – 2009. – 6 (8). – P. 1–13.

Chen, Y. Comparative analysis of the essential oil of flowers, leaves and stems of *Prunella vulgaris* L. / Y. Chen, Q. Guo, Z. Zhu, L. Zhang, X. Dai // Jeobp. – 2012. – 15 (4). – P. 662–666.

Dmitruk, S. Ye. Technological aspects of dermatological preparations / S. Ye. Dmitruk // Book Abstr. Int. Conf. "Med. Raw Mater. and Phytorep. Med. and Agr.", Karaganda, Sept. 29 - Oct. 1. – Karaganda, 1999a. – P. 297.

Dmitruk, S. Ye. Methodological principles of search and development of natural antifungal preparations / S. Ye. Dmitruk // Book Abstr. Int. Conf. "Med. Raw Mater. and Phytorep. Med. and Agr.", Karaganda, Sept. 29 - Oct. 1. – Karaganda, 1999b. – P. 117–188.

Ellenberg, H. Zieglerwerte der Gefasmpflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg // Scripta geobotanica. Gottingen. – 1974. – Vol. 9. – 197 p.

Ermakov, N. Phytosociological peculiarities of South Siberian forest meadows / N. Ermakov, T. Maltseva // Annali di Botanica. – 1999a. – Vol. LVII. – P. 63–72.

Ermakov, N. Classification of meadows of the South Siberian uplands and mountains / N. Ermakov, T. Maltseva, N. Makunina // Folia Geobotanica. – 1999b. – № 34. – P. 221–242.

Gatsuk, L. E. Age state of plants of various growth forms: a review / L. E. Gatsuk, O. V. Smirnova, L. I. Vorontsova, L. B. Zaugolnova, L. A. Zhukova // Journal of Ecology. – 1980. – № 68. – P. 675–696.

Golembiovskaya, O. Components of *Prunella vulgaris* L. Grown in Ukraine / O. Golembiovskaya, A. Tsurkan, B. Vynogradov // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. – 2014. – 2 (6). – P. 140–146.

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

Hwang, Y.-J. In vitro antioxidant and anticancer effects of solvent fractions from *Prunella vulgaris* var. *lilacina* / Y.-J. Hwang, E.-J. Lee, H.-R. Kim, K.-A. Hwang // BMC Complementary and Alternative Medicine. – 2013. – Vol. 13. – P. 310–315.

Kageyama, S. Extract of *Prunella vulgaris* spikes inhibits HIV replication at reverse transcription *in vitro* and can be absorbed from intestine *in vivo* / S. Kageyama, M. Kurokawa, K. Shiraki // Antiviral Chemistry & Chemotherapy. – 2000. – № 11. – P. 157–164.

Landolt, E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt // Veröff. geobot. inst. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zurich. – 1977. – Vol. 64. – P. 1–208.

Lara, Carlos Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico / Carlos Lara // Ecoscience. – 2006. – 13 (1). – P. 23–29.

Liu, Y. Progress in studying of a chemical composition and biological activity of *Prunella vulgaris* L. / Y. Liu // J. Shenyang Pharm. Univ. – 2003. – Vol. 20, № 1. – P. 55–59.

Macek, P. The effect of environmental heterogeneity on clonal behavior of *Prunella vulgaris* L. / P. Macek, J. Lepš // Pl. Ecology. – 2003. – Vol. 168, № 1. – P. 31–43.

Miller, T. E. The effects of density and spatial distribution on selection for emergence time in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) / T. E. Miller, A. A. Winn, D. W. Schemske // American Journal of Botany. – 1994. – Vol. 81, No. 1. – P. 1–6.

Nelson, A. P. Relationships between two subspecies in a population of *Prunella vulgaris* L. / A. P. Nelson // Evolution. – 1964. – Vol. 18, № 1. – P. 43–51.

Oomes, M. J. M. Germination of six grassland herbs in microsites with different water / M. J. M. Oomes, W. Th. Elberse // Journal of Ecology. – 1976. – Vol. 64, no. 2. – P. 745–755.

Psotová, J. Biological Activities of *Prunella vulgaris* Extract / J. Psotová, M. Kolař, J. Soušek¹, Z. Švagera, J. Vičar, J. Ulrichová // Phytotherapy Research. – 2003. – Vol. 17. – P. 1082–1087.

Printz, H. The vegetation of the Siberian-Mongolian Frontiers: the Sayansk region / H. Printz. – Trondhjem, 1921. – 458 p.

Qu, L. Variation in the Breeding system of *Prunella vulgaris* L. / Luping Qu, Mark P. Widrlechner // HortScience. – 2011. – 46(5). – P. 688–692.

Rasool, R. *Prunella vulgaris* L.: a literature review on its therapeutic potentials / R. Rasool, B. A. Ganai // Pharmacologia. – 2013. – Vol. 4, iss. 6. – P. 4471–4481.

Roberts, H. A. Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats / H. A. Roberts // Journal of Applied Ecology. – 1986. – № 23. – P. 639–656.

Schmid, B. Clonal growth in grassland Perennials: II. Growth form and fine-scale colonizing ability / B. Schmid // Journal of Ecology. – 1985. – 73 (3). – P. 809–818.

Silvertown, J. W. Introduction to plant population ecology / J. W. Silvertown. – N.Y.: Longman, 1982. – 209 p.

Smith, A. R. *Prunella* L. / A. R. Smith // Flora Europaea. Diapensiaceae to Myoporaceae. – Cambridge, 1972. – Vol. 3. – P. 162.

StatSoft, Inc. Электронный учебник по статистике. – М.: StatSoft, 2012. – Режим доступа: WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.html>.

The population structure of vegetation / Ed. J. White. – Dordrecht: Boston, Lancaster, 1985. – Pt. III. – 666 p.

Wang, Hai-bo The constituents of the essential oil from three plants of *Prunella* / Hai-bo Wang, Zhi-yu Zhang // Chinese Pharmaceutical Journal. – 1994. – Vol. 29, № 11. – P. 625–653.

Warming, E. Über perenne gewachse / E. Warming // Bot. Centralblatt. – 1884. – Bd.18, № 19. – P. 16–22.

Winn, A. A. The effects of seed size and microsite on seedling emergence in *Prunella vulgaris* L. / A. A. Winn // Ecology. – 1985. – Vol. 73. – P. 831–840.

Winn, A. A. Regulation of seed yield within and among populations of *Prunella vulgaris* / A. A. Winn, P. A. Werner // Ecology. – 1987. – Vol. 68, no. 5. – P. 1224–1233.

Winn, A. A. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris* / A. A. Winn // Ecology. – 1988. – Vol. 69. – No. 5. – P. 1537–1544.

Xi-wen, L. *Prunella* Linnaeus, Sp. Pl. 2:600. 1753 / L. Xi-wen, I. C. Hedge // Flora of China. Verbenaceae through Solanaceae. – China, 1994. – Vol. 17. – P. 134–135.

Zhang, D.-H. Isolation, purification and antioxidant activity of polysaccharide from *Prunella vulgaris* (Labiatae) / D.-H. Zhang // Acta Bot. Yunnanica. – 2006. – Vol. 28, № 4. – P. 410–414.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А

Видовой состав растительных сообществ с участием *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы

№ ценопопуляции	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Общее проективное покрытие, %		95	98	90	98	98	95	90	95	95	80	20	80	70	75	85	80	85	80	75
Покрытие древесного яруса, %		1	5	18	4	7	4	2	5	2	2	1	8	0	+	20	+	4	8	7
Покрытие кустарникового яруса, %		7	1	7	18	16	7	13	9	2	4	1	14	+	7	1	+	1	0	8
Покрытие травяного яруса, %		87	85	65	76	75	84	75	81	91	71	17	51	70	38	59	80	80	72	60
Покрытие мохового яруса, %		0	7	0	0	0	0	0	0	0	3	1	7	0	30	5	0	0	0	0
Камни, %		0	0	8	0	0	1	1	0	2	10	77	7	15	10	2	4	1	7	2
Почва, %		0	0	0	0	0	2	7	3	0	10	0	8	5	12	9	8	7	7	20
Ветошь, %		5	2	2	2	2	2	2	2	3	0	3	5	10	3	4	8	7	6	3
Максимальная высота травяного яруса, см		130	135	160	150	210	140	120	110	180	175	93	108	127	68	139	153	79	91	50
Средняя высота травяного яруса, см		50	90	70	40	100	50	40	25	60	120	57	65	57	48	52	58	60	76	30
<i>Abies sibirica</i>	a					3						+	6		+				+	
<i>Betula pendula</i>	a		1	13			3		2		2	1	1					2		
<i>B. pubescens</i>	a														+		+			
<i>Larix sibirica</i>	a		+	2					3											
<i>Picea obovata</i>	a	1			+		1	2		2	+		1			20	+			
<i>Pinus sibirica</i>	a					4									+				2	
<i>P. sylvestris</i>	a		3	3	4						+									

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Populus tremula</i>	a		1									+							6	
<i>Salix alba</i>	a																	2		7
<i>Caragana arborescens</i>	B			1																
<i>C. frutex</i>	B															+				
<i>Crataegus sanguinea</i>	B														1					
<i>Duschekia fruticosa</i>	B														2					
<i>Lonicera altaica</i>	B												2							
<i>Padus avium</i>	B		1						1	+			+							
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	B	7					6	4	3							+	+			
<i>Ribes nigrum</i>	B						1	2												
<i>Rosa acicularis</i>	B										2					+				
<i>Rubus idaeus</i>	B				3	1			3	1			2							
<i>Salix acutifolia</i>	B			2	10		+	7				+		+				1		8
<i>S. caprea</i>	B		+		5				+			1	+		1					
<i>S. rorida</i>	B										2		2							
<i>Sorbus sibirica</i>	B											+	+		+					
<i>Spiraea chamaedrifolia</i>	B			4		15			2	1					3	1	+			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	B												4							
<i>V. vitis-idaea</i>	B												4							
<i>Achillea millefolium</i>	c	+	1					10	3	1	2	+		2				4	4	3
<i>Aconitum septentrionale</i>	c	+	+		6	7		2			1						+			
<i>Agrimonia pilosa</i>	c			5	4			1	4	+	+							+		
<i>Agrostis gigantea</i>	c				5						6									
<i>Alchemilla vulgaris</i>	c	2	7	2			15	1	30	19			4							
<i>Allium victorialis</i>	c												4							
<i>Amoria repens</i>	c		3			3				2	1	1	2	3	2		2	1		6
<i>Arctium tomentosum</i>	c													1				+		

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>A. vulgaris</i>	c	+					+	+	1		2			+			+			
<i>Astragalus danicus</i>	c									2										
<i>Athyrium filix-femina</i>	c																		+	
<i>Atriplex fera</i>	c																+	+		
<i>Beckmannia syzigachne</i>	c													+						
<i>Bolboschoenus maritimus</i> <i>var. compactus</i>	c																			1
<i>Brachypodium pinnatum</i>	c																1			
<i>Bromopsis inermis</i>	c	11		2			3						9	3						
<i>Bupleurum aureum</i>	c	2				2				+										
<i>Calamagrostis</i> <i>arundinacea</i>	c																	+		
<i>Cardaria draba</i>	c																	+		
<i>Carex macroura</i>	c					1	2													
<i>Carum carvi</i>	c	4	6					4		5	2	+				+	2	1	6	5
<i>Catabrosa aquatica</i>	c																2			
<i>Chamaenerion</i> <i>angustifolium</i>	c		+									+			2					
<i>Chelidonium majus</i>	c																+			
<i>Cinna latifolia</i>	c												+							
<i>Cirsium esculentum</i>	c													1			3		+	
<i>C. heterophyllum</i>	c	+			3				1											
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	c											1								
<i>Conyza canadensis</i>	c											+					+		1	
<i>Crepis lyrata</i>	c		1										+		+					
<i>C. sibirica</i>	c					+														
<i>Dactylis glomerata</i>	c	+	15	4	7	11	8			8	15			2	1			2	+	
<i>Delphinium elatum</i>	c					+					1									

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Dendranthema zawadskii</i>	c																3	5		
<i>Deschampsia caespitosa</i>	c											2					13			
<i>Dracocephalum nutans</i>	c									3										
<i>Elytrigia repens</i>	c	45	5	4					6	2	2	1			15	8	3		2	5
<i>Equisetum arvense</i>	c															4	3			
<i>E. pratense</i>	c	1	2	12	3		3													
<i>E. sylvaticum</i>	c																			
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	c																		1	+
<i>Euphorbia pilosa</i>	c												+							
<i>Euphrasia parviflora</i>	c							5		1							+		1	
<i>Festuca pratensis</i>	c				11		2	11	3	3		2	7	2	2				2	
<i>F. rubra</i>	c						11			2		1	6		2					2
<i>Filipendula ulmaria</i>	c		1	2	3						3					+	1			4
<i>Fragaria vesca</i>	c		3							2						4		2	3	
<i>Galium aparine</i>	c															1	1			
<i>G. boreale</i>	c	1		3						2						+				
<i>G. uliginosum</i>	c				3		+	+			+									
<i>Gentiana grandiflora</i>	c								2				+							
<i>Geranium pratense</i>	c	2	2			10			3	3	2							2	1	5
<i>G. pseudosibiricum</i>	c															2		10		
<i>G. sylvaticum</i>	c												4				3			
<i>Geum aleppicum</i>	c		2			+								2						
<i>G. rivale</i>	c													1			1		+	+
<i>Glechoma hederacea</i>	c															+		+	6	
<i>Glyceria arundinacea</i>	c				6															
<i>Helictotrichon pubescens</i>	c			3			4				6									
<i>Heracleum dissectum</i>	c			2		7	+	+			2					+				

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Humulus lupulus</i>	c		1																	
<i>Hyoscyamus niger</i>	c		+																	
<i>Inula britannica</i>	c																	1		+
<i>Juncus gerardii</i>	c																			+
<i>Lactuca sibirica</i>	c							+			1									
<i>Lathyrus pratensis</i>	c		1	3			+				1							1		
<i>Leonurus glaucescens</i>	c													+						
<i>Lepidium ruderae</i>	c																1			
<i>Lepidothea suaveolens</i>	c	+												1						
<i>Leucanthemum vulgare</i>	c						2		4	3										
<i>Lilium martagon</i>	c					+					1									
<i>L. vulgaris</i>	c																	1	1	
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	c	+	+	1	3			+	+	2										
<i>Lysimachia vulgaris</i>	c		+																	
<i>Maianthemum bifolium</i>	c		3		5								2							
<i>Matricaria recutita</i>	c																		+	
<i>Medicago falcata</i>	c																+			
<i>Melica nutans</i>	c									+										
<i>Mentha arvensis</i>	c																	+		1
<i>Milium effusum</i>	c			2		10	12					1					4			
<i>Moehringia lateriflora</i>	c			+		+					1									
<i>Myosotis palustris</i>	c			1				+			1									
<i>M. suaveolens</i>	c		1								+									
<i>Omalothea sylvatica</i>	c												1		+					
<i>Origanum vulgare</i>	c		1																	
<i>Paris quadrifolia</i>	c				+															
<i>Parnassia palustris</i>	c						2									2	1			
<i>Pedicularis resupinata</i>	c						+				+									

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>P. uncinata</i>	c									+										
<i>Phleum pratense</i>	c				4		1	11									3	+		2
<i>Phlomis tuberosa</i>	c	1				1	+	1		1							+		3	
<i>Plantago major</i>	c		2	4	+	7	5	4		3	2					13	6	3	9	5
<i>P. media</i>	c	3	4					10	6	3	2		2	4		9	7			
<i>Poa nemoralis</i>	c															+				4
<i>P. palustris</i>	c		1						+											
<i>P. pratensis</i>	c									2						4		14		5
<i>P. sibirica</i>	c		10				2						+							
<i>Polemonium caeruleum</i>	c		1	+																
<i>Polygonum aviculare</i>	c													3				1		
<i>Polygala comosa</i>	c												+							
<i>Potentilla anserina</i>	c						1	1		2				10			3	3	3	2
<i>P. argentea</i>	c									1									4	
<i>P. multifida</i>	c													1						
<i>Primula macrocalyx</i>	c		+																	
<i>Prunella vulgaris</i>	c	5	5	10	6	6	7	9	2	10	8	2	5	2	12	6	2	3	1	2
<i>Pteridium aquilinum</i>	c		2				2												+	
<i>Pulmonaria mollis</i>	c		3	2	3	+				1	1		+				5		3	
<i>Pyrola incarnata</i>	c															3				
<i>Ranunculus monophyllus</i>	c		+																	
<i>Rhinanthus glacialis ssp. aristatus</i>	c						+		4											
<i>Rumex confertus</i>	c																+		1	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	c	+					2		3											
<i>Solidago virgaurea</i>	c												+		+					
<i>Stellaria longifolia</i>	c																		+	
<i>S. palustris</i>	c	+	+	3	+					+										
<i>Tanacetum vulgare</i>	c	1	+			+	+		+									+		

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Taraxacum longicorne</i>	c														2					
<i>T. officinale</i>	c		+			2			1		2	1		7			2	1	4	1
<i>Thalictrum foetidum</i>	c												1							
<i>Th. simplex</i>	c	2	+	+				1		+	1		3							
<i>Trifolium pratense</i>	c	2	2		1	2		4	4	2	2	1	1	5		2	4	24	14	7
<i>Tussilago farfara</i>	c										2	4		13			4		1	
<i>Urtica dioica</i>	c					5		+						7						
<i>Veratrum lobelianum</i>	c												+							
<i>Veronica chamaedrys</i>	c		+																	
<i>V. longifolia</i>	c															+				
<i>Vicia cracca</i>	c	5	+		3	1	+		4	3	1					1	+	1	1	
<i>Viola rupestris</i>	c						+			3										
<i>Marchantia polymorpha</i>	d		2																	
<i>Polytrichum commune</i>	d		2								3		3							
<i>P. strictum</i>	d		3									1	4		30	5				

Продолжение приложения А

Видовой состав растительных сообществ с участием *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы

№ ценопопуляции	Ярус	20	21	22	23	24
1	2	3	4	5	6	7
Общее проективное покрытие, %		65	45	40	45	62
Покрытие древесного яруса, %		6	+	0	0	2
Покрытие кустарникового яруса, %		3	+	+	1	1
Покрытие травяного яруса, %		56	45	40	43	54
Покрытие мохового яруса, %		0	0	0	1	5
Камни, %		13	31	35	27	14
Почва, %		15	14	15	18	20
Ветошь, %		7	10	10	10	4
Максимальная высота травяного яруса, см		150	80	110	90	143
Средняя высота травяного яруса, см		50	20	80	25	37
<i>Betula pendula</i>	а	3	+			
<i>B. pubescens</i>	а					+
<i>Picea obovata</i>	а	1				
<i>Pinus sibirica</i>	а	2				+
<i>P. sylvestris</i>	а		+			
<i>Populus tremula</i>	а					2
<i>Duschekia fruticosa</i>	в					+
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	в	3				
<i>Rosa acicularis</i>	в		+	+		
<i>Rubus idaeus</i>	в	+			+	1
<i>Salix acutifolia</i>	в				+	
<i>S. rorida</i>	в				1	
<i>Sorbus sibirica</i>	в					+
<i>Spiraea chamaedrifolia</i>	в		+			
<i>Achillea millefolium</i>	с	+		+	4	
<i>Agrimonia pilosa</i>	с	1	1			
<i>Alchemilla vulgaris</i>	с		4		1	
<i>Amoria repens</i>	с	+		1	1	11
<i>Androsace filiformis</i>	с	1			1	
<i>Antennaria dioica</i>	с					+
<i>Anthriscus sylvestris</i>	с					+
<i>Arctium tomentosum</i>	с			+		
<i>Artemisia scoparia</i>	с				1	

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7
<i>A. vulgaris</i>	c	1	1	+	1	
<i>Athyrium filix-femina</i>	c					+
<i>Bromopsis inermis</i>	c	2		1	4	
<i>Camelina microcarpa</i>	c				+	
<i>Carum carvi</i>	c		2		3	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	c	1				1
<i>Cirsium esculentum</i>	c			1		
<i>C. heterophyllum</i>	c	+				
<i>Conioselinum tataricum</i>	c					+
<i>Crepis lyrata</i>	c					+
<i>Dactylis glomerata</i>	c	1	5		+	5
<i>Dendranthema zawadskii</i>	c			+		
<i>Dracocephalum nutans</i>	c		2		2	
<i>Elytrigia repens</i>	c	1	2		1	
<i>Equisetum arvense</i>	c			2		
<i>E. pratense</i>	c			3		
<i>E. sylvaticum</i>	c	8				
<i>Euphrasia parviflora</i>	c			2		
<i>Festuca pratensis</i>	c		2	5	1	8
<i>F. rubra</i>	c		1	+	1	
<i>Filipendula ulmaria</i>	c	2		1		+
<i>Fragaria vesca</i>	c					9
<i>Galium aparine</i>	c			+		
<i>G. boreale</i>	c			2		
<i>G. uliginosum</i>	c	1				
<i>Geranium pratense</i>	c			2		+
<i>G. pseudosibiricum</i>	c					1
<i>G. sylvaticum</i>	c	+				
<i>Geum aleppicum</i>	c				+	
<i>G. rivale</i>	c			+		
<i>Glyceria arundinacea</i>	c	+				
<i>Gypsophila altissima</i>	c				1	
<i>Helictotrichon pubescens</i>	c	4				+
<i>Heracleum dissectum</i>	c	2				
<i>Hypericum perforatum</i>	c					+
<i>Lactuca sibirica</i>	c					
<i>Lathyrus pratensis</i>	c	2	1		1	
<i>Lepidothea suaveolens</i>	c		+	1		
<i>Leucanthemum vulgare</i>	c					+
<i>Linaria acutiloba</i>	c		1			

Продолжение приложения А

1	2	3	4	5	6	7
<i>Linum sibiricum</i>	с		1			
<i>Lysimachia vulgaris</i>	с			+		
<i>Mentha arvensis</i>	с			1		+
<i>Milium effusum</i>	с	5				
<i>Myosotis palustris</i>	с	4				
<i>Omalotheca sylvatica</i>	с					+
<i>Phleum pratense</i>	с	3		+		+
<i>Phlomoidea tuberosa</i>	с					+
<i>Plantago major</i>	с			+		
<i>P. media</i>	с	2	4		7	1
<i>P. pratensis</i>	с	5	2	4	2	
<i>P. sibirica</i>	с				1	
<i>Polemonium caeruleum</i>	с					+
<i>Polygala comosa</i>	с				+	
<i>Potentilla anserina</i>	с	3		1		
<i>P. longifolia</i>	с		1			
<i>Prunella vulgaris</i>	с	2	2	10	3	10
<i>Pteridium aquilinum</i>	с					+
<i>Sedum aizoon</i>	с		7			
<i>Stellaria longifolia</i>	с			+		
<i>Stipa pennata</i>	с		+			
<i>Tanacetum vulgare</i>	с	+		+	3	1
<i>T. officinale</i>	с	1	2	1	1	
<i>Th. simplex</i>	с		+			
<i>Thlaspi arvense</i>	с			+		
<i>Trifolium pratense</i>	с	4			2	7
<i>Tussilago farfara</i>	с			2		
<i>Urtica dioica</i>	с			+		
<i>V. longifolia</i>	с			+		
<i>Vicia cracca</i>	с	+	1	+	1	
<i>Viola rupestris</i>	с		3			
<i>Polytrichum commune</i>	d				1	5

Примечание – а – древесный ярус; в – кустарниковый ярус; с – травянистый ярус; d – мохово-лишайниковый ярус

Приложение Б

Характеристика особей *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы разных онтогенетических состояний

Параметр	Онтогенетическое состояние особи						
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>
Высота вегетативного побега, см	$\frac{1,04 \pm 0,08^{**}}{0,6-2,4}$	$\frac{1,38 \pm 0,09}{0,8-4,1}$	$\frac{2,43 \pm 0,19}{1,0-5,9}$	-	-	-	$\frac{1,32 \pm 0,36}{0,5-2,2}$
Высота генеративного побега, см	-	-	-	$\frac{19,08 \pm 1,21}{7,4-30,1}$	$\frac{19,80 \pm 0,68}{8,5-35,7}$	$\frac{14,18 \pm 1,55}{4,3-30,1}$	-
Длина листа, см*	$\frac{0,52 \pm 0,02}{0,3-0,7}$	$\frac{0,76 \pm 0,05}{0,4-1,2}$	$\frac{2,35 \pm 0,15}{1,1-4,2}$	$\frac{2,82 \pm 0,09}{1,7-3,6}$	$\frac{2,82 \pm 0,09}{1,7-3,6}$	$\frac{2,07 \pm 0,19}{1,1-3,0}$	$\frac{0,8 \pm 0,21}{0,4-1,1}$
Ширина листа, см*	$\frac{0,39 \pm 0,02}{0,2-0,6}$	$\frac{0,58 \pm 0,03}{0,3-0,9}$	$\frac{1,44 \pm 0,09}{0,8-2,3}$	$\frac{1,41 \pm 0,05}{0,8-2,1}$	$\frac{1,41 \pm 0,05}{0,8-2,1}$	$\frac{1,09 \pm 0,07}{0,8-1,5}$	$\frac{0,56 \pm 0,18}{0,3-0,9}$
Длина черешка, см*	$\frac{0,40 \pm 0,02}{0,2-0,6}$	$\frac{0,73 \pm 0,04}{0,3-1,2}$	$\frac{1,97 \pm 0,14}{0,9-3,7}$	$\frac{0,58 \pm 0,03}{0,3-0,9}$	$\frac{0,58 \pm 0,03}{0,3-0,9}$	$\frac{0,62 \pm 0,04}{0,4-0,9}$	$\frac{0,76 \pm 0,18}{0,4-1,0}$
Длина соцветия, см	-	-	-	$\frac{2,01 \pm 0,15}{1,0-3,3}$	$\frac{1,67 \pm 0,08}{0,5-3,2}$	$\frac{0,95 \pm 0,13}{0,4-2,1}$	-
Длина главного корня, см	$\frac{1,72 \pm 0,12}{0,8-3,7}$	$\frac{2,04 \pm 0,17}{1,2-4,4}$	$\frac{2,06 \pm 0,34}{1,3-5,6}$	$\frac{2,38 \pm 0,40}{1,3-5,8}$	-	-	-
Число боковых корней, шт.	$\frac{5,12 \pm 0,51}{2-13}$	$\frac{5,24 \pm 0,52}{2-11}$	$\frac{6,00 \pm 1,06}{2-13}$	$\frac{7,00 \pm 1,03}{3-13}$	-	-	-
Число придаточных корней, шт.	$\frac{0,16 \pm 0,07}{0-1}$	$\frac{2,76 \pm 0,22}{1-5}$	$\frac{9,16 \pm 0,84}{3-17}$	$\frac{16,56 \pm 1,06}{8-29}$	$\frac{38,80 \pm 2,30}{19-61}$	$\frac{27,11 \pm 2,12}{15-47}$	$\frac{7,66 \pm 0,88}{6-9}$
Диаметр корневища, см	-	-	$\frac{0,14 \pm 0,01}{0,1-0,3}$	$\frac{0,20 \pm 0,01}{0,1-0,3}$	$\frac{0,26 \pm 0,01}{0,2-0,4}$	$\frac{0,37 \pm 0,03}{0,2-0,6}$	$\frac{0,33 \pm 0,03}{0,3-0,4}$
Длина корневища, см	-	-	$\frac{2,84 \pm 0,28}{0,4-5,9}$	$\frac{3,56 \pm 0,26}{1,4-7,5}$	-	-	$\frac{1,93 \pm 0,14}{1,7-2,2}$

Примечание – Онтогенетические состояния особи: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное.*приведены параметры 4 листа сверху. **Над чертой – среднее значение ± ошибка среднего значения; под чертой – минимальное значение – максимальное значение. Прочерк означает отсутствие данных.

Приложение В

Характеристика особей *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы разных онтогенетических состояний

Параметр	Онтогенетическое состояние особи						
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>
Высота вегетативного побега, см	$\frac{0,36 \pm 0,03}{0,2-0,8}$	$\frac{0,45 \pm 0,04}{0,3-1,2}$	$\frac{0,87 \pm 0,08}{0,5-2,7}$	-	-	-	$\frac{0,37 \pm 0,04}{0,2-0,8}$
Высота генеративного побега, см	-	-	-	$\frac{13,70 \pm 1,14}{5,5-32,0}$	$\frac{15,56 \pm 0,84}{3,8-32,5}$	$\frac{4,35 \pm 0,43}{3,2-6,0}$	-
Длина листа, см*	$\frac{0,42 \pm 0,03}{0,1-0,8}$	$\frac{0,45 \pm 0,03}{0,3-0,8}$	$\frac{1,32 \pm 0,08}{0,7-2,4}$	$\frac{1,83 \pm 0,10}{1,1-3,2}$	$\frac{1,83 \pm 0,10}{1,1-3,2}$	$\frac{1,33 \pm 0,18}{1,1-1,7}$	$\frac{0,85 \pm 0,09}{0,6-1,1}$
Ширина листа, см*	$\frac{0,31 \pm 0,02}{0,1-0,7}$	$\frac{0,32 \pm 0,02}{0,2-0,6}$	$\frac{0,86 \pm 0,05}{0,5-1,7}$	$\frac{0,75 \pm 0,05}{0,4-1,5}$	$\frac{0,75 \pm 0,05}{0,4-1,5}$	$\frac{0,66 \pm 0,12}{0,5-0,9}$	$\frac{0,50 \pm 0,06}{0,4-0,8}$
Длина черешка, см*	$\frac{0,32 \pm 0,04}{0,1-1,1}$	$\frac{0,37 \pm 0,03}{0,2-0,7}$	$\frac{0,97 \pm 0,06}{0,5-2,2}$	$\frac{0,50 \pm 0,03}{0,2-1,1}$	$\frac{0,50 \pm 0,03}{0,2-1,1}$	$\frac{0,86 \pm 0,12}{0,7-1,1}$	$\frac{0,48 \pm 0,06}{0,2-0,6}$
Длина соцветия, см	-	-	-	$\frac{2,40 \pm 0,15}{1,1-4,7}$	$\frac{1,86 \pm 0,12}{0,3-4,2}$	$\frac{0,50 \pm 0,04}{0,3-0,6}$	-
Длина главного корня, см	$\frac{2,32 \pm 0,21}{1,0-5,9}$	$\frac{2,59 \pm 0,18}{1,1-4,6}$	$\frac{1,77 \pm 0,37}{0,7-4,9}$	-	-	-	-
Число боковых корней, шт.	$\frac{7,44 \pm 0,59}{2-12}$	$\frac{7,07 \pm 0,56}{3-14}$	$\frac{4,90 \pm 1,02}{2-11}$	-	-	-	-
Число придаточных корней, шт.	$\frac{1,16 \pm 0,16}{1-2}$	$\frac{1,27 \pm 0,09}{1-2}$	$\frac{12,25 \pm 0,88}{6-23}$	$\frac{26,40 \pm 1,37}{17-37}$	$\frac{71,17 \pm 3,25}{55-98}$	$\frac{55,00 \pm 1,73}{52-58}$	$\frac{17,00 \pm 1,39}{13-20}$
Диаметр корневища, см	-	-	$\frac{0,15 \pm 0,01}{0,1-0,3}$	$\frac{0,26 \pm 0,01}{0,2-0,4}$	$\frac{0,37 \pm 0,01}{0,3-0,5}$	$\frac{0,36 \pm 0,06}{0,3-0,5}$	$\frac{0,33 \pm 0,02}{0,3-0,4}$
Длина корневища, см	-	-	$\frac{1,00 \pm 0,06}{0,4-1,8}$	$\frac{1,78 \pm 0,09}{0,8-3,2}$	-	-	$\frac{0,61 \pm 0,03}{0,5-0,7}$

Примечание – Обозначения те же, что и в Приложении Б.

Приложение Г

Характеристика особей *Prunella vulgaris* стержне-кистекорневой жизненной формы разных онтогенетических состояний

Параметр	Онтогенетическое состояние особи						
	<i>j</i>	<i>im</i>	1 вариант онтогенеза		2 вариант онтогенеза	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>
			<i>v, g₀</i>	<i>g₁</i>	<i>v</i>		
Высота вегетативного побега, см	<u>0,46±0,02</u> 0,3-0,7	<u>0,66±0,04</u> 0,3-1,0	<u>1,61±0,15</u> 0,9-2,4	-	<u>1,89±0,14</u> 1,3-2,7	-	-
Высота генеративного побега, см	-	-	-	<u>20,06±1,64</u> 10,2-25,6	-	<u>38,65±4,29</u> 18-59	<u>13,02±1,30</u> 6,9-20,1
Число генеративных побегов, шт.	-	-	-	<u>6,80±0,49</u> 5-9	-	<u>62,30±5,32</u> 39-88	<u>14,80±2,49</u> 5-28
Длина листа, см*	<u>0,56±0,03</u> 0,3-0,7	<u>1,14±0,08</u> 0,7-2,3	<u>3,99±0,33</u> 2,6-5,3	<u>6,38±0,48</u> 4,3-8,6	<u>5,39±0,29</u> 4,1-6,7	<u>6,38±0,37</u> 5-8,4	<u>2,36±0,19</u> 1,3-3,4
Ширина листа, см*	<u>0,46±0,02</u> 0,3-0,6	<u>0,91±0,04</u> 0,6-1,5	<u>1,92±0,14</u> 1,0-2,4	<u>2,98±0,17</u> 2,2-3,7	<u>2,81±0,13</u> 2,1-3,5	<u>3,28±0,11</u> 2,8-3,9	<u>1,17±0,12</u> 0,6-1,7
Длина черешка, см*	<u>0,26±0,02</u> 0,1-0,5	<u>0,63±0,07</u> 0,2-1,8	<u>2,68±0,30</u> 0,9-4,5	<u>3,63±0,27</u> 2,2-5,0	<u>4,24±0,34</u> 3,2-6,9	<u>1,44±0,15</u> 0,7-2,2	<u>0,87±0,09</u> 0,4-1,2
Длина соцветия, см	-	-	-	<u>3,53±0,26</u> 2,5-5,2	-	<u>5,03±0,25</u> 3,9-6,0	<u>2,04±0,21</u> 1,1-3,4
Длина главного корня, см	<u>2,71±0,31</u> 0,7-5,8	<u>3,31±0,31</u> 1,2-8,6	<u>7,32±0,72</u> 4,5-11,3	<u>11,02±0,81</u> 7,5-15,1	<u>9,36±0,73</u> 6,6-14,8	<u>14,90±1,06</u> 11,5-22	-
Число боковых корней, шт.	<u>6,80±0,83</u> 2-15	<u>17,10±2,13</u> 3-45	-	-	-	-	-
Число придаточных корней, шт.	<u>0,24±0,10</u> 0-2	<u>0,72±0,29</u> 0-6	<u>21,40±3,31</u> 7-40	<u>182,10±46,88</u> 35-405	<u>170,00±20,38</u> 86-245	<u>290,20±36,97</u> 168-503	-
Диаметр куста, см			<u>7,03±0,46</u> 4,5-9,1	<u>14,50±0,63</u> 11,5-18,5	<u>13,81±0,47</u> 11,5-16,2	<u>34,01±1,63</u> 27,3-42,4	-

Примечание – *j, im*: выборка – 25 шт.; *приведены параметры 2 настоящего листа снизу; *v, g₀*: выборка – 10 шт.; приведены параметры 10 настоящего листа снизу; *g₁, g₂, g₃*: выборка – 10 шт.; приведены параметры 4 листа сверху. Число боковых корней в состояниях *v-g₃* не учтены. Остальные обозначения те же, что и в Приложении Б.

Приложение Д

Оценка достоверности различий средних значений потенциальной семенной продуктивности особей *Prunella vulgaris* разных жизненных форм естественных местообитаний по *t* - критерию Стьюдента

Показатель			Номер ценопопуляции					
			20''			21''		
			2012	2013	2014	2012	2013	2014
Номер ценопопуляции	2'		1,98	3,21*	3,18	3,81	6,57	5,23
		2012						
		2013	0,07	1,33	1,68	2,03	4,96	3,50
	9'	2014	-0,84	0,48	1,05	1,27	4,48	2,85
		2012	-1,16	0,03	0,68	0,76	3,56	2,14
		2013	-3,25	-2,07	-0,80	-1,18	1,78	0,22
		2014	-2,37	-1,05	-0,01	-0,14	3,27	1,49

Примечание – ЦП 2 – мятликово-ежовый лесной луг; ЦП 9 – манжетковый настоящий луг; ЦП 20 – злаково-хвощевый лесной луг; ЦП 21 – ежово-очитковый настоящий луг. 'Длиннокорневищная жизненная форма; "Кистекорневая жизненная форма; $t_{кр} = 2,06$ (при 95 % уровне значимости); *выявлены достоверные различия.

Приложение Е

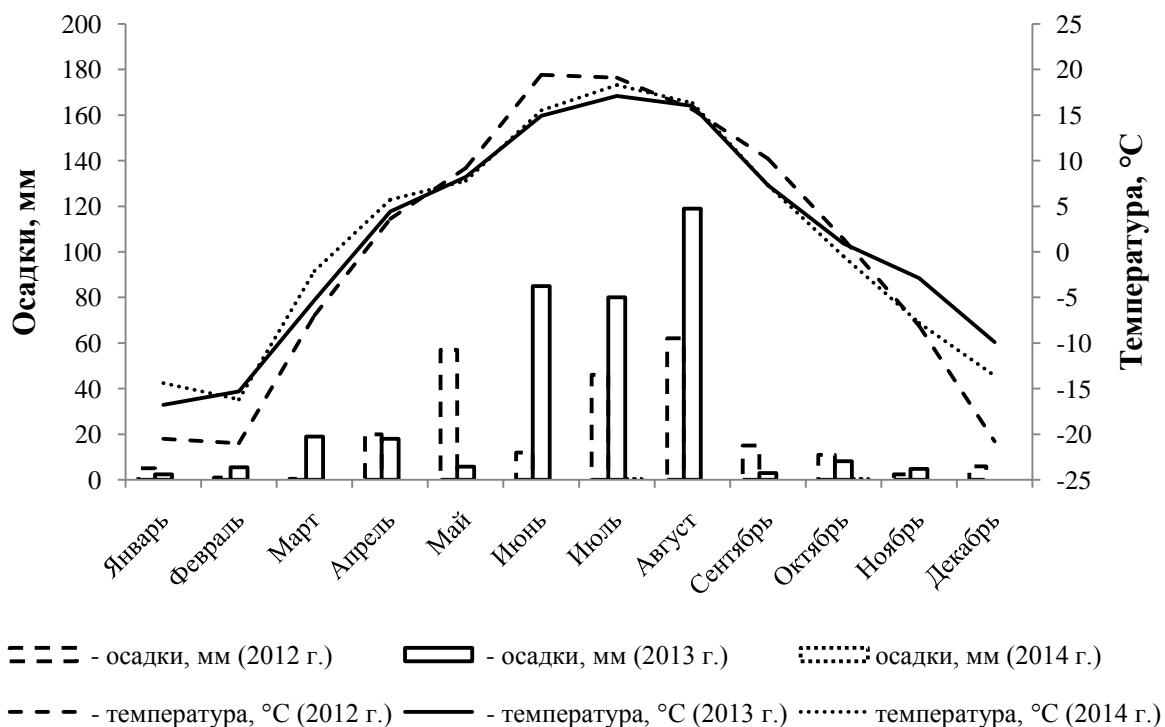


Рисунок Е.1 – Климатограмма 2012-2014 гг. (данные метеостанции окр. с. Усть-Бюр
 получены с сайта <http://rp5.ru>)

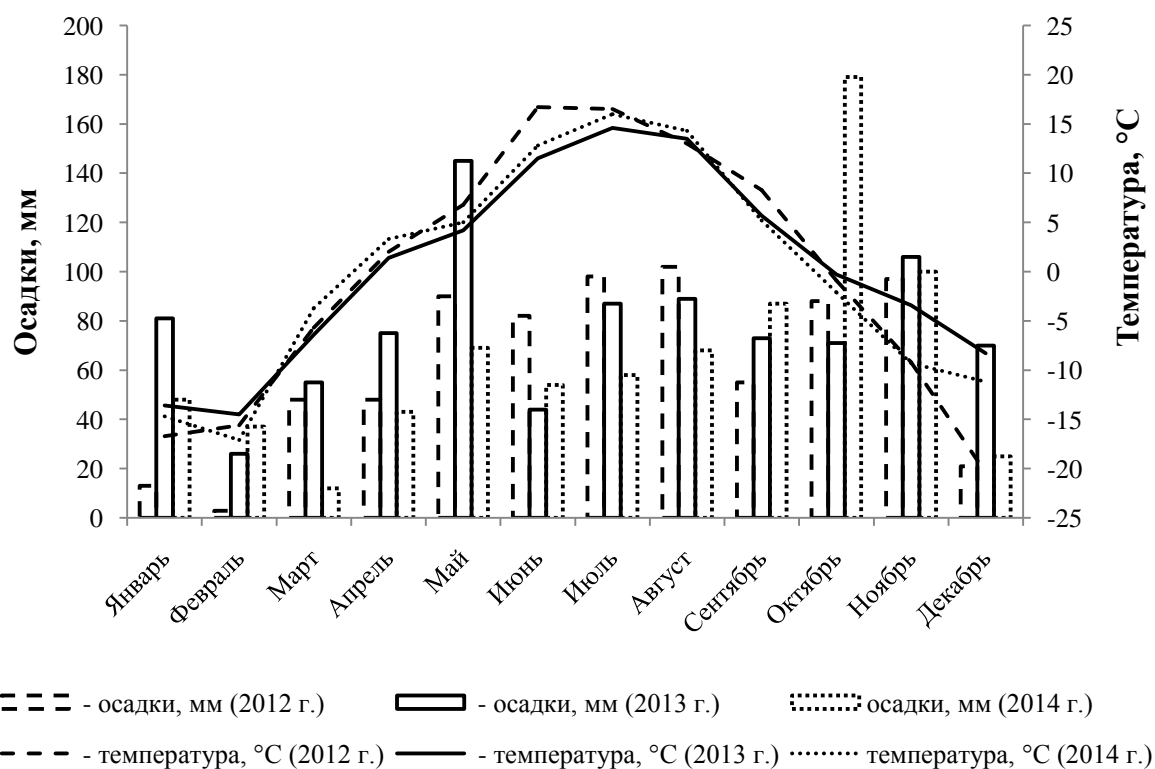


Рисунок Е.2 – Климатограмма 2012-2014 гг. (данные метеостанции п. Коммунар
 получены с сайта <http://rp5.ru>)

Продолжение приложения Е

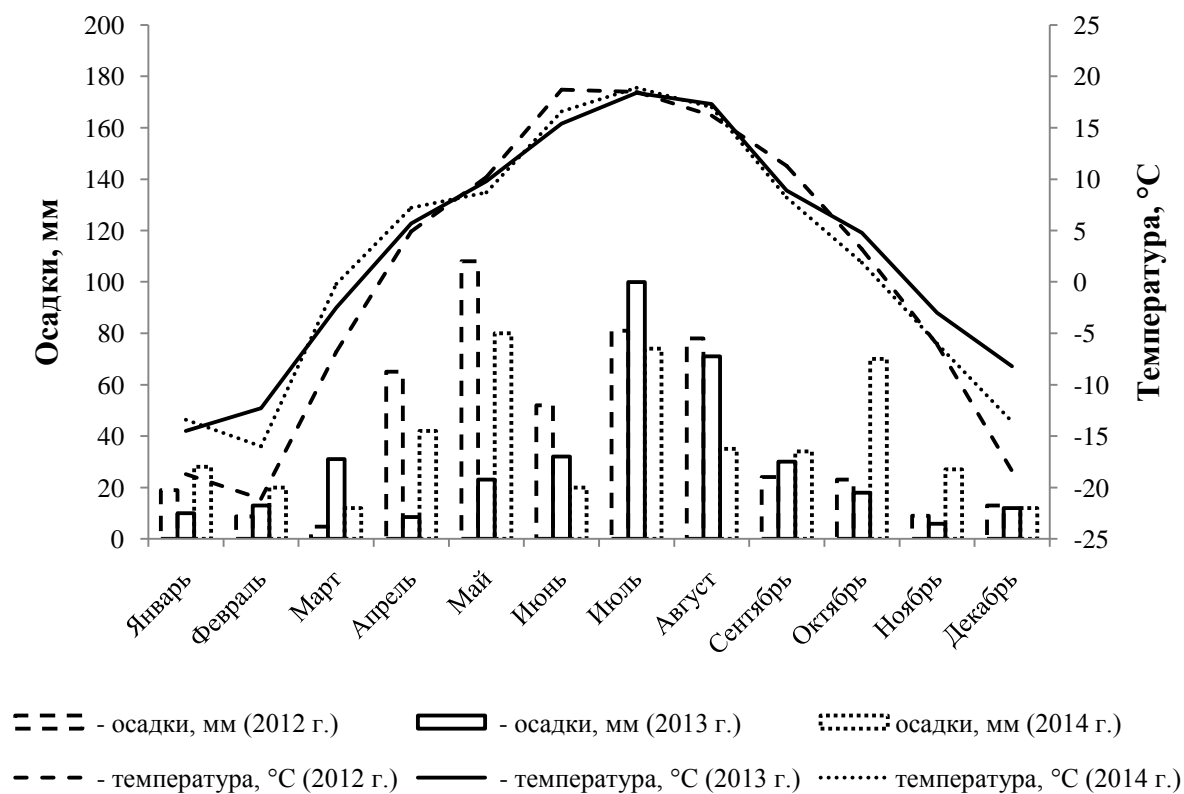


Рисунок Е.3 – Климатограмма 2012-2014 гг. (данные метеостанции г. Саяногорск получены с сайта <http://rp5.ru>)

Приложение Ж

Оценка достоверности различий средних значений ширины эремов у особей
Prunella vulgaris по *t* - критерию Стьюдента

Показатель		Номер ценопопуляции					
		2	9	20	21	И** (2012 г.)	И (2013 г.)
Номер ценопопуляции	2'		1,79	3,13*	-0,71	-2,83	-7,16
	9'			1,06	-2,24	-3,58	-7,07
	20''				-3,58	-4,92	-8,13
	21''					-2,12	-6,71

Оценка достоверности различий средних значений длины эремов у особей
Prunella vulgaris по *t* - критерию Стьюдента

Показатель		Номер ценопопуляции					
		2	9	20	21	И** (2012 г.)	И (2013 г.)
Номер ценопопуляции	2'		0,00	0,55	0,00	-1,66	-5,27
	9'			0,55	0,00	-1,66	-5,27
	20''				-0,71	-2,83	-7,42
	21''					-2,12	-6,72

Примечание – **Интродукция; $t_{кр} = 2,05$ (при 95 % уровне значимости). Остальные обозначения те же, что и в Приложении Д.

Приложение И

Корреляционная матрица размеров, массы и показателей прорастания эремов особей *Prunella vulgaris* из естественных местообитаний и условий интродукционного эксперимента

	Масса, г	Длина эремов, мм	Ширина эремов, мм	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %
Масса, г	1,00	0,30	0,23	0,66	0,54
Длина эремов, мм		1,00	0,96	0,82	0,82
Ширина эремов, мм			1,00	0,77	0,72
Всхожесть, %				1,00	0,96
Энергия прорастания, %					1,00

Приложение К

Оценка достоверности различий значений плотности (на площадках) особей *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы между разными ценопопуляциями по *t*-критерию Стьюдента

Показатель		Номер ценопопуляции																		
$t_{Эмп}$		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
$t_{кр}$ ($p=0,05$)																				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Номер ценопопуляции	1		1 2,31	1,5 2,31	0,9 2,23	2,9* 2,31	3,2 2,31	2,4 2,31	1,7 2,14	3,8** 2,26	1,7 2,31	1,7 2,23	2,7 2,31	1,8 2,14	2,4 2,31	3,6 2,31	2,1 2,31	3,2 2,31	3,3 2,31	1 2,14
	2			0,5 2,45	0,3 2,31	1,6 2,45	1,9 2,45	1,1 2,45	0 2,18	2,2 2,37	0,5 2,45	0 2,31	1,4 2,45	1,9 2,18	1,2 2,45	2,2 2,45	0,8 2,45	1,8 2,45	2,0 2,45	2,1 2,18
	3				0,8 2,31	0,8 2,45	1,0 2,45	0,5 2,45	0,9 2,18	1,3 2,37	0 2,45	0,8 2,31	0,7 2,45	2,2 2,18	0,5 2,45	1,3 2,45	0 2,45	1,0 2,45	1,2 2,45	2,8 2,18
	4					2,1 2,31	2,4 2,31	1,6 2,31	0,4 2,14	3,0 2,26	0,9 2,31	0,5 2,23	1,9 2,31	2,2 2,14	1,7 2,31	2,8 2,31	1,2 2,31	2,4 2,31	2,6 2,31	2,2 2,14
	5						0,7 2,45	0,3 2,45	3,2 2,18	1,2 2,37	1,2 2,45	5,2 2,31	0,3 2,45	2,6 2,18	0,3 2,45	1,5 2,45	2,3 2,45	0,6 2,45	0,9 2,45	4,8 2,18
	6							0,7 2,45	3,7 2,18	0,4 2,37	1,6 2,45	5,9 2,31	0,8 2,45	2,8 2,18	0,7 2,45	0,8 2,45	2,9 2,45	0,2 2,45	0,4 2,45	5,2 2,18
	7								2,2 2,18	1,0 2,37	0,7 2,45	2,3 2,31	0,1 2,45	2,5 2,18	0 2,45	1,2 2,45	0,8 2,45	0,6 2,45	0,9 2,45	4,0 2,18
	8									4,6 2,16	1,1 2,18	0,2 2,14	2,8 2,18	3,2 2,10	2,3 2,18	4,4 2,18	1,6 2,18	3,8 2,18	3,9 2,18	3,8 2,10
	9										2,1 2,37	6,9 2,26	1,3 2,37	3,2 2,16	1,1 2,37	0,4 2,37	3,5 2,37	0,8 2,37	0,1 2,37	6,1 2,16
	10											1,1 2,31	1,0 2,45	2,2 2,18	0,8 2,45	2,1 2,45	0,1 2,45	1,7 2,45	1,8 2,45	3,2 2,18
	11												3,9 2,31	2,5 2,14	2,5 2,31	6,7 2,31	2,7 2,31	7,7 2,31	4,9 2,31	3,4 2,14
	12													2,6 2,18	0,1 2,45	1,4 2,45	1,6 2,45	0,8 2,45	1,0 2,45	12 2,18

Продолжение приложения К

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>	<i>18</i>	<i>19</i>	<i>20</i>	<i>21</i>
Номер ценопопуляции	13														2,5 2,18	2,9 2,18	2,3 2,18	2,7 2,18	2,8 2,18	1,8 2,10
	14															1,2 2,45	1,0 2,45	0,6 2,45	0,9 2,45	4,2 2,18
	15																3,6 2,45	1,2 2,45	0,2 2,45	5,7 2,18
	16																	3,9 2,45	2,6 2,45	3,7 2,18
	17																		0,6 2,45	5,2 2,18
	18																			5,3 2,18
	19																			

Примечание – *Ценопопуляции, эмпирическое значение которых находится в зоне неопределенности; **ценопопуляции, эмпирическое значение которых находится в зоне значимости, то есть, выявлены достоверные различия.

Приложение Л

Оценка достоверности различий значений плотности (на площадках) особей *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы между разными ценопопуляциями по U-критерию Манна-Уитни

Показатель		Номер ценопопуляции																		
U _{Эмп}		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
U _{кр} (p=0,05)																				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Номер ценопопуляции	1		9 3	9 3	11,5 7	0** 3	0 3	3* 3	18 14	0 5	5 3	14 7	0 3	15 14	2 3	0 3	3,5 3	0 3	0 3	22 14
	2			3,5 1	12 3	4 1	4 1	4,5 1	16 7	5 2	5 1	6 3	4 1	10 7	3 1	3 1	4 1	4 1	3 1	6,5 7
	3				12 3	4 1	4 1	6,5 1	18 7	5 2	7 1	9 3	4 1	6 7	4 1	4 1	4 1	4 1	4 1	6 7
	4					2 3	1 3	5 3	29,5 14	0 5	8 3	15,5 7	4 3	11 14	5 3	1 3	7,5 3	0 3	1 3	11,5 14
	5						5 1	8 1	1 7	5 2	4 1	0 3	6 1	0 7	5 1	4 1	1 1	5 1	5 1	0 7
	6							7 1	1 7	8 2	4 1	0 3	4,5 1	0 7	5 1	6 1	1 1	7 1	7 1	0 7
	7								6,5 7	6,5 2	5 1	6 3	8 1	2 7	7 1	4 1	5 1	6 1	5 1	2 7
	8									0 11	15 7	29,5 14	6 7	15,5 27	5,5 7	0 7	9,5 7	0 7	1 7	13 27
	9										3 2	0 5	6 2	0 11	5 2	9 2	0 2	7 2	8 2	0 11
	10											8 3	6 1	4 7	5,5 1	3 1	7,5 1	4 1	3 1	3 7
	11												0 3	9 14	2 3	0 3	2 3	0 3	0 3	9 14
	12													0 7	8 1	3 1	4 1	6 1	4 1	0 7

Продолжение приложения Л

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>	<i>18</i>	<i>19</i>	<i>20</i>	<i>21</i>
Номер ценопопуляции	13														1,5 7	0 7	2 7	0 7	0 7	38,5 27
	14															4 1	5 1	4 1	5 1	1 7
	15																0 1	5 1	7 1	0 7
	16																	0 1	1 1	1 7
	17																		7 1	0 7
	18																			0 7
	19																			

Примечание – Обозначения те же, что и в Приложении К.

Приложение М

Оценка достоверности различий значений плотности (на площадках) особей *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы между разными ценопопуляциями по *t*-критерию Стьюдента

Показатель		Номер ценопопуляции				
$t_{Эмп}$		20	21	22	23	24
$t_{кр}$ ($p=0,05$)						
Номер ценопопуляции	20		2,7* 2,31	5,3** 2,31	2,9 2,23	3,9 2,31
	21			3,4 2,45	0,2 2,31	1,6 2,45
	22				2,5 2,31	1,3 2,45
	23					1,2 2,31
	24					

Примечание – Обозначения те же, что и в Приложении К.

Продолжение приложения М

Оценка достоверности различий значений плотности (на площадках) особей *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы между разными ценопопуляциями по U-критерию Манна-Уитни

Показатель		Номер ценопопуляции				
$U_{Эмп}$		20	21	22	23	24
$U_{Кр}$ ($p=0,05$)						
Номер ценопопуляции	20		1** 3	0 3	3 7	0 3
	21			0 1	11 3	3 1
	22				2* 3	4,5 1
	23					6 3
	24					

Примечание – Обозначения те же, что и в Приложении К.

Приложение Н

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы

№ ЦП	Число особей в онтогенетическом состоянии, % от общего числа						
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>ss</i>
	Слабонарушенные сообщества						
1	7,8	4,5	57,1	17,6	10,9	1,1	1,0
2	0,4	1,7	50,8	26,1	20,2	0,4	0,4
3	3,9	5,2	71,3	16,6	2,2	-	0,8
4	5,5	14,5	42,0	29,0	7,8	0,6	0,6
5	10,5	8,1	32,1	31,8	11,1	4,2	2,2
6	4,0	6,7	65,2	16,8	6,0	-	1,1
7	26,6	5,5	46,7	15,6	2,0	1,5	1,1
8	1,6	3,4	59,5	30,6	4,9	-	-
9	6,6	25,6	39,8	21,2	4,6	0,3	1,9
10	36,2	13,2	34,6	12,6	2,8	-	0,3
	Несформированные сообщества						
11	11,2	27,2	47,8	7,2	5,5	1,1	-
13	*_	20,0	13,1	45,0	21,9	-	-
	Сообщества с интенсивной антропогенной нагрузкой						
12	-	1,0	59,3	36,7	1,5	-	1,5
14	2,5	4,5	74,6	16,4	-	-	2,0
15	-	3,2	65,6	29,6	1,6	-	-
16	-	1,3	66,6	28,1	3,4	-	0,6
17	-	-	90,9	5,5	2,7	-	0,9
18	-	0,8	85,3	13,9	-	-	-
19	-	-	67,0	33,0	-	-	-

Примечание – *Особи в данном онтогенетическом состоянии отсутствуют.

Приложение II

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы

№ ЦП	Число особей в онтогенетическом состоянии, % от общего числа						
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>ss</i>
20	9,4	1,9	45,3	26,4	17,0	*-	-
21	9,7	32,9	38,0	15,2	2,1	0,3	1,8
22	53,3	11,1	14,3	11,8	6,1	2,9	0,5
23	0,6	8,8	47,1	31,6	8,5	2,5	0,9
24	2,1	15,5	34,5	32,4	6,3	6,0	3,2

Примечание – *Особи в данном онтогенетическом состоянии отсутствуют.

Приложение Р

Корреляционные матрицы организменных признаков *Prunella vulgaris*
длиннокорневищной жизненной формы

ЦП 1	Число ГП*, шт.	Высота ГП, см	Число ВП**, шт.	ПСП***шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	0,13	0,40	-0,31	0,60
Высота ГП, см		1,00	0,51	0,14	0,52
Число ВП, шт.			1,00	-0,18	0,84
ПСП, шт./особь				1,00	-0,26
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 2	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	-0,11	0,05	0,07	0,39
Высота ГП, см		1,00	0,00	0,79	0,49
Число ВП, шт.			1,00	-0,15	0,53
ПСП, шт./особь				1,00	0,37
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 4	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	-0,28	0,80	0,33	0,75
Высота ГП, см		1,00	0,02	0,53	0,33
Число ВП, шт.			1,00	0,20	0,80
ПСП, шт./особь				1,00	0,63
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 5	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	0,22	0,63	0,02	0,66
Высота ГП, см		1,00	0,54	0,66	0,57
Число ВП, шт.			1,00	0,48	0,73
ПСП, шт./особь				1,00	0,32
Биомасса растения g2, г					1,00

Продолжение приложения Р

ЦП 6	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	0,13	-0,54	0,12	-0,45
Высота ГП, см		1,00	-0,27	-0,86	-0,20
Число ВП, шт.			1,00	0,29	0,76
ПСП, шт./особь				1,00	0,37
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 8	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	-0,20	0,66	0,16	0,27
Высота ГП, см		1,00	-0,36	0,44	0,47
Число ВП, шт.			1,00	0,11	0,35
ПСП, шт./особь				1,00	0,29
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 10	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	-0,25	0,50	0,21	0,60
Высота ГП, см		1,00	-0,59	0,65	0,25
Число ВП, шт.			1,00	0,07	0,47
ПСП, шт./особь				1,00	0,82
Биомасса растения g2, г					1,00

Примечание – *Генеративный побег; **вегетативный побег; ***потенциальная семенная продуктивность.

Приложение С

Корреляционные матрицы организменных признаков *Prunella vulgaris*
кистекорневой жизненной формы

ЦП 20	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	0,50	0,26	0,22	0,88
Высота ГП, см		1,00	0,25	0,81	0,57
Число ВП, шт.			1,00	-0,21	0,19
ПСП, шт./особь				1,00	-0,00
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 21	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	0,41	0,84	0,02	0,95
Высота ГП, см		1,00	0,63	-0,82	0,49
Число ВП, шт.			1,00	0,35	0,88
ПСП, шт./особь				1,00	0,20
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 22	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	-0,22	-0,00	0,05	0,49
Высота ГП, см		1,00	0,68	-0,85	0,57
Число ВП, шт.			1,00	0,75	0,41
ПСП, шт./особь				1,00	0,55
Биомасса растения g2, г					1,00

ЦП 23	Число ГП, шт.	Высота ГП, см	Число ВП, шт.	ПСП, шт./особь	Биомасса растения g2, г
Число ГП, шт.	1,00	-0,34	0,70	-0,34	0,84
Высота ГП, см		1,00	0,25	-0,87	0,04
Число ВП, шт.			1,00	0,03	0,81
ПСП, шт./особь				1,00	-0,04
Биомасса растения g2, г					1,00

Примечание – Обозначения те же, что и в Приложении Р.

Приложение Т

Оценка достоверности различий средних значений организменных признаков особей *Prunella vulgaris* длиннокорневищной жизненной формы между разными ценопопуляциями по *t*-критерию Стьюдента

	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 8	ЦП 10
Число генеративных побегов, шт.							
ЦП 1	0,00	-4,23**	-1,09	-3,82	-2,03	-1,97	-0,66
ЦП 2		0,00	3,09	0,00	2,37	2,92	3,61
ЦП 4			0,00	-2,85	-0,82	-0,48	0,48
ЦП 5				0,00	2,20	2,67	3,30
ЦП 6					0,00	0,45	1,35
ЦП 8						0,00	1,09
Высота генеративных побегов, см							
ЦП 1	0,00	-3,35	0,15	-3,58	-6,34	0,11	0,06
ЦП 2		0,00	1,20	0,32	-2,22	3,23	2,21
ЦП 4			0,00	-1,02	-3,99	2,15	1,58
ЦП 5				0,00	-2,86	3,38	2,13
ЦП 6					0,00	5,98	3,95
ЦП 8						0,00	0,00
Число вегетативных побегов, шт.							
ЦП 1	0,00	0,93	3,02	0,86	-1,69	2,24	-0,25
ЦП 2		0,00	1,58	-0,11	-2,12	0,69	-0,85
ЦП 4			0,00	-1,79	-3,09	-1,51	-2,01
ЦП 5				0,00	-2,09	0,88	-0,79
ЦП 6					0,00	2,65	1,26
ЦП 8						0,00	-1,42
Потенциальная семенная продуктивность растения g_2 , шт./особь							
ЦП 1	0,00	-2,58	0,32	-1,69	-2,75	-1,04	-0,11
ЦП 2		0,00	2,90	0,67	-0,41	1,72	2,52
ЦП 4			0,00	-1,98	-3,04	-1,38	-0,44
ЦП 5				0,00	-1,01	0,85	1,62
ЦП 6					0,00	1,98	2,70
ЦП 8						0,00	0,95
Биомасса растения g_2 , г							
ЦП 1	0,00	-3,66	0,99	-3,80	-5,29	0,35	-1,54
ЦП 2		0,00	3,90	0,50	-0,25	3,76	2,41
ЦП 4			0,00	-4,05	-5,43	-0,74	-1,99
ЦП 5				0,00	-0,88	3,93	2,20
ЦП 6					0,00	5,43	3,31
ЦП 8						0,00	-1,71

Примечание – $t_{кр} = 2,26$ (при 95 % уровне значимости); ** выявлены достоверные различия.

Продолжение приложения Т

Оценка достоверности различий средних значений организменных признаков особей *Prunella vulgaris* кистекорневой жизненной формы между разными ценопопуляциями по *t*-критерию Стьюдента

	ЦП 20	ЦП 21	ЦП 22	ЦП 23
Число генеративных побегов, шт.				
ЦП 20	0,00	1,56	3,68**	-0,36
ЦП 21		0,00	1,29	-1,62
ЦП 22			0,00	-3,14
Высота генеративных побегов, см				
ЦП 20	0,00	8,27	4,88	9,76
ЦП 21		0,00	-2,58	2,04
ЦП 22			0,00	4,00
Число вегетативных побегов, шт.				
ЦП 20	0,00	-2,22	-2,85	-4,61
ЦП 21		0,00	-0,19	-0,85
ЦП 22			0,00	-0,75
Потенциальная семенная продуктивность растения g_2 , шт./особь				
ЦП 20	0,00	3,21	3,50	7,68
ЦП 21		0,00	-0,29	3,20
ЦП 22			0,00	4,70
Биомасса растения g_2 , г				
ЦП 20	0,00	5,00	5,38	6,25
ЦП 21		0,00	-0,63	0,45
ЦП 22			0,00	1,70

Примечание – $t_{кр} = 2,26$ (при 95 % уровне значимости); **выявлены достоверные различия.