

На правах рукописи



Пархоменко Василий Михайлович

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
ЗВЕРОБОЯ ПРОДЫРЯВЛЕННОГО (*HYPERICUM PERFORATUM* L.)
В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

03.02.01 – ботаника

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Саратов – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского» на кафедре методики преподавания биологии и экологии и в отделе биологии и экологии растений учебно-научного центра «Ботанический сад» СГУ

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Кашин Александр Степанович

Официальные оппоненты: Степанов Сергей Александрович,
доктор биологических наук, профессор,
Саратовский государственный университет
им. Н.Г. Чернышевского, заведующий кафедрой
микробиологии и физиологии растений

Шевченко Екатерина Николаевна,
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент,
Саратовский аграрный государственный
университет им. Н.И. Вавилова, доцент кафедры
ботаники и экологии

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Калмыцкий государственный университет»

Защита состоится 20 декабря 2012 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.243.13 при ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского» по адресу: 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83. E-mail: biosovet@sgu.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке им. В.А. Артисевич ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского»

Автореферат разослан «19» ноября 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



С.А. Невский

Общая характеристика работы

Актуальность темы диссертации. В исследовании биологии видов особое значение приобретает выявление особенностей популяционной адаптации растений к существующим эколого-ценотическим условиям: изучение разнообразия жизненных форм, способов самоподдержания, возрастной структуры и плотности ценопопуляций (ЦП), изменчивости морфологических параметров, их динамики в конкретных эколого-ценотических условиях и т.п. Данный подход является актуальным для прогнозирования состояния, рационального использования, восстановления естественных и создания искусственных популяций хозяйственно-ценных видов лекарственных растений и сохранения биоразнообразия в целом.

Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), по данным Европейского научного объединения фитотерапии, является одним из самых популярных лекарственных растений в мире (ВНО, 2002) и входит в фармакопеи многих стран (Соколов, 1985). Заготовка растительного сырья *H. perforatum* в естественной среде обитания не удовлетворяет запросы рынка, поэтому необходимо введение его в культуру в различных регионах России (Сенькина, 1997; Эчишвили, 2010). В Саратовской области *H. perforatum* также не имеет достаточной сырьевой базы и может заготавливаться только для нужд местного населения в ограниченном объеме (Забалуев, 2000). При интродукции в ботанических садах нашей страны и стран ближнего зарубежья было показано, что различия, наблюдающиеся в естественных популяциях, сохраняются в культуре (Тюрина, 1985; Курамагомедов и др., 2008). *H. perforatum* успешно введен в культуру в УНЦ «Ботанический сад» Саратовского государственного ун-та им. Н.Г. Чернышевского и рекомендован для введения в культуру в Саратовской области (Шилова, 1993). Однако для достижения должной эффективности этой работы необходимо углубленное изучение биологии и экологии вида в естественных условиях произрастания.

Цель исследования: выявить биологические особенности и структуру ценопопуляций *H. perforatum* в различных экологических и ценотических условиях Саратовской области.

Задачи исследования:

1. Определить флористическое разнообразие и структуру растительных сообществ с участием *H. perforatum* и условия их местообитаний.
2. Изучить распространение, жизненные формы *H. perforatum* и особенности возобновления его ценопопуляций.
3. Оценить изменчивость и пластичность морфологических параметров особей *H. perforatum*.
4. Выявить структуру ценопопуляций *H. perforatum*.

Научная новизна полученных результатов. Впервые в Поволжье проведено комплексное исследование *H. perforatum*. Изучены растительные сообщества с его участием. Определены изменчивость и пластичность широкого набора морфологических параметров особей *H. perforatum*. Проведено исследование разнообразия жизненных форм данного вида, динамика возрастной и виталитетной структур его ЦП, определен базовый возрастной спектр. Впервые жизненная стратегия *H. perforatum* установлена на основании результатов морфологического и фитоценотического анализов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Расширены представления о биологии и экологии *H. perforatum* и особенности его адаптации к различным эколого-ценотическим условиям. Подтверждена неустойчивость ЦП *H. perforatum* в

условиях антропогенного воздействия. Основные результаты работы могут использоваться при составлении справочников, учебных пособий, а также в ВУЗах в курсах морфологии, популяционной биологии и экологии растений, по ботаническому ресурсоведению; при разработке методов сохранения биоразнообразия. Результаты исследования могут быть использованы для отбора исходного материала при введении исследуемого вида в культуру.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на VIII и IX Международных науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2009–2010), VIII Международной конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2009), Всероссийской науч. конф. «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий» (Самарская Лука, 2009), Всероссийской науч. конф. «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011), Всероссийской науч.-практ. конф. «Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова», посвященной 100-летию со дня рождения проф. В.Е. Тимофеева (Самара, 2012), I – III Региональных науч. конф. молодых ученых (Саратов, 2009–2011), студенческих науч. конф. биологического факультета СГУ им. Н.Г. Чернышевского (Саратов, 2007–2008).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 21 работа, в том числе три – в изданиях, рекомендуемых Перечнем ВАК РФ.

Декларация личного участия. Автор лично провел в 2006–2012 гг. экспедиционные исследования, включающие сбор гербарного материала, геоботаническое описание сообществ, описание возрастной структуры ЦП, измерение морфологических параметров растений. Анализ и обработка полученных данных осуществлены автором самостоятельно, по плану, согласованному с научным руководителем. Доля личного участия автора в подготовке и написании совместных публикаций составляет 60–70%.

Связь работы с научными программами, темами. Работа выполнялась в рамках проекта Аналитической ведомственной целевой программы Министерства науки и образования РФ «Развитие научного потенциала высшей школы (2006–2008 гг.)» «Выявление влияния отдельных факторов внешней среды на продуктивность естественных и экспериментальных популяций лекарственных растений в Нижнем Поволжье».

Объем и структура диссертации. Диссертация содержит 261 страницу машинописного текста, включает 10 таблиц и 27 рисунков. Состоит из введения, 8 глав, выводов, рекомендаций и 8 приложений. Список литературы включает 379 источников, в том числе 142 зарубежных.

Положения, выносимые на защиту.

1. В Саратовской области ценопопуляции *H. perforatum* в большинстве случаев имеют левосторонний полночленный или прерывистый возрастной спектр с преобладанием виргинильных особей.

2. Пластичность корреляционной структуры, высокая скоррелированность показателей продуктивности особи и сильная изменчивость большинства морфологических параметров позволяют *H. perforatum* обитать в широком спектре экологических условий.

3. В условиях Саратовской области для *H. perforatum* характерна смешанная конкурентно-стресс-толерантно-рудеральная стратегия с преобладанием рудеральной. Вид обитает в сообществах, характеризующихся нестабильностью или нарушенностью их структуры.

Основное содержание работы

Глава 1. АРЕАЛ, БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И РЕСУРСНОЕ ЗНАЧЕНИЕ *H. PERFORATUM* (обзор литературы)

В главе дается обзор литературных источников об ареале (Атлас..., 1980; Флора..., 1987; Сенников, 1996 и др.), систематическом положении (Тахтаджян, 1987; Melchior, 1964; Langmeyer, 2004 и др.), морфологическом строении (Горшкова, 1949; Баяндина, 2003; Awang, 1991 и др.), жизненных формах, размножении (Гонтарь, 1995; Дубровная, Казанчикова, 2011 и др.), онтогенезе (Гонтарь, 2002; Портнягина и др., 2009; Мазей, 2010 и др.), виталитетном состоянии, возрастной структуре и плотности ЦП *H. perforatum* (Злобин, Бондарева, 2000; Гонтарь, Курочкина, 2005; Дубровная, Мавлюдова, 2010 и др.). Показана степень изученности изменчивости и пластичности морфологических параметров особей *H. perforatum* в культуре (Ражинскойте, 1970; Тюрина и др., 1983; Худякова, 1989; Портнягина и др., 2009; Roblek et al., 2008 и др.) и в естественной среде обитания (Пихлик, 1993; Гонтарь, 2000, 2002; Мингажева и др., 2009 и др.), а также приведена эколого-ценотическая характеристика его местообитаний (Раменский, 1956; Иллюстрированный..., 2004 и др.) и ее влияние на *H. perforatum* (Waters, Pigott, 1971; Gaudin et al., 1999; Обратов-Петковић и др., 2004 и др.). Приводится ресурсное значение *H. perforatum* (Соколов, 1985; Беленовская, Буданцев, 2004; Husain et al., 2011; Arsić et al., 2012 и др.).

Анализ отечественных и зарубежных литературных источников по вопросам о жизненных формах *H. perforatum*, возобновлении, плотности, возрастной и виталитетной структур его ЦП, изменчивости и пластичности морфологических параметров его особей в естественной среде обитания и эколого-ценотической стратегии данного вида позволил сделать заключение о недостаточной степени их изученности.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для анализа распространения *H. perforatum* в Саратовской области использовались гербарные образцы из гербариев SARAT, SARP и SARBG, данные литературы (Забалуев, 2000) и личные маршрутные наблюдения (2006–2012 гг.). Жизненные формы вида выделялись по системе И.Г. Серебрякова (1962, 1964).

Полевые исследования проводились в фазе массового цветения растений данного вида в 2006–2010 гг. Были изучены 44 его ЦП степных, луговых, лесных, экотонных и антропогенно-трансформированных (на залежах и в молодых лесопосадках) местообитаний в 17 административных районах Саратовской области. Охвачены все природные зоны и подзоны области.

Изучение растительных сообществ с участием *H. perforatum* и структуры его ЦП проводилось по общепринятым методикам (Алехин, 1938; Корчагин, 1964; Работнов, 1964 и др.). Для анализа отмеченных видов по жизненным формам, эколого- и ценотическим группам использовались данные литературы (Раменский; 1956; Плаксина, 2002; Матвеев, 2006; Горин и др., 2008, Серова, Березуцкий, 2008 и др.) и личные наблюдения. Видовые названия растений приводятся по сводке С.К. Черепанова (1995). Определение экологических режимов местообитаний проводилось методом фитоиндикации (Матвеев, 2006). Морфологическое

исследование особей *H. perforatum* проводилось общепринятыми методами (Методика..., 1948; Забалуев, Шевченко, 2005). Для этого в каждой его ЦП случайным образом изымалось 30–100 зрелых генеративных особей. За особь принималось растение семенного происхождения или рамета, являющаяся элементарной единицей фитогенного поля (Уранов, 1965; Смирнова, 1976 и др.). У исследуемых особей измерялось 23 морфологических параметра. Выявление взаимообусловленной изменчивости анализируемых параметров проводилось методом корреляционного анализа (Шмидт, 1984). Согласованная изменчивость признаков и структура изменчивости определялись по Н.С. Ростовской (2002). Возрастное состояние особей устанавливалось по Т.А. Работнову (1950) и А.А. Уранову (1975) с учетом описания Э.М. Гончарь (2002). Тип возрастного спектра определялся по Л.Б. Заугольной с соавт. (Ценопопуляции..., 1988), тип ЦП – по Т.А. Работнову (1950) и Л.А. Животовскому (2001), индекс восстановления – по Л.А. Жуковой (1987). Анализ виталитета ЦП выполнялся по Ю.А. Злобину (1980, 1989). Индекс виталитета ЦП и онтогенетическая стратегия вида определялись по А.Р. Ишбирдину и М.М. Ишмуратовой (2004). Тип эколого-ценотической стратегии оценивался по системе Раменского-Грайма (Раменский, 1935; Grime, 1979 и др.). Статистическая обработка данных проводилась общепринятыми методами (Гумблер, Генкин, 1973; Лакин, 1990; Давиденко и др., 2006 и др.) с использованием программы Statistica 6.0 и средств Microsoft Office Excel.

Глава 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В связи со значительной протяженностью в широтном направлении, территория Саратовской области расположена в трех климатических зонах – лесостепной, степной (богаторазнотравно-типчаково-ковыльная, разнотравно-типчаково-ковыльная и типчаково-ковыльная подзоны) и полупустынной (подзона пустынных комплексных степей) (Природа..., 1941; Лавренко, 1947; Тарасов, 1977).

Своеобразие климата состоит в его аридности, высокой степени континентальности и большой изменчивости погоды от года к году. Характерны холодная малоснежная зима, короткая засушливая весна и сухое лето. Континентальность климата в области возрастает с северо-запада на юго-восток. В этом же направлении увеличивается годовая амплитуда колебания температуры воздуха и уменьшается количество осадков (Природа..., 1956; Пряхина, 2011 и др.).

Почвенный покров сформирован в условиях континентального и аридного климата, сложного рельефа, пестрого состава почвообразующих пород, разновозрастности различных частей территории, под влиянием лесной, степной и полупустынной растительности. На территории области преобладают черноземные и каштановые почвы (Природа..., 1956; Болдырев, 1997 и др.).

В главе приводятся данные об особенностях растительного покрова Саратовской области (Тарасов, 1977; Гребенюк, 2003, 2005; Болдырев, 2005; Давиденко, 2011; Невский, 2011; Пискунов, 2011 и др.) и метеорологические данные в годы полевых исследований.

Глава 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ *H. PERFORATUM* И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЕГО ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

В Правобережье *H. perforatum* встречается повсеместно, а в Левобережье граница распространения проходит примерно по линии с. Чкалово – с. Миус – пос. Гусарка – с. Меловое, т.е. в большей части типчаково-ковыльной подзоны степной зоны и подзоны пустынных комплексных степей данный вид не обнаружен (рис. 1). По всей видимости, его распространение в Левобережье лимитируют климатические факторы.

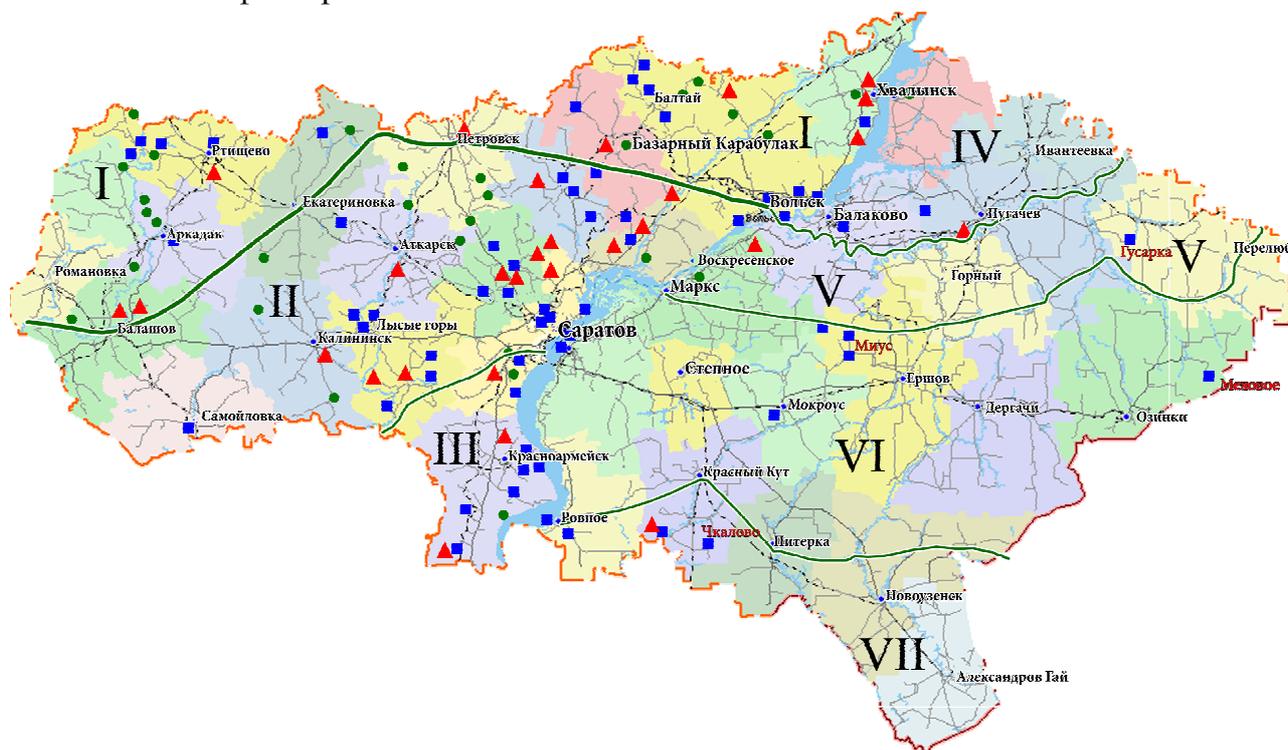


Рис. 1. Распространение *H. perforatum* в Саратовской обл. и местонахождение исследованных ЦП. Условные обозначения: I – лесостепная зона; подзоны степной зоны (II, IV – богаторазнотравно-типчаково ковыльная, III, V – разнотравно-типчаково-ковыльная, VI – типчаково-ковыльная); VII – подзона пустынных комплексных степей полупустынной зоны. Местонахождения *H. perforatum*: ▲ – исследованные ЦП, ■ – гербарные сборы, ● – по данным литературы (Забалуев, 2000).

В районе исследования *H. perforatum* были отмечены три жизненные формы: стержнекорневая, длиннокорневищная и длиннокорневищно-стержнекорневая. Самоподдержание ЦП особей данного вида с длиннокорневищно-стержнекорневой и длиннокорневищной жизненными формами, которые приурочены к типичным его местообитаниям (поляны, опушки, суходольные луга, лесные и степные участки), осуществлялось преимущественно вегетативным и, в меньшей степени, семенным способами. Особи со стержнекорневой жизненной формой встречались только на залежах или в молодых ЦП. Самоподдержание таких ЦП было только семенным. В районе исследования преобладало вегетативное возобновление ЦП *H. perforatum* (в условиях сильного стресса оно было единственным). У некоторых его особей вегетативное размножение наблюдалось в виргинильном возрастном состоянии, что отличается от данных Э.М. Гонтарь (2002), по наблюдениям которой вегетативное размножение имеет место только у зрелых генеративных особей *H. perforatum*.

Глава 5. СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ *H. PERFORATUM* И УСЛОВИЯ ИХ МЕСТООБИТАНИЙ

Число видов отдела Magnoliophyta, встречающихся в сообществах с *H. perforatum*, в разных местообитаниях колебалось от 20 до 95. В исследованных сообществах обнаружено 405 видов сосудистых растений, относящихся к 229 родам 61 семейства. Больше половины видов (57.9%) встречалась в 1–3 исследованных местообитаниях, причем 28.7% – лишь в одном. Для 84.1% сообществ обнаружен только один общий вид – *Poa angustifolia*, для 77.3% – *Achillea stepposa* и *Elytrigia repens*, 75.0% – *Potentilla argentea*, 68.2% – *Agrimonia eupatoria*, 65.9% – *Euphorbia virgata*, 63.6% – *Galium verum*, 61.4% – *Cichorium intybus*, 54.5% – *Berteroa incana*, *Convolvulus arvensis* и *Securigera varia*, 50.0% – *Medicago romanica*, *Origanum vulgare* и *Scabiosa ochroleuca*. Вышеперечисленные виды можно рассматривать как сопутствующие *H. perforatum*. В изученных сообществах из жизненных форм преобладали многолетние травы (стержнекорневые, короткокорневищные, длиннокорневищные) и гемикриптофиты. Среди экологических групп доминировали гелиофиты, мезоксерофиты и мезотрофы. Во всех типах исследованных местообитаний преобладали опушечные виды, а доля сорных практически не уступала доле степных и луговых (табл. 1).

Таблица 1

Преобладающие группы растений в исследованных сообществах

Местообитания	Значение	Группы растений												
		ценотические					экологические							
		Ст	Лг	Лс	Оп	Сор	1		2			3		
He	ScHe						Ks	MsKs	KsMs	Ms	MgTr	MsTr		
СМ	max, %:	41.3	18.2	8.3	54.2	35.7	77.4	5.0	13.3	26.3	17.0	0	33.9	37.7
	min, %:	17.4	0	0	23.3	3.8	95.0	18.6	28.9	51.7	39.3	17.9	56.1	54.3
	x, %:	24.7	12.1	3.2	33.6	17.0	84.6	13.0	17.0	34.8	27.9	18.2	40.9	48.2
ЛгМ	max, %:	23.3	32.5	10.0	43.3	17.8	72.5	8.3	2.8	12.5	17.5	15.6	44.4	44.4
	min, %:	5.0	8.9	1.1	27.5	12.5	86.1	15.0	13.3	47.8	27.8	40.0	50.0	47.8
	x, %:	17.5	19.0	4.4	35.0	13.9	81.8	13.1	10.2	32.9	20.4	23.4	59.6	44.5
ЛсМ	max, %:	21.5	9.2	13.8	65.9	15.4	65.9	21.5	7.3	27.7	30.8	22.0	44.6	43.9
	min, %:	17.1	2.4	7.3	38.5	4.9	70.8	26.8	15.4	29.3	41.5	26.2	48.8	49.2
	x, %:	19.8	7.7	12.1	45.1	13.2	71.4	22.0	13.2	28.6	34.1	24.2	44.0	49.5
ЭМ	max, %:	31.4	22.2	28.2	63.8	28.0	41.0	5.0	1.6	17.9	16.2	6.3	25.0	42.1
	min, %:	5.1	2.1	0	29.5	5.1	87.8	35.9	26.8	53.1	44.0	41.3	54.0	65.0
	x, %:	17.1	10.1	8.5	41.1	17.8	73.6	18.6	11.2	30.6	31.4	24.0	41.5	50.0
АТМ	max, %:	32.8	16.7	11.1	40.9	37.7	69.7	8.2	2.0	24.0	14.8	6.1	36.4	44.0
	min, %:	4.5	4.8	0	21.3	22.2	90.9	20.0	29.5	48.5	34.9	36.4	50.0	58.0
	x, %:	17.8	11.6	8.9	33.3	22.7	77.3	15.6	12.0	31.6	26.7	25.3	41.8	53.8

Примечание. Значения: max – максимальное, min – минимальное, x – среднее. Тип местообитания (здесь и далее): СМ – степные, ЛгМ – луговые, ЛсМ – лесные, ЭМ – экотонные, АТМ – антропогенно-трансформированные. Группы растений: а) ценотические: Ст – степные, Лг – луговые, Лс – лесные, Оп – опушечные, Сор – сорные; б) экологические (1 – по отношению к свету, 2 – по отношению к воде, 3 – по отношению к трофности): He – гелиофиты, ScHe – сциогелиофиты, Ks – ксерофиты, MsKs – мезоксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, Ms – мезофиты, MgTr – мегатрофы, MsTr – мезотрофы.

Из этого следует, что все исследованные сообщества являлись в той или иной степени экотонными или имели нарушенную структуру исходного фитоценоза.

В местообитаниях изученных растительных сообществ с участием *H. perforatum* световой режим изменялся от полуосветленного до осветленного, почвы по солевому режиму были среднебогатыми и богатыми, режим увлажнения был суховатый, свежеватый и свежий.

Глава 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПЛАСТИЧНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ОСОБЕЙ *H. PERFORATUM* В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Изученные морфологические параметры (табл. 2) по варьированию средних значений можно условно разделить на четыре группы – с низким (менее чем в два раза), средним (менее чем в четыре раза), высоким (менее чем в десять раз) и очень высоким (более чем в десять раз) уровнем изменчивости.

Таблица 2

Изменчивость морфологических параметров *H. perforatum*

Название параметра	lim		x		CV		R ²	
	min	max	min	max	min	max	min	max
Фитомасса побега, г	0.10	30.25	0.30	12.80	21.7	66.1	0.24	0.63
Фитомасса стебля, г	0.02	6.48	0.30	2.10	26.0	64.7	0.30	0.56
Фитомасса листьев, г	0.09	3.56	0.20	1.20	26.6	63.8	0.18	0.51
Фитомасса цветков, г	0.04	3.71	0.10	1.60	29.7	83.9	0.23	0.48
Высота побега, мм	205.0	970.0	361.1	816.1	6.8	19.2	0.05	0.49
Диаметр стебля, мм	0.9	6.7	1.3	4.6	11.5	47.0	0.12	0.59
Длина междоузлия, мм	7.0	70.0	20.0	42.0	14.1	41.0	0.09	0.32
Число междоузлий, шт.	12.0	34.0	20.2	23.2	6.0	18.0	0.12	0.36
Общее число боковых побегов первого порядка, шт.	5.0	76.0	18.7	34.2	10.6	35.9	0.10	0.29
Число боковых побегов второго порядка, шт.	0	400.0	3.3	172.1	24.5	98.8	0.08	0.50
Число генеративных боковых побегов первого порядка, шт.	1.0	25.0	5.5	13.7	18.4	46.4	0.10	0.39
Длина листа, мм	8.0	50.0	11.9	33.3	9.1	28.8	0.11	0.74
Ширина листа, мм	2.0	27.0	3.6	17.1	12.9	40.9	0.10	0.74
Число цветков, шт.	4.0	490.0	13.7	170.9	24.6	72.9	0.09	0.64
Длина чашелистика, мм	1.0	7.0	3.9	5.3	15.2	20.0	0.09	0.27
Длина лепестка, мм	5.0	17.0	7.7	13.3	8.2	15.9	0.04	0.49
Ширина лепестка, мм	3.0	9.0	4.3	5.7	8.5	22.8	0.08	0.39
Отношение фитомасс стебля и побега, %	14.3	79.8	36.7	60.5	8.6	29.6	0.20	0.44
Фотосинтетическое усилие, %	7.4	60.7	14.3	30.2	14.3	43.4	0.14	0.38
Репродуктивное усилие, %	7.1	62.5	16.1	44.5	14.2	41.1	0.18	0.54
Число генеративных побегов возобновления, шт.	1.0	10.0	1.4	2.7	48.7	97.2	0.04	0.26

Примечание: lim – максимальное (max) и минимальное (min) значение параметра, x – среднее значение параметра, коэффициенты – CV, % – вариации, R² – детерминации.

К первой группе относятся число междоузлий, общее число боковых побегов первого порядка, длина и ширина лепестка, длина чашелистика и отношение фитомасс стебля и побега. Ко второй группе относятся высота побега и диаметр

стебля, длина междоузлия, число генеративных боковых побегов первого порядка, длина и ширина листа, фотосинтетическое и репродуктивное усилия и число генеративных побегов возобновления. Третья группа включает фитомассы побега, стебля и листьев и число цветков. Фитомасса цветков и число боковых побегов второго порядка имеют очень высокий уровень изменчивости средних значений.

Число вегетативных побегов возобновления у исследованных особей составляло 0–3 шт., а ширина чашелистика – 1–2 мм.

В целом продуктивность особей *H. perforatum* исследованных ЦП убывала в ряду местообитаний: антропогенно-трансформированные → экотонные (поляны → опушки) → луговые → степные и лесные, достигая минимальных значений на степных каменистых или меловых склонах, на выпасе, в остепненных дубравах и на сильно затененных полянах. В Правобережье особи данного вида в лесостепной зоне имели большие размеры, чем в степной.

В некоторых изученных ЦП *H. perforatum* значение большинства морфологических параметров особей было выше, чем в естественных ЦП на Алтае, в Казахстане (Гонтарь, 2000, 2002), Украине (Злобин, Бондарева, 2000), Эстонии (Пихлик, 1993) и Дагестане (Мингажева и др., 2009) и искусственных популяциях (Ражинская, 1970; Сафонова и др., 1984; Маковецкая, 1992; Шилова, 1993; Тюрина, Баяндина, 1997; Курамагомедов и др., 2008; Эчишвили, Портнягина, 2008 и др.). Максимальные и минимальные значения всех изученных параметров отличаются от описания, приведенного во Флоре СССР для данного вида (Горшкова, 1949).

Освещенность, трофность и влажность почвы разнонаправлено влияли на различные морфологические признаки особей *H. perforatum*. Отрицательная корреляция была установлена между трофностью почвы и фитомассой и высотой побега, диаметром стебля, длиной и числом междоузлий, числом цветков, длиной и шириной лепестка и чашелистика, отношением фитомасс стебля и побега, числом вегетативных побегов возобновления. Корреляционная зависимость числа боковых побегов второго порядка и длины и ширины листа от трофности почвы в большинстве наблюдений была близка к отрицательной.

Влажность почвы отрицательно коррелировала с числом боковых побегов второго порядка, репродуктивным усилием и, в большинстве наблюдений, с числом цветков, но коэффициенты корреляции при этом были очень низкими. С увеличением влажности почвы достоверно увеличивались такие признаки, как фитомасса и высота побега, диаметр стебля, длина междоузлий, длина и ширина листа, лепестка и чашелистика, отношение фитомассы стебля и побега. Следовательно, большинство параметров увеличивалось с повышением увлажнения почвы, что подтверждает принадлежность *H. perforatum* к экологической группе мезофитов. При этом обращает на себя внимание тот факт, что большее число цветков отмечалось в более ксерофитных условиях.

С увеличением освещенности наблюдалось достоверное снижение фитомассы и высоты побега, диаметра стебля, длины и числа междоузлий, длины и ширины листа, ширины лепестка, т.е. уменьшался общий размер особи. При этом такие параметры, как число боковых побегов первого и второго порядка, фитомасса цветков, число цветков и репродуктивное усилие увеличивались с повышением освещенности. Следовательно, для увеличения выхода лекарственного сырья *H. perforatum* подходят местообитания с осветленным уровнем освещения.

Погодные условия достоверно влияли на фитомассу и высоту побега, диаметр стебля, число боковых побегов первого и второго порядков и число цветков. При

этом максимального развития данные признаки достигали в годы с невысокой температурой воздуха в период активного роста и цветения и достаточно высоким количеством осадков на протяжении всего вегетационного периода, особенно во время отрастания растений, активного роста и цветения. Длина и ширина листа были чувствительны только к критическим погодным условиям.

Фитомассы побега, стебля, листьев и цветков у особей *H. perforatum* имели очень высокий уровень изменчивости, длина листа, длина и ширина лепестка и чашелистика и высота побега – повышенный уровень, диаметр стебля, длина междоузлий и ширина листа – высокий, фотосинтетическое и репродуктивное усилия – высокий уровень, а отношения фитомасс стебля и побега – повышенный. Число междоузлий имели низкий уровень изменчивости, общее число боковых побегов первого порядка – повышенный, число генеративных боковых побегов первого порядка – высокий, а число боковых побегов второго порядка, цветков, генеративных побегов возобновления – очень высокий.

По годам исследований крайние значения коэффициентов вариации различались в 2–3 раза (у боковых побегов второго порядка – до восьми раз). Размах варьирования зависел от погодных условий: значения коэффициентов вариации большинства параметров увеличивались в ряду 2009 г. → 2008 г. → 2010 г. и 2007 г. → 2006 г. В этих рядах увеличивалась температура воздуха в мае и июне, но снижалось количество осадков. Амплитуда изменчивости морфологических параметров зависела также от климатических условий, типа местообитания и таких экологических факторов, как освещенность, увлажнение и трофность почвы. При этом морфологические параметры реагировали на экологические условия разнонаправлено. Популяционная изменчивость большинства морфологических параметров в Правобережье повышалась с увеличением освещенности и ксерофитности местообитаний, а также в более аридных районах. При этом популяционная изменчивость зависела от типа местообитания: коэффициент вариации увеличивался в ряду «антропогенно-трансформированные → луговые → степные и экотонные → лесные». В Правобережье амплитуда изменчивости увеличивалась в ряду «разнотравно-типчачово-ковыльная подзона → лесостепная зона → богаторазнотравно-типчачово-ковыльная подзона». В более засушливые и жаркие годы повышалась популяционная изменчивость большинства морфологических параметров, что следует учитывать при возделывании *H. perforatum*.

Фитомассы побега, стебля, листьев, цветков и диаметр стебля исследуемого вида имели высокую согласованную изменчивость. Достаточно высокая согласованная изменчивостью отмечалась у числа цветков. Длина и ширина листа, лепестка и чашелистика, высота побега и число боковых побегов второго порядка имели среднюю, а длина междоузлия и аллометрические параметры (отношение фитомасс стебля и побега, фотосинтетическое и репродуктивное усилия) – низкую согласованную изменчивость. Корреляционная структура *H. perforatum* была достаточно пластичной и довольно сильно изменялась в различных условиях обитания ($R^2 = 0.13–0.51$). Довольно высокая корреляционная зависимость отмечена у: а) фитомассы побега, диаметра стебля и числа цветков; б) длины и ширины листа; в) фитомассы побега с числом боковых побегов второго порядка и с высотой побега. Из этого следует, что параметры, отвечающие за продуктивность особи, тесно связаны друг с другом. Длина и ширина листа, чашелистика, лепестка, число боковых побегов первого порядка, число междоузлий и аллометрические параметры являются относительно независимыми признаками.

К экологическим индикаторам относятся число боковых побегов второго порядка, цветков, генеративных побегов возобновления, фитомассы стебля, листьев и цветков. К группе эколого-биологических системных индикаторов относится только фитомасса побега, а к группе биологических – диаметр стебля. Все остальные признаки являются таксономическими системными индикаторами. К этой группе относятся длина и ширина листа, лепестка и чашелистика, длина междоузлия и высота побега, число междоузлий, боковых побегов первого порядка и аллометрические параметры. Все метрические таксономические индикаторы относятся, в первую очередь, к систематическим признакам. Для выделения экотипов при отборе в культуру можно использовать высоту побега, длину и ширину листа и лепестка, но необходимо учитывать, что данные параметры зависят от погодных условий года.

Высокопластичными, наиболее отзывчивыми на изменение условий местообитания являются фитомассы побега, стебля, листьев и цветков, число цветков, боковых побегов второго порядка и генеративных побегов возобновления. Менее пластичными являются диаметр стебля, высота побега, длина и ширина листа, длина междоузлия и лепестка, все аллометрические параметры и число генеративных боковых побегов первого порядка. К числу наиболее стабильных признаков относятся длина и ширина чашелистика, ширина лепестка, число междоузлий и общее число боковых побегов первого порядка.

Глава 7. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *H. PERFORATUM*

Плотность исследованных ЦП *H. perforatum* составляла в среднем 20–40 шт./м², но в различных условиях обитания варьировала от 3.5 до 156.3 шт./м² (табл. 3); при этом она была выше, чем на Алтае, в Казахстане и Украине (Гонтарь, 2000; Злобин, Бондарева, 2000).

Таблица 3

Плотность ценопопуляций *H. perforatum*, шт./м²

Год	ЦП 1	ЦП 2				
		СМ	ЛГМ	ЛсМ	ЭМ	АТМ
2006	23.7	70.4	46.0	48.5	90.2	–
2007	41.5	<u>79.6–106.2</u> 92.9	–	–	<u>31.1–64.5</u> 48.5	–
2008	<u>14.0–21.7</u> 18.4	<u>28.4–141.4</u> 56.1	<u>3.5–50.7</u> 33.8	29.6	<u>4.8–37.0</u> 26.9	–
2009	<u>12.4–42.6</u> 26.3	<u>27.0–75.5</u> 44.9	26.0	34.3	<u>4.5–113.3</u> 30.6	<u>53.8–156.3</u> 105
2010	<u>6.3–26.2</u> 13.7	<u>10.4–56.5</u> 28.6	29.7	15.8	<u>9.7–21.4</u> 16.9	<u>6.2–31.2</u> 20.8

Примечание. ЦП 1 – ЦП с семенным самоподдержанием, ЦП 2 – ЦП с семенным и вегетативным самоподдержанием. В числителе – минимальная и максимальная плотность ЦП в данном типе местообитания, в знаменателе – средняя по нему. Прочерк означает отсутствие данных.

На плотность исследованных ЦП влияли погодные условия – она убывала в ряду 2007 г. → 2008 г. → 2009 г. → 2010 г., в котором увеличивалась температура

воздуха в июне и июле, когда у исследуемого вида происходит образование вегетативных особей. При этом в указанном ряду уменьшалось количество осадков в апреле, июне, июле и совокупно по сезону. Плотность ЦП увеличивалась в годы с нежарким летним периодом (июнь–июль), а также с большим количеством осадков на протяжении всего вегетационного периода, кроме мая. Она была самой низкой в ЦП с семенным самоподдержанием, а в ЦП с семенным и вегетативным самоподдержанием была минимальной в экотонных местообитаниях. Далее она повышалась в остепненных лесах и на заливных лугах, достигая максимума в степях и на старых залежах. В Правобережье плотность ЦП в разнотравно-типчачково-ковыльной подзоне была выше, чем в лесостепной зоне независимо от типа местообитания. В целом она была выше и в более аридных районах. При этом она повышалась на более освещенных участках с меньшим увлажнением.

Индекс восстановления ЦП во все годы исследований увеличивался с ухудшением условий произрастания. Вероятно, это связано с популяционной адаптацией *H. perforatum* – при ухудшении условий произрастания происходит интенсивное вегетативное размножение. При этом влияние таких факторов, как освещенность, трофность и увлажнение почвы варьировало по годам, но, в целом, индекс восстановления возрастал с увеличением освещенности и трофности почвы. На индекс восстановления оказывали влияния погодные условия – он увеличивался в рядах 2007 г. → 2009 г. → 2008 г. и 2006 г., 2010 г. → 2008 г., что совпадало с увеличением температуры воздуха в апреле, уменьшением температуры воздуха в июне и повышением осадков в июне, июле и в течение всего вегетационного сезона. Вероятно, в более засушливые годы снижается не только прорастание семян и выживаемость молодых семенных особей, но и образование и выживаемость вегетативных особей (основной способ самоподдержания ЦП *H. perforatum* на территории области).

Нами дополнено описание старого генеративного возрастного состояния, а также сделано описание сенильного и отмирающего возрастных состояний, ранее не описанных в литературе для *H. perforatum*. По нашим наблюдениям, отмирающее возрастное состояние у данного вида может наступить, минуя старое генеративное, субсенильное и сенильное, т.е. имеет место неполный онтогенез.

Среди изученных возрастных спектров преобладали неполночленные (в 1.5 раза больше, чем полночленные). Большая часть спектров относилась к левостороннему типу (87.4%). Большинство из них имело максимум на виргинильных (49.4%), редко – на молодых генеративных особях (3.4%). Среди левосторонних спектров с двумя пиками преобладали спектры с максимумами на виргинильных и зрелых генеративных особях (25.3%), реже встречались с пиками на виргинильных и постгенеративных (6.9%), ювенильных/имматурных и зрелых генеративных (1.2%), ювенильных/имматурных и постгенеративных особях (1.2%). Центрированных спектров было встречено только 11.4% от общего их числа. Большинство из них имело два пика (9.2%), при этом чаще с максимумами на виргинильных и зрелых генеративных особях (6.8%). Кроме того был встречен бимодальный спектр с максимумами на виргинильных и постгенеративных особях (1.2%). Возрастные спектры в ЦП с особями со стержнекорневой жизненной формой в большинстве случаев были левосторонними или центрированными, с двумя пиками.

Базовый возрастной спектр *H. perforatum* во все года исследований был левосторонним, чаще – с одним пиком; левосторонний с двумя пиками отмечался в 2006 и 2010 гг. (рис. 2). Тип зоны базового спектра был левосторонним и чередовался

по годам исследования. В 2006, 2008 и 2010 гг. он был одновершинным (пик на виргинильных особях), а в 2007 и 2009 гг. – с двумя пиками (большим – на виргинильных и малым – на зрелых генеративных особях).

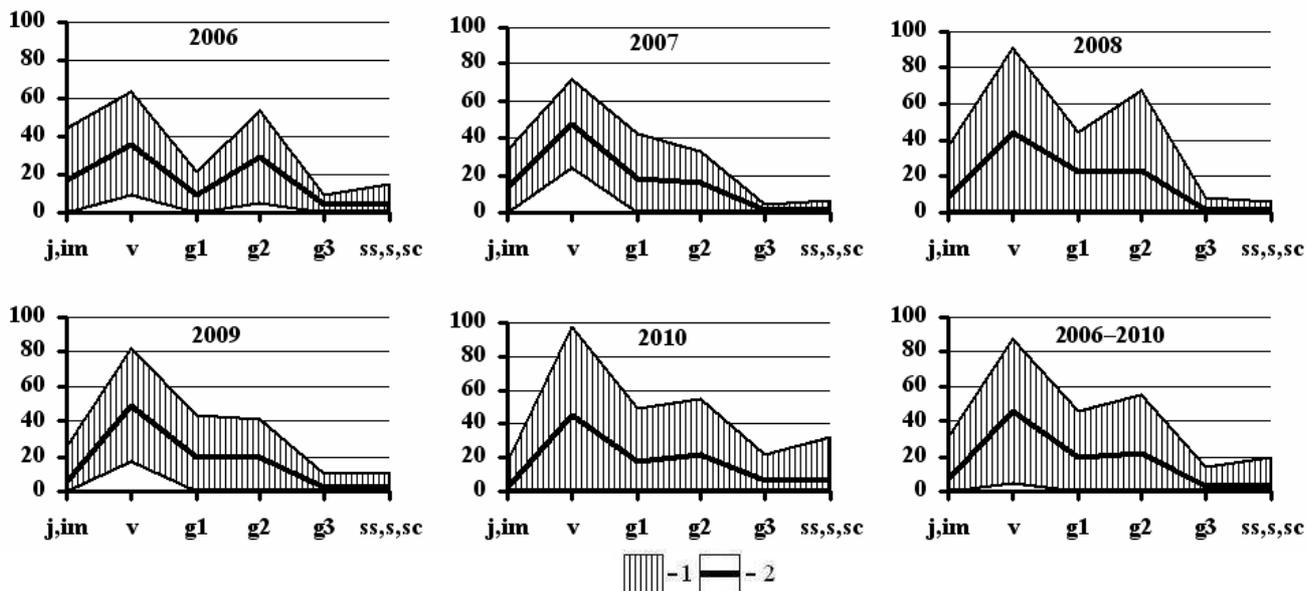


Рис. 2. Базовый возрастной спектр ЦП *H. perforatum*: 1 – зона базового спектра, 2 – базовый спектр. Возрастные состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое, g₂ – зрелое и g₃ – старое генеративные, ss – субсенильное, s – сенильное, sc – отмирающее.

Показано, что суммарный базовый возрастной спектр в районе исследований – левосторонний, с максимумом на виргинильных особях, а его зона – левосторонняя, с двумя пиками (с большим – на виргинильных и малым – на зрелых генеративных особях). Полученный базовый возрастной спектр *H. perforatum* для Саратовской области отличается от спектра, полученного в ходе исследований, проведенных на Алтае и в Восточном Казахстане, где спектр был одновершинный центрированный (Гонтарь, Курочкина, 2005).

Максимум базового спектра и его зоны на виргинильных особях связан, большей частью, с активным вегетативным размножением, высокой элиминацией более молодых возрастных групп и особенностями онтогенеза (в условиях Саратовской области ювенильные и имматурные особи обычно в первый год переходят в виргинильное возрастное состояние, и, как правило, пребывают в нем 1–2 года). Второй пик зоны базового спектра на зрелых генеративных особях объясняется длительностью пребывания особей в этом возрастном состоянии, при том, что молодое генеративное возрастное состояние длится не больше года. Пик спектра на зрелых генеративных особях, особенно в засушливый период, не превышает пик на виргинильных (вероятно, вследствие элиминации последних, – например, при перезимовке) или молодых генеративных особях. Низкая доля старых генеративных и постгенеративных особей, вероятно, во многом является следствием неполного онтогенеза.

Возрастные спектры зависят не только от биологических особенностей вида, но и от экологических факторов. При ухудшении условий произрастания увеличивалась доля виргинильных, старых генеративных и постгенеративных особей, а при улучшении – молодых и зрелых генеративных особей (в большинстве ЦП). Вероятно,

это связано с тем, что при ухудшении условий произрастания усиливалось вегетативное размножение. При этом раметы образовывались на старых особях, т.е. старение сопровождалось глубоким омоложением, в результате чего возрастало доленое участие молодой и старой групп особей. Освещенность, трофность и увлажнение почвы также оказывали существенное влияние на возрастные спектры, причем в разных типах местообитаний и зонах влияние их было разнонаправленным. При этом влияние данных факторов на возрастные спектры разнилось по годам, следовательно, ни один из них не является ведущим. Можно лишь отметить, что в большинстве ЦП доля ювенильных и имматурных особей возрастала при увеличении освещенности, виргинильных – при снижении освещенности, молодых генеративных – при снижении трофности почвы, зрелых генеративных – при увеличении увлажнения почвы. Влияние увлажнения почвы возрастало в более засушливые годы. Возрастные спектры ЦП экотонных местообитаний отличались от спектров ЦП степных местообитаний наличием большей доли постгенеративных, ювенильных/имматурных, виргинильных особей и меньшей доли молодых и зрелых генеративных особей. Вероятно, в более ксерофитных условиях усиливалось вегетативное размножение с глубоким омоложением, в результате чего увеличивалась численность прегенеративных особей.

В большинстве ЦП *H. perforatum* отмечалась заметная динамика возрастных спектров по годам исследований. Так, с увеличением температуры воздуха в мае и количества осадков весной и в июне возрастала доля ювенильных и имматурных особей. Увеличение температуры воздуха в июле и снижение количества осадков в апреле приводило к повышению доли виргинильных особей. При снижении температуры воздуха и повышении количества осадков в мае увеличивалась доля молодых и зрелых генеративных особей. Доля зрелых генеративных особей увеличивалась в годы с более низкой температурой воздуха на протяжении всего вегетационного сезона. Снижение количества осадков в апреле, повышение температуры воздуха и снижение количества осадков в июне, июле и в течение всего вегетационного сезона приводило к увеличению доли старых генеративных особей. Из этого следует, что в более засушливые годы доля зрелых генеративных особей снижалась, а старых генеративных – увеличивалась. Доля постгенеративных особей возрастала в годы с более высокой температурой воздуха в июне, а также с низким количеством осадков в июне и июле.

Ухудшение жизненного состояния ЦП *H. perforatum* происходило в следующем ряду местообитаний: антропогенно-трансформированные → экотонные → степные → луговые → лесные (рис. 3). Полученный ряд не в полной мере совпадает с данными других исследователей (Гонтарь, 2000; Злобин, Бондарева, 2000).

В виталитетных спектрах цветущих ЦП преобладали особи среднего класса виталитета (редко – высшего), равновесных – среднего класса, депрессивных – низшего класса. Наиболее благоприятные условия для произрастания *H. perforatum* складывались на залежах, окруженных лесными насаждениями, и на достаточно освещенных полянах. Экологический минимум отмечен в остепненных дубравах и некоторых степных местообитаниях, особенно на меловых и каменистых склонах и в условиях выпаса. В Правобережье в богаторазнотравно-типчаково-ковыльной подзоне, в особенности в экотонных местообитаниях, жизненное состояние улучшалось на более освещенных и менее увлажненных участках с меньшим уровнем трофности почвы, а в лесостепной зоне – с увеличением освещенности.

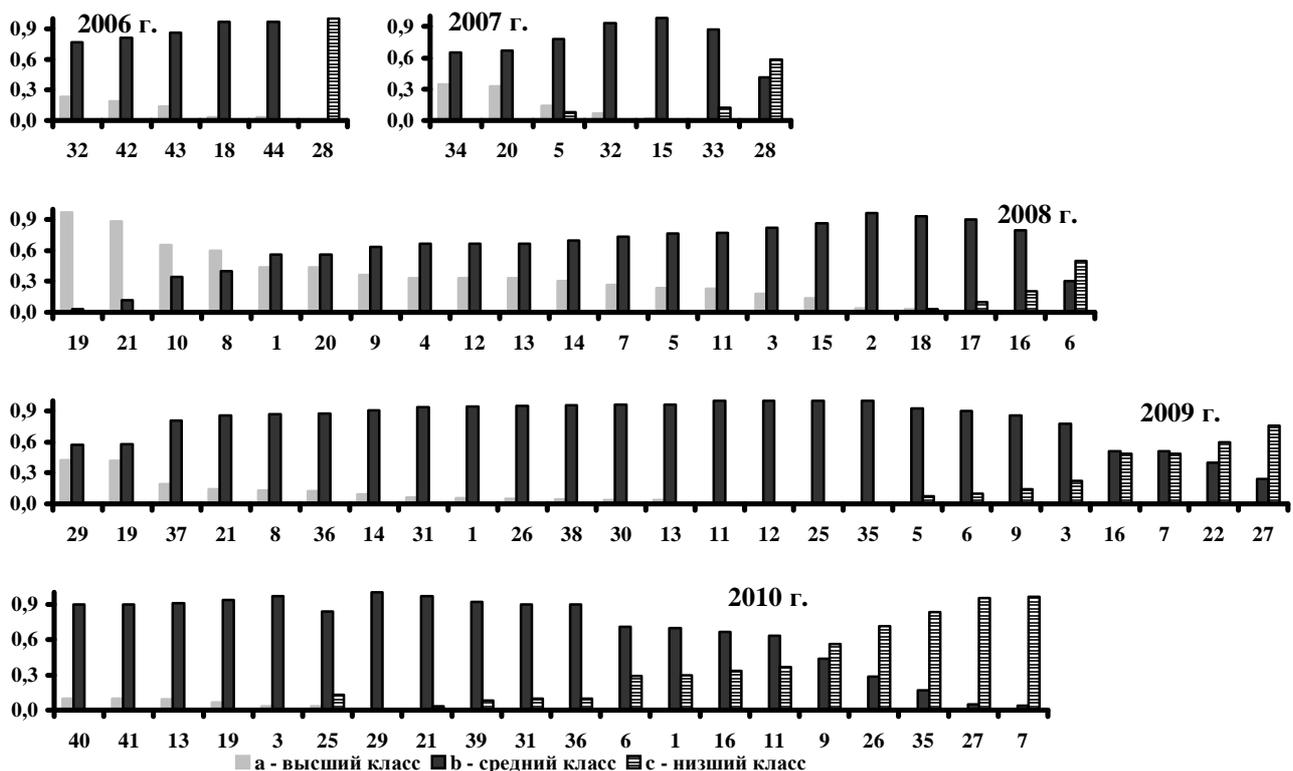


Рис. 3. Виталитетные спектры изученных ЦП *H. perforatum* в 2006–2010 гг. По оси ординат – частота встречаемости классов виталитета, по оси абсцисс – номера ЦП.

На жизненное состояние влияли погодные условия: индекс виталитета ЦП *H. perforatum* увеличивался в ряду 2007 г. → 2008 г. и 2010 г. → 2009 г. → 2008 г. В этом ряду повышалась температура воздуха в апреле, но снижалась в мае, июне, июле и совокупно в течение всего вегетационного периода. При этом количество осадков в июне, июле и совокупно в течение всего вегетационного периода увеличивалось. Лучшее виталитетное состояние его ЦП наблюдалось в годы с ранним наступлением весны и нежаркими, не засушливыми погодными условиями в течение вегетационного сезона, особенно в период активного роста и цветения. Максимальное снижение жизненного состояния ЦП *H. perforatum* наблюдалось в степных местообитаниях, а минимальное – на залежах, окруженных лесными насаждениями, что следует учитывать при возделывании данного вида.

В Саратовской области большинство ЦП *H. perforatum* неустойчивы к природным и антропогенным факторам: нормальное состояние на 2010 г. имели лишь 29.5% изученных ЦП. При этом число ЦП, которые погибли в результате естественных процессов, составляло 15.9%, а от антропогенного влияния – 20.5%. Остальные 34.1% ЦП были либо ослабленными, либо сильно ослабленными, т.е. в данных сообществах вид был близок к выпадению.

Глава 8. ЖИЗНЕННАЯ СТРАТЕГИЯ *H. PERFORATUM*

В 2006–2008 гг. у *H. perforatum* при нарастании стресса происходило сначала усиление, а затем ослабление взаимообусловленности в развитии органов растения, т.е. имело место чередование защитной и стрессовой компонент в онтогенетической стратегии (рис. 4), что соответствует конкурентной стратегии (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

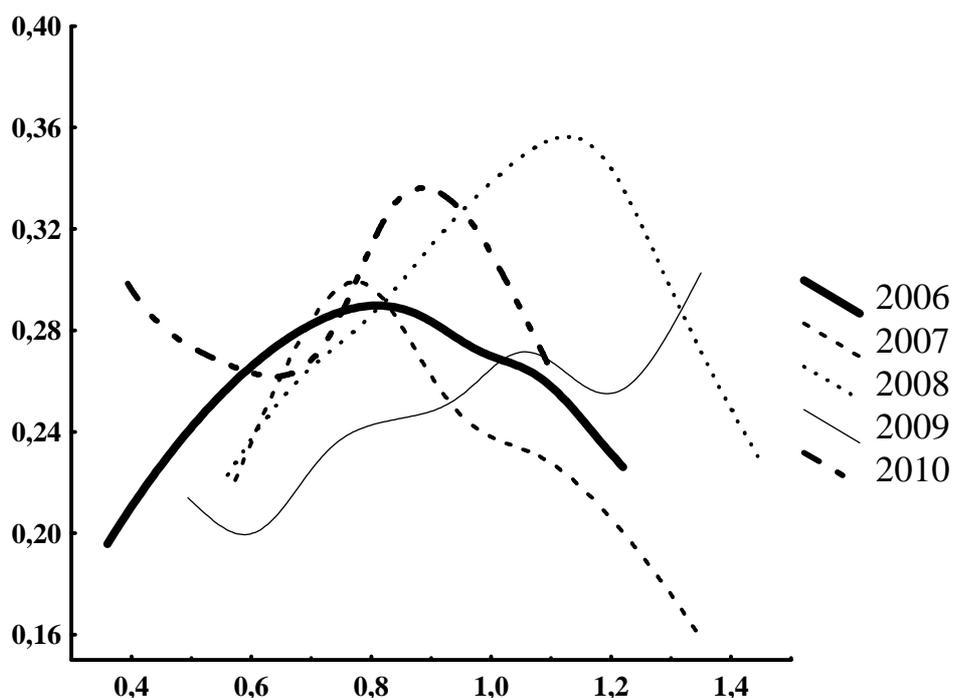


Рис. 4. Тренды онтогенетической стратегии *H. perforatum* в 2006 – 2010 гг. По оси ординат – коэффициент детерминации (R^2_m), по оси абсцисс – индекс виталитета ЦП (IVC).

На конкурентную стратегию исследуемого вида ранее указывали D. Frank и S. Klotz (1990).

В наших исследованиях показано, что проявление защитной реакции растений *H. perforatum* в условиях усиления стресса было выражено в ЦП, находящихся в более благоприятных эколого-ценотических условиях (на средневозрастных залежах, опушках и полянах), что соответствует характеристике конкурентов, как предпочитающих местообитания с достаточным количеством ресурсов. В этих ЦП стрессовое состояние нарастало с увеличением ее плотности, приводящей к усилению конкурентных отношений между особями вида. В оптимальных условиях увеличивались параметры, определяющие успех семенного размножения (число генеративных побегов возобновления, генеративных боковых побегов 1-го порядка и цветков), что характерно для конкурентной стратегии (Grime, 2001). В трендах стратегий была выражена и стрессовая составляющая, которая проявлялась при усилении стресса от умеренного до максимального уровня (при интенсивном выпасе или в условиях степного сообщества на меловом склоне). При этом происходила общая миниатюризация растений, снижалась конкурентоспособность вида и его долевое участие в фитоценозе.

В 2009 г. засушливые погодные условия оказывали стрессирующее воздействие на особи вида, в результате чего в тренде онтогенетической стратегии в этот год практически отсутствовала защитная составляющая, т.е. она была стрессовой. При дальнейшем нарастании стресса включалась защитная реакция, приводящая к усилению согласованного развития органов растений (2010 г.), что характерно для стресс-толерантов (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). По всей вероятности, именно эта особенность стратегии, проявляющаяся при воздействии стрессовых погодных и эколого-ценотических условий, позволяет *H. perforatum* обитать в широких пределах экологических условий.

В эколого-ценотической стратегии исследуемого вида была наиболее выражена рудеральная стратегия. На это указывает его высокая размерная пластичность ($ISP = 5.74$) и высокая продуктивность мелких семян в благоприятных условиях. Кроме того, необходимо отметить, что экологическая амплитуда *H. perforatum* достаточно высока – нами были обнаружены небольшие группы его особей в сообществах меловых обнажений, сосняке мертвопокровном на мергелистых почвах, зарослях *Equisetum arvense* на луговых почвах, и даже среди *Phragmites australis* на элювиальных почвах. В главе 4 были проанализированы растительные сообщества с его участием. Все это свидетельствует о том, что *H. perforatum* обитает, прежде всего, в сообществах, характеризующихся нестабильностью или нарушенностью их структуры, обусловленных флуктуацией или сукцессией фитоценоза. Такие местообитания типичны для эксплерентов. Подобно другим эксплерентам, *H. perforatum* внедряется в сообщества на стадии сукцессии или флуктуации, так как в этот момент происходит снижение конкурентных отношений между исходными компонентами фитоценоза. В данных сообществах он может встречаться обильно или очень обильно, чаще всего образуя куртины. Попадая в такие сообщества, он успешно в них закрепляется за счет интенсивного семенного и вегетативного размножения, особенно на участках с нарушенной растительностью и слабым задернением (например, численность особей ЦП, исследованной на заливном лугу, за два года увеличилась в 17 раз). Это позволяет *H. perforatum* в условиях снижения конкурентного давления занимать новые территории. При этом его конкурентоспособность в условиях нарастания стресса остается слабой – в 34.1% исследованных растительных сообществах с его участием в результате сукцессии или возросшего конкурентного давления вид выпал, либо его ЦП были ослабленными.

В Саратовской области для *H. perforatum* нами была отмечена смешанная CSR-стратегия. Проявления отдельных составляющих комплексной эколого-ценотической стратегии усиливались в определенных эколого-ценотических условиях: S-составляющая (конкурентная) была выражена в условиях оптимума, S-составляющая стратегии (стресс-толерантная) проявлялась в условиях крайне сильного стресса, позволяя виду оставаться компонентом фитоценоза, R-составляющая (рудеральная) наблюдалась как в условиях оптимума (продукция большого числа мелких семян, способствующая расселению вида), так и пессимума (миниатюризация растений с сохранением семенной продуктивности).

ВЫВОДЫ

1. В Саратовской области в сообществах с участием *H. perforatum* обнаружено 405 видов сосудистых растений, относящихся к 229 родам 61 семейства. Большинство из отмеченных видов являлись многолетниками и по экологическим особенностям относятся к мезотрофам, гелиофитам и мезоксерофитам. В большей части сообществ преобладали опушечные виды, а доля сорных практически не уступала доле степных и луговых видов.

2. В Правобережье *H. perforatum* встречается повсеместно, а в Левобережье граница его распространения проходит примерно по линии с. Чкалово – с. Миус пос. Гусарка – с. Меловое. Длиннокорневищно-стержнекорневая и длинокорневищная жизненные формы данного вида приурочены к типичным местообитаниям, в которых преобладало вегетативное возобновление его ЦП, а стержнекорневая – к атипичным, в которых наблюдалось только семенное возобновление.

3. Для большинства морфологических параметров особей вида был характерен высокий уровень изменчивости, с тенденцией ее повышения при усилении стресса. Число цветков и боковых побегов второго порядка и все весовые параметры являются высокопластичными. В более ксерофитных условиях увеличивались значения параметров генеративной сферы, а в менее ксерофитных – вегетативной сферы.

4. Структура морфологической целостности особей *H. perforatum* изменялась в различных условиях обитания, при этом параметры, отвечающие за продуктивность особи, были наиболее тесно и прямо пропорционально связаны друг с другом. Пластичность корреляционной структуры позволяет виду переносить жесткие эколого-ценотические условия, при этом сохраняясь в структуре фитоценоза.

5. Минимальную плотность имели ЦП с семенным самоподдержанием. В ЦП с семенным и вегетативным самоподдержанием она была минимальной в экотонных местообитаниях, далее – повышалась в остепненных лесах и на заливных лугах, достигая максимума в степных местообитаниях и на старых залежах. В Правобережье плотность ЦП повышалась в более аридных районах и на более освещенных участках с меньшим увлажнением.

6. Базовый возрастной спектр *H. perforatum* был одновершинным левосторонним (с максимумом на виргинильных особях), а его зона – левосторонней, с двумя пиками (большим – на виргинильных и малым – на зрелых генеративных особях). Тип возрастного спектра ЦП определялся особенностями их возобновления, общей продолжительностью отдельных возрастных состояний, вариантами онтогенеза, элиминацией особей более молодых возрастных групп, воздействием различной эколого-ценотической обстановки и погодных условий.

7. Виталитетное состояние исследованных ЦП *H. perforatum* ухудшалось в ряду местообитаний: «антропогенно-трансформированные → экотонные → степные → луговые → лесные». При этом его максимальное снижение наблюдалось в степных местообитаниях, а минимальное – на залежах, окруженных лесными насаждениями, что следует учитывать при возделывании данного вида.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

* – публикации в печатных изданиях Перечня ВАК РФ

1. Пархоменко В.М. Возрастная и виталитетная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. / В.М. Пархоменко, А.П. Забалуев // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. ст. – Вып. 10. – Саратов, 2008. – С. 72-75.

2. Пархоменко В.М. Жизненные формы *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области / В.М. Пархоменко // Исследования молодых ученых и студентов в биологии: Сб. науч. тр. – Вып. 6.– Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2009. – С. 35-38.

3. Пархоменко В.М. Возрастная и виталитетная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. на территории национального парка «Хвалынский» / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – Т. 18, № 2. – Самарская Лука, 2009. – С. 196-202.

4. Пархоменко В.М. Жизненные формы и возрастная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. на территории национального парка «Хвалынский» / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Научные труды Национального парка «Хвалынский». – Вып. 1. – Саратов – Хвалынский: Изд-во Научная книга, 2009. – С. 70-76.

5. Пархоменко В.М. Динамика виталитетного состава ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области / В.М. Пархоменко // Исследования молодых ученых в биологии и экологии: Сб. науч. тр. – Вып. 8. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2010. – С. 122-125.

6. Пархоменко В.М. О некоторых характеристиках стратегии выживания *Hypericum perforatum* L. в условиях Саратовской области / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы IX Международной науч.-практ. конф. (Барнаул, 25–27 октября 2010 г.). – Барнаул: АРТИКА, 2010. – С. 209-211.

7. *Пархоменко В.М. Характеристика растительных сообществ с участием *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Поволжский экологический журнал, 2010. – № 3. – С. 302-312.

8. Пархоменко В.М. Изменчивость морфометрических параметров *Hypericum perforatum* L. на градиенте эколого-ценотических условий / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Отечественная геоботаника: Основные вехи и перспективы: Материалы Всероссийской конф. Т. 2: Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. – СПб, 2011. – С. 432-436.

9. *Пархоменко В.М. Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* (*Hypericaceae*) в Саратовской области: изменчивость морфометрических признаков и стратегия выживания / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Растительные ресурсы, 2011. – Т. 47, вып. 4. – С. 1-18.

10. Parkhomenko V.M. Characteristics of Plant Communities Containing St. John's Wort (*Hypericum perforatum* L.) in the Saratov Region / V.M. Parkhomenko, A.S. Kashin // Biology Bulletin, 2011. – Vol. 38, № 10. – P. 1-8.

11. Пархоменко В.М. К изучению состояния ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. в Правобережье Саратовской области: оптимум и стратегия выживания вида / В.М. Пархоменко // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова: Материалы Всероссийской науч.-практ. конф. с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения д.б.н., проф. В.Е. Тимофеева (Самара, 1–3 февраля, 2012 г.). – Самара: ПГСГА, 2012. – С. 140-143.

12. Пархоменко В.М. Изменчивость и пластичность некоторых морфологических параметров *Hypericum perforatum* L. (на примере Правобережья Саратовской области) / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Бюл. ботанического сада Саратовского гос. ун-та. – Вып.10. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2012. – С. 76-84.

13. *Пархоменко В.М. Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* (*Hypericaceae*) в Саратовской области: Виталитетная и возрастная структура / В.М. Пархоменко, А.С. Кашин // Растительные ресурсы, 2012. – Т. 48, вып. 1. – С. 3-16.

Подписано в печать 15.11.2012. Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Times New Roman. Печать RISO. Объем 1,25 печ. л. Тираж 100 экз. Заказ № 245.

Отпечатано с готового оригинал-макета
Центр полиграфических и копировальных услуг
Предприниматель Серман Ю.Б. Свидетельство № 3117
410600, Саратов, ул. Московская, д.152, офис 19, тел. 26-18-19, 51-16-28