

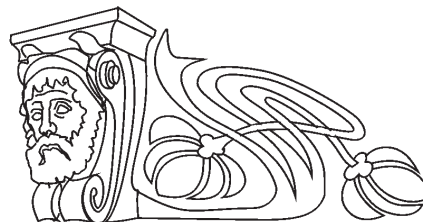


УДК 581.55 + 582.4

## ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ПЛОТНОСТЬ И ВОЗРАСТНУЮ СТРУКТУРУ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *HYPERICUM PERFORATUM* L. В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В. М. Пархоменко, А. С. Кашин

Саратовский государственный университет  
E-mail: parhomenko\_vm@mail.ru



Были отмечены два типа биоморф – явнополицентрическая и моноцентрическая. Плотность особей зависит от эколого-цено-тических условий местообитаний и погодных условий. Она увеличивается в ряду: залежи – низовые луга – опушки и поляны – степи. Для *H. perforatum* характерен левосторонний базовый возрастной спектр с максимумом на виргинильных особях и зон-ной базового спектра с двумя пиками: большим, приходящимся на виргинильные особи, и малым – на взрослые генеративные. Молодые и зрелые ценопопуляции встречаются во всех типах местообитаний, зреющие – чаще всего в экотонных.

**Ключевые слова:** *Hypericum perforatum*, ценопопуляции, онтогенез, плотность, возрастная структура.

### Influence of Ecological and Coenotic Conditions on *Hypericum Perforatum* L. Density and Age Structure of its Coenopopulations in Saratov Region

V. M. Parhomenko, A. S. Kashin

Two biomorphs were revealed – monocentric and explicitly polycentric. Density of individuals depends on ecocenotic conditions of habitats and weather conditions. It increases in range: long fallow – callow – forest edges and glades – steppe. *H. perforatum* is characterized by left-sided age (basic) spectrum with an maximum on virginal specimens and the base area (zone) of the spectrum with two peaks: a large attributable to virginal individuals and small – on the mature generative ones. Young and mature cenopopulations occur in all types of habitats, ripening – often in the ecotone ones.

**Key words:** *Hypericum perforatum*, coenopopulations, ontogenesis, density age structure.

Важной характеристикой ценопопуляции (ЦП) является ее возрастной спектр, который представляет собой результат внутриво-пуляционного распределения особей по возрастным состояниям. Определенное соотношение возрастных групп в ЦП дает достаточно четкое представление об общем жизненном состоянии, способности к самовоспроизведению и перспективах развития.

Популяции лекарственных растений испытывают все возрастающее антропогенное воздействие, а в ряде экосистем находятся на грани исчезновения, поэтому оценка их современного

состояния чрезвычайно актуальна. Для диагностики состояния популяций лекарственных растений и оценки в них возобновляемых биологических ресурсов целесообразно использовать популяционно-онтогенетические методы [1–3].

Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.) – широко распространенный евроазиатский вид. Он произрастает в лесных, луговых и степных ценозах [4]. *H. perforatum* входит в состав более 20 комплексных российских препаратов и эликсиров, обладающих общеукрепляющим, противовоспалительным, диуретическим, гепатопротекторным, анальгезирующим, седативным, антидепрессантным и другими лекарственными свойствами [5].

Возрастная структура ЦП *H. perforatum* является мало изученной. Исследования, касающиеся данного вопроса, проводились лишь на Алтае, в Украине и Восточном Казахстане [2, 6].

Целью данного исследования было изучение плотности и возрастной структуры ЦП *H. perforatum* на юго-восточной границе его ареала в европейской части России.

### Материал и методы

Исследования проводились в вегетационный период в 2007–2009 гг. в 38 ЦП *H. perforatum*, находящихся в разных эколого-цено-тических условиях (таблица). Данные по исследованию возрастных спектров и плотности ЦП *H. perforatum* за 2007–2008 гг. нами публиковались ранее [7, 8].

Для изучения структуры ЦП (ее плотности и возрастного состава) в каждой ЦП закладывалось 10–20 модельных площадок площадью 1 м<sup>2</sup> [9]. Возрастное состояние особей определялось по рекомендациям Т. А. Работнова [10], А. А. Уранова [11], О. В. Смирновой с соавт. [12] с учетом описаний Э. М. Гонтарь [13]. Определение типа возрастного спектра и построение базового возрастного спектра проводилось по

Местонахождение изученных ценопопуляций *H. perforatum* и их плотность

№ ЦП	Местонахождение	Краткое описание сообщества	Плотность ЦП		
			2007 г.	2008 г.	2009 г.
<b>Степные местообитания</b>					
1	Вле (окр. с. Спасское)	разнотравно-узколистномятликовое сообщество с участием подроста <i>Pinus sylvestris</i>	–	48.3	47.9
2	Вск (окр. с. Садовка)	разнотравно-злаковое сообщество	–	32.9	–
3	Клн (окр. г. Калининск)	разнотравно-злаковое сообщество с участием подроста <i>Pinus sylvestris</i>	–	28.4	30.3
4	Кре (ох. хоз-во «Луганское»)	разнотравно-злаковое сообщество	–	56.8	–
5	Срт (окр. с. Вольновка)	узколистномятликовое сообщество	79.6	58.6	34.9
6	Ттщ (окр. с. Каменка)	узколистномятликовое сообщество в нижней части пологого склона	–	26.2	27.0
7	Ттщ (ох. хоз-во «Гартовское»)	разнотравно-волосатикоковыльное сообщество	–	141.4	75.5
22	Пгч (окр. с. Каменка)	разнотравно-злаковое сообщество (в верхней части каменистого склона оврага)	–	7.4	–
25	КрК (окр. с. Дьяковка)	разнотравно-злаковое сообщество	–	–	71.3
26	Птр (окр. г. Петровск)	разнотравно-злаковое сообщество	–	–	33.0
27	Хвл (окр. г. Хвалынский)	разнотравно-злаковое сообщество на северном склоне мелового холма	–	–	39.7
28	Хвл (окр. г. Хвалынский)	разнотравно-злаковое сообщество на южном склоне мелового холма	106.2	–	–
<b>Экотонные местообитания</b>					
8	Атк (окр. с. Приречное)	опушка соснового леса с участием <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (на месте гари)	–	26.7	22.3
9	БзК (окр. с. Алексеевка)	опушка дубово-березового леса	–	34.1	25.3
10	Блш (окр. с. Репное)	поляна в сосновом лесу	–	4.8	4.5
11	Лсг (окр. с. Урицкое)	поляна в березовом лесу	–	37.0	29.6
12	Птр (окр. г. Петровск)	склон оврага на опушке соснового леса	–	23.8	19.3
13	Ртщ (окр. с. Потьма)	остепненная опушка лиственного леса, состоящего из деревьев разных пород	–	17.3	16.8
14	Ттщ (окр. с. Каменка)	опушка березового леса	–	26.2	25.1
15	граница Ттщ и Нвб (охот. хоз-во «Гартовское»)	опушка лиственного леса, состоящего из деревьев разных пород, с участием <i>Amygdalus nana</i>	64.5	45.0	–
23	КрК (окр. с. Дьяковка)	остепненная опушка широколиственного леса	–	9.0	–
29	Вск (окр. с. 3-я Коммуна)	остепненная опушка широколиственного леса	–	–	38.9
30	Вск (окр. с. Студеновка)	опушка лиственного леса, состоящего из деревьев разных пород	–	–	20.3
31	Нвб (окр. с. Лох)	опушка лиственного леса, состоящего из деревьев разных пород	–	–	113.3



№ ЦП	Местонахождение	Краткое описание сообщества	Плотность ЦП		
			2007 г.	2008 г.	2009 г.
<b>Экотонные местообитания</b>					
32	граница Ртщ и Нвб (охот. хоз-во «Гартовское»)	поляна в лиственном лесу, состоящем из деревьев разных пород	42.2	–	–
33	граница Ртщ и Нвб (охот. хоз-во «Гартовское»)	остепненная опушка лиственного леса, состоящего из деревьев разных пород, с участием <i>Chamaecyparis ruthenica</i>	56.2	–	–
34	Ртщ (окр. с. Каменка)	опушка березового леса (травяной покров нарушен деятельностью кабана)	31.1	–	–
35	Хвл (окр. г. Хвалынский)	поляна в широколиственном лесу	–	–	21.9
<b>Лесные местообитания</b>					
16	Хвл (окр. с. Алексеевка)	дубрава злаковая	–	29.6	34.3
<b>Луговые местообитания</b>					
17	Мрк (окр. с. Волково)	низинное луговое сообщество рядом с пересыхающим водоемом	–	47.1	26.9
18	Хвл (окр. г. Хвалынский)	суходольное луговое сообщество	–	50.7	–
24	Ртщ (окр. с. Потьма)	низинное луговое сообщество	–	3.5	26.0
<b>Антропогенно-трансформированные местообитания</b>					
19	БзК (окр. с. Алексеевка)	средневозрастная залежь (перепашанная просека)	–	14.0	12.4
20	Хвл (окр. г. Хвалынский)	средневозрастная залежь (окруженная посадками)	41.6	21.7	–
21	Хвл (окр. г. Хвалынский)	старовозрастная залежь с участием подроста <i>Asper platanoides</i> (в лесном массиве)	–	19.5	23.9
36	Лсг (окр. с. Атаевка)	молодые сосновые лесные насаждения (до 3 м высотой)	–	–	42.6
37	Крс (окр. с. Каменка)	старовозрастная залежь (на открытом участке)	–	–	156.3
38	Срт (окр. ст. Ивановский)	старовозрастная залежь (окруженная посадками)	–	–	53.8

Примечание. Районы исследования: Атк – Аткарский, БзК – Базарно-Карабулакский, Блш – Балашовский, Влс – Вольский, Вск – Воскресенский, Клн – Калининский, КрК – Краснокутский, Крс – Красноармейский, Лсг – Лысогорский, Мрк – Марковский, Нвб – Новобурасский, Пгч – Пугачевский, Пгр – Петровский, Ртщ – Ртищевский, Срт – Саратовский, Ттщ – Тагитцевский, Хвл – Хвалынский.



рекомендациям Л. Б. Заугольной [14]. Для каждой ЦП определялись индексы восстановления [15], возрастности [11] и эффективности [16]. Тип ЦП определялся по Л. А. Животовскому [16] и Т. А. Работнову [17].

Оценку воздействия эколого-ценотической обстановки определяли прямым (с использованием метода фитоиндикации [18, 19] и непрямым (с использованием комплексного эколого-ценотического фактора, устанавливаемого по индексу виталитета ценопопуляции [20]) градиентным анализом.

### Результаты и их обсуждение

В ходе исследований 2007–2009 гг. у *H. perforatum* были выделены два типа биоморф, различающиеся не только морфологически, но и характером размножения. Особи *H. perforatum* с моноцентрическим типом биоморфы размножались исключительно семенным способом и очень редко – вегетативным (старческая партикуляция), а особи с явнополицентрическим типом – преимущественно вегетативным (корневищным разрастанием) и, в меньшей степени, семенным способами. При неблагоприятных погодных и эколого-ценотических условиях семенное возобновление у особей с данным типом биоморфы практически отсутствовало. Особи с моноцентрическим типом биоморфы отмечались только на средневозрастных залежах (ЦП 19–21), в молодых сосновых посадках (ЦП 36) и в степном сообществе (ЦП 7), при этом в последней ЦП только в 2008 г. В 2009 г. в ЦП 7 мы наблюдали, что большая часть генеративных особей образовала раметы. При этом в возрастном спектре данной ЦП появились старые генеративные и постгенеративные особи, которые в 2008 г. отсутствовали. Из этого очевидно, что в ЦП 7 в 2008 г. особи находились в фазе первичного побега и первичного куста. На следующий год особи из фазы первичного куста перешли в фазу куртины. Следовательно, особи ЦП 7 имели явнополицентрический тип биоморфы.

В онтогенезе *H. perforatum* мы выделяли четыре периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 11 возрастных состояний: семена (*se*), проросток (*pl*), ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое генеративное ( $g_1$ ), зрелое генеративное ( $g_2$ ), старое генеративное ( $g_3$ ), субсенильное (*ss*), сенильное (*s*) и отмирающее (*sc*). Семена (*se*) были длиной 0.8–1.1 мм, шириной 0.4–0.5 мм, от коричневого до светло-бурого цвета. Проростки (*pl*) имели два семядольных листа и

два сидячих настоящих листа. Поскольку проростки характеризуются быстрым развитием и резким колебанием численности, то, по рекомендациям А. А. Уранова (1975), при построении возрастных спектров они нами не учитывались. Ювенильная особь (*j*) имела ортотропный побег с 2–5 парами настоящих листьев, а также семядольные листья. У имматурных особей (*im*) на ортотропном побеге развивалось до 10–12 пар супротивных сидячих листьев; в пазухах которых находились зачатки боковых побегов 1-го порядка. Особи виргинильного возрастного состояния (*v*) характеризовались более мощным развитием ортотропного побега, с постепенным увеличением количества и длины боковых побегов 1-го порядка и появлением боковых побегов 2-го и, иногда, 3-го порядков; при неблагоприятных условиях произрастания боковые побеги 2-го порядка отсутствовали. Особи молодого генеративного состояния ( $g_1$ ) имели 1–2 монокарпических генеративных побега, нередко также имелись вегетативные побеги, цветков у данных особей было мало. Зрелые генеративные особи ( $g_2$ ) достигали максимального развития по всем морфометрическим параметрам. У старых генеративных особей ( $g_3$ ) снижались значения величин всех морфометрических параметров, и накапливалось большое количество отмерших побегов. Нами было отмечено два типа старых генеративных особей. У особей первого типа имелись отмершие побеги и несколько генеративных (обычно 1–2) и вегетативных побегов. Генеративные побеги у особей данного типа по развитию были похожи на генеративные побеги молодых генеративных особей. Особи второго типа, помимо большого количества отмерших побегов, имели большое количество генеративных и вегетативных побегов возобновления, напоминающих побеги зрелых генеративных и виргинильных особей (по количеству метамеров, наличию боковых побегов 1-го и 2-го порядков). При этом длина междоузлия у них была 0.5–1.5 см (в 3–5 раз короче, чем у побегов зрелых генеративных особей), в связи с чем высота данных побегов не превышала 20 см. Также у данных особей значения длины и ширины листьев, лепестков, чашелистиков и числа бутонов, цветков и плодов были значительно меньше, чем у молодых и зрелых генеративных особей. У субсенильных особей (*ss*) имелись только вегетативные побеги, а на мощной одревесневшей корневой системе было большое количество отмерших побегов. У особей сенильного возрастного состояния (*s*) формировались вегетативные побеги, нередко



похожие на имматурные или молодые виргинильные особи, с короткими междоузлиями (но меньшие по размерам, чем у субсенильных особей); на отмирающем корневище имелись почки возобновления. У *отмирающих* (*sc*) особей на отмирающем корневище оставались только почки возобновления; живые побеги отсутствовали. По нашим наблюдениям, особи *H. perforatum* зрелого генеративного возрастного состояния после перезимовки могут сразу переходить в отмирающее возрастное состояние, минуя старое генеративное, субсенильное и сенильное возрастные состояния, т.е. имеет место неполный онтогенез. В некоторых ЦП отмечались особи, у которых наблюдалось отставание в развитии побегов возобновления – они имели мощное развитие, но не зацвели, хотя особь находилась в генеративном возрастном состоянии, на что указывало наличие отмерших генеративных побегов и отсутствие признаков постгенеративного возрастного состояния.

Условия местообитаний существенно сказывались на плотности ЦП. Исследованные в 2009 г. ЦП по плотности растений были разделены на три группы: с низкой (три ЦП), средней (20 ЦП) и высокой плотностью (пять ЦП). Их плотность варьировала от 4.5 до 156.3 особей/м<sup>2</sup> (см. таблицу). Как и в 2008 г., низкая плотность наблюдалась в ЦП 10, 13 и 19. Высокая плотность отмечена в ЦП 7, 25, 31, 37 и 38. Осенью 2008 г. площадь местообитания этих ЦП (за исключением ЦП 25) была подвергнута пирогенному воздействию, что, вероятно, и способствовало активному вегетативному возобновлению в данных ЦП в 2009 г. В то же время в двух ЦП (исследованных в 2008 и 2009 гг.) в 2009 г. после весеннего пожара в июле отмечались только единичные молодые и зрелые генеративные особи. При этом ювенильных, имматурных и виргинильных особей было отмечено мало. Вероятно, благодаря особенностям биологии (подземное заложение почек возобновления, отмирание надземной части в конце августа – сентябре) осенние пожары не наносят *H. perforatum* ощутимого вреда. Более того, они благоприятно сказываются на состоянии его ЦП, так как их возобновление в основном осуществляется вегетативным способом, а в жизненной стратегии данного вида преобладает эксплерентность [21, 22]. Под воздействием пирогенного фактора ослабевает конкурентное давление в ценозе и разрушается подстилка. За счет этого активно развивающиеся побеги из почек возобновления на корневищах и из семян оказываются в условиях низкой конкурентности, в результате чего

плотность ЦП увеличивается. Весенние пожары, напротив, губительны для молодых побегов, которые у *H. perforatum* в условиях Саратовской области начинают отрастать уже во второй-третьей декадах апреля [23, 24].

По данным 2008–2009 гг., в большинстве изученных ЦП наблюдалась заметная динамика плотности (больше 10%), причем в девяти ЦП произошло снижение плотности, в некоторых достаточно сильное – в 1.3–2.0 раза (ЦП 3, 5, 7, 9, 17), в основном за счет виргинильных и зрелых генеративных особей. В семи ЦП (8, 10–14, 19) плотность уменьшилась на 2.9–18.9%. Напротив, в ЦП 24 произошло увеличение плотности в 7.4 раза за счет прегенеративных особей, что указывает на ее инвазионный характер. В четырех ЦП (3, 6, 11 и 21) плотность увеличилась на 3.1–22.5%. Вероятно, снижение плотности ЦП связано с тем, что, по сравнению с 2008 г., в 2009 г. был более сухой и холодный апрель (в то время, когда зверобой начинает отрастать) и более сухое и жаркое лето.

В целом можно отметить, что самую низкую плотность имели ЦП с особями моноцентрической биоморфы. Далее она повышалась в экотонных сообществах и сообществах заливных лугов, где присутствуют семенной и вегетативный способы возобновления. Наибольшая плотность ЦП *H. perforatum* отмечалась в степных сообществах.

В течение двух лет исследования (2008–2009 гг.) проводилось изучение динамики численности особей ЦП 24 вследствие ее небольших размеров. В 2008 г. численность особей составляла 14 шт., а в 2009 г. – 104 шт. (без учета проростков, появившихся в июле после сильных дождей). При этом число ювенильных/имматурных особей возросло в 13 раз, виргинильных – в 11, молодых генеративных – в 10, а зрелых генеративных – в два раза, причем виргинильные особи были как семенного, так и вегетативного происхождения. Анализируя изменение численности особей в данной ЦП, можно предположить, что в июле–августе 2008 г. виргинильные особи перешли в молодое генеративное, а на следующий год – в зрелое генеративное возрастное состояние и фазу парциального куста с образованием рамет, часть из которых на следующий год перешла в виргинильное, а к середине июля – в молодое генеративное возрастное состояние. В пользу этого говорят данные, полученные И. В. Шиловой [24] при интродукции *H. perforatum* в ботаническом саду Саратовского госуниверситета, которые показывают, что в условиях Саратовской области в культуре при осеннем посеве большинство особей данного вида зацветает в первый год. В других регионах, как в природе, так и в культуре





при любом способе выращивания, *H. perforatum* зацветает только на 2–3-й год жизни [13, 25–27].

Известно, что жизненный цикл растения не является неизменным. Он подвержен воздействию условий среды и варьирует в ограниченных пределах, отвечая особенностям местообитания. Суммарным выражением возрастных состояний ЦП многолетних растений является их возрастной спектр. Зона базового спектра представляет собой возможные отклонения, связанные с пластичностью реакции вида при воздействии различной эколого-ценотической обстановки [28].

Большинство изученных в 2009 г. дефинитивных ЦП (23 из 27) были неполночленными (рис. 1). В них отсутствовали постгенеративные (16 ЦП), старые генеративные (четыре ЦП) или ювенильные/имматурные (восемь ЦП) особи. Возрастные спектры изученных ЦП были, большей частью, левосторонними (17 ЦП) с максимумом на виргинильных особях. Девять ЦП имели левосторонние спектры с двумя пиками – с максимальными на виргинильных и небольшими пиками на постгенеративных (одна ЦП) или зрелых генеративных (остальные ЦП) особях. В ЦП 19 возрастной спектр был центрированный. В возрастных спектрах минимальная доля приходилась на ювенильные/имматурные (10 ЦП), молодые генеративные (одна ЦП), старые генеративные (13 ЦП) или постгенеративные (15 ЦП) особи. Более половины (15 из 27) изученных в 2009 г. ЦП были зреющими – в основном это были ЦП экотонных сообществ и половина степных. Молодые ЦП встречались во всех типах местообитаний (10 ЦП). Зрелых ЦП было отмечено только две.

При ухудшении условий произрастания в возрастных спектрах ЦП в антропогенно-трансформированных местообитаниях увеличивалась доля прегенеративных, в степных – доля виргинильных, в некоторых экотонных – доля молодых и старых генеративных особей. При улучшении условий в антропогенно-трансформированных местообитаниях в ЦП повышалась доля старых генеративных и постгенеративных особей (а в ЦП с особями моноцентрической биоморфы – еще и прегенеративных), в степных – зрелых генеративных, а в некоторых экотонных – виргинильных и постгенеративных особей.

При снижении уровня трофности почвы в антропогенно-трансформированных местообитаниях увеличивалась доля зрелых и старых генеративных и постгенеративных особей *H. perforatum*. Повышение уровня трофности почвы благоприятно сказывалось на увеличении

доли молодых и старых генеративных и постгенеративных особей в ЦП степных сообществ. При повышении почвенного увлажнения в антропогенно-трансформированных местообитаниях увеличивалась доля зрелых генеративных особей.

При снижении увлажнения почвы в некоторых экотонных местообитаниях увеличивалась доля зрелых генеративных и постгенеративных особей, в некоторых степных – старых генеративных, в антропогенно-трансформированных – ювенильных/имматурных особей. При увеличении уровня освещения в антропогенно-трансформированных местообитаниях повышалась доля ювенильных/имматурных, в степных – молодых генеративных особей. При снижении уровня освещения в степных местообитаниях увеличивалась доля ювенильных/имматурных, в антропогенно-трансформированных – зрелых генеративных, в экотонных – виргинильных, старых генеративных и отмирающих особей. В возрастных спектрах ЦП степных сообществ, по сравнению с экотонными, доля зрелых генеративных и отмирающих особей была ниже, а прегенеративных – выше.

В большинстве ЦП (в 14 из 17 ЦП), изученных в 2009 г., по сравнению с 2008 г. были выявлены достоверные различия в абсолютной и относительной численности особей отдельных возрастных состояний (в основном виргинильных, молодых и зрелых генеративных особей), что отразилось в изменении возрастных спектров ЦП. Так, доля виргинильных особей увеличилась в восьми ЦП (3, 8, 11, 13, 14, 16, 17 и 24), а их абсолютная численность – в пяти ЦП (8, 10, 13, 16 и 24); уменьшение абсолютной численности особей данной возрастной группы наблюдалось в пяти ЦП (3, 5, 7, 17 и 19). В ЦП 1, 3, 10, 11, 14 и 16 произошло снижение относительной и абсолютной численности молодых генеративных особей, а в ЦП 7 и 17 – только абсолютной. Наблюдалось снижение как абсолютной, так и относительной численности зрелых генеративных особей: абсолютной – в шести ЦП (3, 5, 7, 8, 10, 13), относительной – в семи ЦП (3, 8, 10, 13, 14, 16 и 24). Также практически во всех ЦП в возрастных спектрах либо появились, либо увеличили численность старые генеративные и постгенеративные особи. В некоторых ЦП наблюдались изменения абсолютной и относительной численности противоположные по знаку. Это связано либо с колебанием плотности ЦП, либо со сдвигом возрастного спектра из-за сильного изменения численности особей другого возрастного состояния.

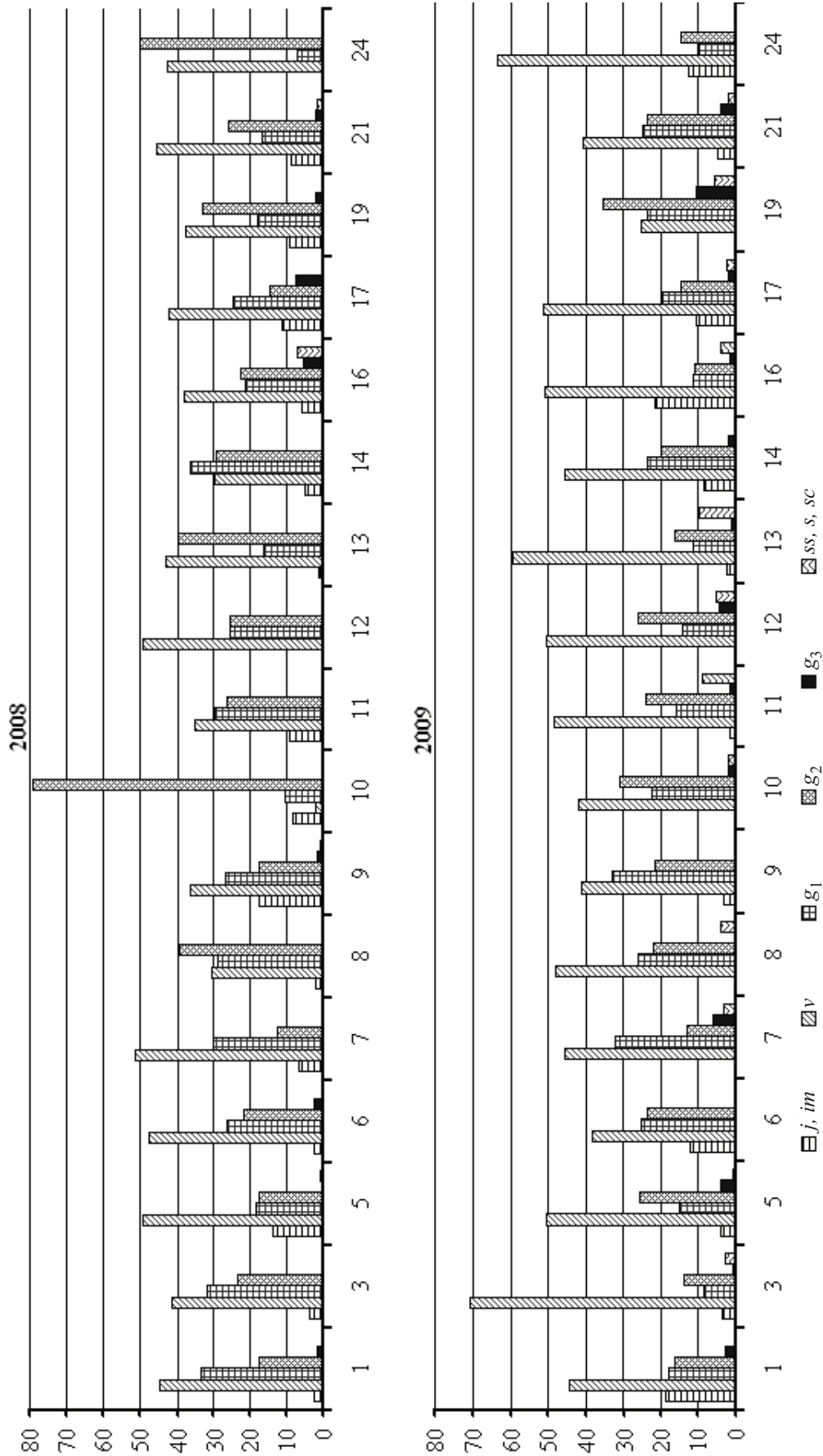


Рис. 1. Возрастные спектры изученных ценопопуляций *H. refofatum* в 2008 и 2009 гг. По оси абсцисс – номера ценопопуляций, по оси ординат – доля особей отдельных возрастных состояний, %. Возрастные состояния (здесь и далее):  $j$  – ювенильное,  $im$  – имматурное,  $v$  – виргинильное,  $g_1$  – молодое,  $g_2$  – зрелое и  $g_3$  – старое генеративные,  $ss$  – субсенильное,  $s$  – сенильное,  $sc$  – отмирающее



Возрастной базовый спектр и его зона в районе исследования в 2009 г. были левосторонними, одновершинными, с максимумом на виргинильных особях (рис. 2). Он отличается от спектра, полученного в ходе исследований, проведенных на Алтае и в Восточном Казахстане, где он был центрированным [2]. Как видно из рис. 2, возрастные базовые спектры, как по годам

исследований, так и усредненный, построенный на основе 58 возрастных спектров, практически одинаковы. Явные различия прослеживаются в зоне возрастного базового спектра, которая была левосторонней с двумя (с большим пиком на виргинильных особях и малым – на зрелых генеративных) или с одним пиком (на виргинильных особях).

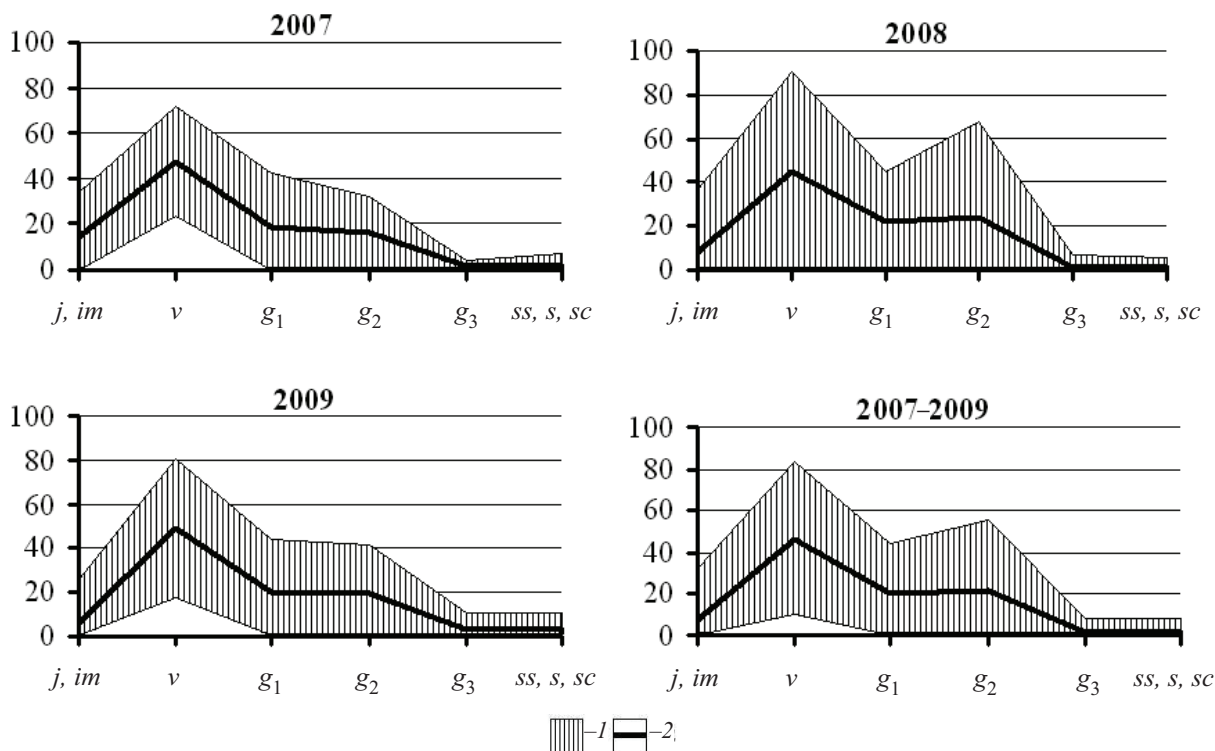


Рис. 2. Базовый возрастной спектр *H. perforatum* в Саратовской области: 1 – зона базового спектра; 2 – базовый спектр. По оси абсцисс – возрастные состояния, по оси ординат – доля особей отдельных возрастных состояний, %

Левосторонний тип базового спектра, имеющий два пика, связан с особенностями размножения (семенной или семенной и вегетативный), общей продолжительностью отдельных возрастных состояний, вариантами онтогенеза (полный или неполный), элиминацией молодых возрастных групп.

Максимум базового спектра и его зоны на виргинильных особях связан с активным вегетативным размножением, высокой элиминацией более молодых возрастных групп и особенностями онтогенеза (в условиях Саратовской области ювенильные/имматурные особи в первый год обычно переходят в виргинильное 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 состояние длится не больше года.

Пик спектра на зрелых генеративных особях не превышает пик на виргинильных, вероятно, вследствие элиминации виргинильных особей (например, при перезимовке) или элиминации молодых генеративных особей, особенно в засушливый период. Низкая доля старых генеративных и постгенеративных особей, вероятно, во многом является следствием неполного онтогенеза.

### Заключение

В 2007–2009 гг. было исследовано 38 ценопопуляций зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) из пяти типов местообитаний в 17 районах Саратовской области. В районе исследования были отмечены особи двух типов биоморф – явнополицентрической и моноцентрической, причем последняя была отмечена только в 10,5% ЦП – на средневозрастных залежах и в молодых лесопосадках.





На плотность ЦП существенно влияли условия местообитаний. Самой низкой была плотность ЦП, особи которой имели моноцентрический тип биоморфы. Далее она повышалась в экотонных сообществах и на заливных лугах, где возобновление ЦП осуществляется семенным и вегетативным способами. Наибольшую плотность имели ЦП степных местообитаний. На плотность ЦП также оказывали влияние погодные условия и воздействие пирогенного фактора. Она уменьшалась, если апрель (в то время, когда зверобой начинает отрастать) сухой и холодный, а лето сухое и жаркое. При осенних пожарах плотность ЦП увеличивалась (за счет уничтожения подстилки), а при весенних – уменьшалась (из-за гибели отрастающих побегов).

Возрастные спектры изученных ЦП чаще всего были неполночленными, левосторонними (реже – центрированными), с одним пиком (реже – с двумя). Молодые и зрелые ЦП встречались во всех типах местообитаний, зреющие – чаще всего в экотонных.

В Саратовской области для *H. perforatum* характерен базовый возрастной спектр с максимумом на виргинильных особях и зоной базового спектра с двумя пиками: большим, приходящимся на виргинильные особи, и малым – на зрелые генеративные.

Возрастной базовый спектр зависит от особенностей онтогенеза вида, а различие в зонах базового спектра вызвано влиянием эколого-ценотических условий местообитаний, возрастными волнами, возникающими под влиянием погодных условий (что отражается на разветвлении почек возобновления и элиминации особей), либо воздействием случайных факторов (пирогенных, антропогенных, зоогенных и т.п.). В частности, наибольшее влияние на зону возрастного базового спектра оказывает количество осадков в июне–июле (в период активного роста зверобоя).

#### Список литературы

1. Ведерникова О. П. Использование популяционно-онтогенетических методов для оценки состояний популяций лекарственных растений // Методы популяционной биологии : сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 29–31.
2. Гонтарь Э. М., Курочкина Н. Ю. Возрастная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* (Clusiaceae), *Polemonium caeruleum* (Polemoniaceae) и *Primula macrorcalyx* (Primulaceae) в Хакасии, на Алтае и в Восточном Казахстане // Раст. ресурсы. 2005. Т. 41, вып. 2. С. 17–28.
3. Семенова В. В., Егорова П. С. Динамика онтогенетической структуры и оценка жизнеспособности ценопопуляций *Valeriana alternifolia* (Valerianaceae) в западной Якутии // Раст. ресурсы. 2008. Т. 44, вып. 1. С. 60–65.
4. Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений средней России : в 3 т. М., 2004. Т. 3. 520 с.
5. Беленовская Л. М., Буданцев А. Л. Продукты вторичного метаболизма *Hypericum perforatum* L. и их биологическая активность // Раст. ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 3. С. 131–153.
6. Злобин Ю. А., Бондарева Л. Н. Эколого-ценотическая характеристика и продуктивность *Hypericum perforatum* L. на северо-востоке Украины (Сумская обл.) // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 3. С. 26–32.
7. Пархоменко В. М., Забалуев А. П. Возрастная и виталитетная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения : сб. науч. ст. Вып. 10. Саратов, 2008. С. 72–75.
8. Пархоменко В. М., Кашин А. С. Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* (Hypericaceae) в Саратовской области : виталитетная и онтогенетическая структура // Раст. ресурсы. 2012. Т. 48, вып. 1. С. 3–16.
9. Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. Т. 3. М. ; Л., 1964. С. 132–145.
10. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–204.
11. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–33.
12. Смирнова О. В., Заугольнова О. В., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–43.
13. Гонтарь Э. М. Онтогенез зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2002. С. 206–213.
14. Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 81–93.
15. Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19.
16. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
17. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. М. ; Л., 1950. С. 465–483.
18. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 198 с.
19. Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны) : учеб. пособие. Самара, 2006. 311 с.



20. Иибирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : сб. материалов докл. VII Всерос. популяц. семинара. Ч. 2. Сыктывкар, 2004. С. 113–120.
21. Пархоменко В. М., Кашин А. С. Характеристика растительных сообществ с участием *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области // Поволж. эколог. журн. 2010. № 3. С. 302–312.
22. Пархоменко В. М., Кашин А. С. Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* (*Hypericaceae*) в Саратовской области : изменчивость морфометрических признаков и стратегия выживания // Раст. ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 4. С. 1–18.
23. Худякова Л. П. Особенности цветения и семенной продуктивности зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) // Экология цветения и опыления растений : межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1989. С. 120–128.
24. Шилова И. В. Интродукция зверобоя продырявленного в ботаническом саду Саратовского университета // Бюл. бот. сада «Белые ночи». Сочи, 1993. С. 151–153.
25. Тюрина Е. В., Шохина Н. К., Гуськова И. Н. Опыт возделывания *Hypericum perforatum* L. в Новосибирской области // Раст. ресурсы. 1983. Т. 19, вып. 4. С. 507–512.
26. Эчишвили Э. Э., Портнягина Н. В. Хозяйственно-ценные признаки и продуктивность зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) при выращивании в подзоне средней тайги Республики Коми // Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, воспроизводство, использование : материалы X Междунар. симп. Сыктывкар, 2008. С. 246–248.
27. Портнягина Н. В., Эчишвили Э. Э., Мишууров В. П. Онтогенез *Hypericum perforatum* L. в культуре на севере // Интродукция растений : теоретические, методические и прикладные проблемы : сб. материалов междунар. конф. Йошкар-Ола, 2009. С. 361–364.
28. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.