

Специфика поддержания численности ценопопуляции *Hypericum perforatum* L. на суходольном лугу в условиях засушливых сезонов

С. А. ДУБРОВНАЯ, Л. У. МАВЛЮДОВА

Казанский федеральный (поволжский) университет
420000, Казань, ул. Кремлевская, 18
E-mail: public.mail@kpfu.ru

Статья поступила 20.05.2014

Принята к печати 10.11.2014

АННОТАЦИЯ

Исследовался механизм сохранения численности ценопопуляции *Hypericum perforatum* на суходольном лугу Республики Татарстан в условиях засушливых сезонов 2010–2012 гг. На суходольном лугу пополнение численности ценопопуляции осуществляется за счет побегов корнеотпрыскового происхождения. Процесс образования рамет в течение сезона растянут во времени и приурочен к оптимальным условиям. Зависимость вегетативного разрастания от погодно-климатических факторов сезона не выявлена. В большей степени от погодно-климатических факторов сезона зависит онтогенетическая структура популяции и процесс полового размножения. Пластичность процесса вегетативного разрастания обеспечивает стабильную численность и флюктуационный тип динамики ценопопуляции.

Ключевые слова: зверобой прорывающийся, корнеотпрысковая жизненная форма, рамета, вегетативное разрастание, онтогенетическая структура ценопопуляции.

Изучение экологии и популяционной структуры вида в значительной степени нацелены на изучение зависимости распространения растений от условий среды в границах освоенного ареала, приспособленности особей к существованию в различных местообитаниях, выявления ценоареала вида [Толмачев, 1974]. Механизмы, способствующие сохранению особей вида на освоенных участках пространства, обнаруживаются в процессе многолетних исследований изменчивости онтогенетической структуры ценопопуляции, особенности поддержания численности в процессе вегетативного и полового размножения, изучения зависимости данных процессов от фак-

торов сезона, динамики растительных сообществ. Несомненно, проявление подобных характеристик возможно при условии выработки комплекса адаптивных механизмов, осуществляющихся на разных уровнях организации: от клеточного до популяционного. Значительный интерес представляют данные исследования при изучении структуры популяций в экстремальных условиях обитания, что способствует максимальному выявлению компонентов приспособленности, выработанных в процессе длительной эволюции.

Для *Hypericum perforatum* важным механизмом, обеспечивающим освоение экологически различных местообитаний, является

пластичность морфологической структуры вегетативных органов и способность к формированию разнообразных жизненных форм: стержнекорневой длиннокорневищной, стержнекорневой корнеотпрысковой, длиннокорневищной [Гонтарь, Годин, 2002; Дубровная, Мавлюдова, 2012; Пархоменко, 2012]. В. Н. Голубев [1962] определил зверобой как стержнекорневой корнеотпрысковый поликарпик. Анатомическую структуру надземных побегов, характерную для жизненной формы кустарничков, у ряда видов рода *Hypericum* отмечали В. Lotocka, Е. Osinska [2010]. Как большинство растений корнеотпрысковой жизненной формы, которые широко представлены в рудеральных сообществах, зверобой хорошо приспособлен к существованию в условиях нарушенных местообитаний, где интенсивно разрастается и выступает как сорный вид [Weed Risk Assessment, 2001].

В условиях нарушенных сообществ у растений корнеотпрысковой жизненной формы (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub Boreal, *Linaria vulgaris* Mill., *Rumex acetosella* L., *Convolvulus arvensis* L.) поддержание численности ценопопуляции осуществляется за счет вегетативного разрастания размножения при хорошо выраженных процессах полового размножения. Хорошо выраженная способность к вегетативному разрастанию и размножению в сочетании с интенсивным половым размножением обеспечивает быстрое формирование вегетативной массы, благодаря чему в очень короткий период происходит зарастание деструктивных участков [Лебедев, 1984; Kammesheidt, 1999; Уланова, 2006]. Освоение новых территорий этими видами идет за счет расселения семян [Лебедев, 1984; Уланова, 2006; Лебедев и др., 2014]. Интенсивное вегетативное разрастание ведет к формированию явнополицентрических особей. На корнях развиваются разновозрастные корневые отпрыски с собственной корневой системой. Раметы удалены друг от друга, достаточно автономны и выступают как самостоятельные центры фитогенных полей [Лебедев, 1984].

Интенсивные процессы вегетативного разрастания и размножения определяют сходную тенденцию формирования онтогенетических структуры и спектров. Для видов облигатно корнеотпрысковой жизненной формы при отсутствии конкуренции с другими тра-

вянистыми растениями отмечается формирование двувёршинных спектров ценопопуляций с пиком на группе особей прегенеративного периода и на растениях генеративного периода [Лебедев, 1984]. Автором отмечено, что погодичные изменения ценопопуляции *R. acetosella*, *Sonchus oleraceus* L. носят сукцессионный характер на залежах и флуктуационный – в агроценозах. При возрастании конкуренции с другими видами в условиях восстановленных растительных сообществ процесс вегетативного разрастания испытывает затруднение, и отмечается уменьшение растений прегенеративного периода. Данная тенденция характерна ценопопуляциям *Ch. angustifolium* в ходе сукцессии лесного сообщества. Онтогенетические спектры ценопопуляций во временном ряду зарастания вырубков изменяются от преобладания молодых растений (инвазионных) к необратимому увеличению доли растений старших возрастных состояний (регрессивным) [Уланова, 2006]. Растения корнеотпрысковой жизненной формы благодаря вариабельности способов поддержания численности ценопопуляции характеризуются способностью к быстрому освоению пространства, успешному выживанию на занятой территории, что отражает устойчивое состояние вида в пределах занимаемого ареала.

Цель исследований – изучить специфику поддержания численности ценопопуляции *H. perforatum* гемикриптофита, стержнекорневой корнеотпрысковой жизненной формы на суходольном лугу в условиях засушливых сезонов.

Задачи: 1) описать морфологическую структуру особи *H. perforatum*; 2) изучить влияние погодных условий конкретного сезона на процесс полового размножения и вегетативного разрастания *H. perforatum*; 3) изучить влияние погодно-климатических условий на формирование онтогенетической структуры ценопопуляции вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлась ценопопуляция *H. perforatum*. Тип ареала *H. perforatum* – евроазиатский. Жизненная форма вида на суходольном лугу – гемикриптофит, стержнекорневой корнеотпрысковой поликарпик.

Экологическая характеристика ценопопуляции *H. perforatum* на суходольном лугу по шкалам Д. Н. Цыганова

Шкала	Число градаций шкал фактора	Диапазон шкалы для зверобоя	Балловая оценка фактора для сообщества	Тип режима
(Hd) увлажнения почв	1–23	3–15	6,3	Промежуточная между сухостепными и среднестепными почвами
(Rc) кислотности почв	1–13	1–11	4,5	В диапазоне кислых и очень кислых почв
(Nt) богатства почв азотом	1–11	1–9	3,4	Очень бедные азотом почвы
(Tr) солевого режима	1–19	1–9	4,1	Промежуточная между бедными и не-богатыми почвами

Вид, обладая широким диапазоном толерантности (табл. 1), в пределах республики занимает различные местообитания, произрастающая по лугам, полянам и опушкам лесов, кустарникам, светлым лесам. На основе геоботанических описаний определена экологическая характеристика ценопопуляции зверобоя на суходольном лугу [Цыганов, 1983; Зубкова и др., 2008].

Исследования проводились в 2010–2012 гг. на территории Республики Татарстан в подзоне хвойно-широколиственных лесов (суходольный луг), подзоне лесостепи (остепненный луг). Для многолетних наблюдений выбран суходольный луг, расположенный на второй надпойменной террасе. Почвы серые лесные. Согласно классификации типов лугов Республики Татарстан [Марков, 1946] луг относится к полевице-мятликовому разнотравному лугу. В травостое высоко участие видов семейств злаковых, сложноцветных и бобовых. На суходольном лугу ценопопуляция зверобоя существует в условиях бедных, кислых почв. Увлажнение – за счет атмосферных осадков (см. табл. 1).

В травостое отмечается присутствие рудеральных и сорных видов, что связано с пастбищной дигрессией (*Achillea millefolium* L., *Taraxacum officinale* F. Н. Wigg., *Plantago major* L.). Изучение вегетативного разрастания *H. perforatum* также проводили в 2011 г. на остепненном лугу холмистой равнины в подзоне лесостепи. Луг располагается на пологом склоне южной экспозиции, сформирован на карбонатных почвах на месте существовавшего в прошлом широколи-

ственного леса, который в настоящий момент сохранился на склоне оврага.

Погодно-климатические условия сезонов 2012, 2011 и особенно 2010 гг. характеризовались существенными аномальными проявлениями, а именно длительным периодом высоких температур. Аномальная жара 2010 г., начавшаяся в начале третьей декады июня, продержалась до конца второй декады августа. При этом осадков выпало существенно меньше нормы: в июне – 16 % от нормы, а в июле – 21 % (табл. 2). В июне 2011 г. количество осадков более чем в два раза превышало норму, высоким оставался показатель и в июле – 134 % выше нормы. Сухим был август. Осадков выпало немногим более 15 % от нормы. Сезон 2012 г. характеризовался незначительным водным дефицитом в июне и июле. Однако в августе, в период массового созревания семян, отмечалось существенное превышение нормы выпавших осадков.

На суходольном лугу ценопопуляция *H. perforatum* представлена хорошо выраженными скоплениями, достаточно удаленными (более 1,5 м) друг от друга, между скоплениями особи зверобоя отсутствовали. Каждое скопление рассматривали как самостоятельную площадку. Онтогенез вида описан на основе особей семенного происхождения, выделено четыре периода и 12 онтогенетических состояний [Гонтарь, Годин, 2002]. Отмечено, что растения вегетативного происхождения по мощности не отличались от особей семенного происхождения. Онтогенетические состояния выделялись нами с учетом разработанных авторами критериев [Гонтарь, Годин,

Метеорологические показатели климата г. Казань

Период наблюдения	Среднемесячная температура		Осадки			
	норма средне- месячной, °С	фактическая, °С	норма суммы осадков	выпало осадков	% от нормы	
2010 г.	Май	13,1	17,3	38	33	87
	Июнь	17,9	21,2	70	11	16
	Июль	19,6	25,9	66	14	21
	Август	17,1	22,7	59	43	73
	Сентябрь	11	13,4	55	39	71
2011 г.	Май	13,3	14,4	41	31	76
	Июнь	18,1	17,4	63	135	214
	Июль	20,2	23,4	67	90	134
	Август	17,6	18,9	59	9	15
	Сентябрь	11,7	12,4	52	73	140
2012 г.	Май	13,3	15,9	41	31	76
	Июнь	18,1	19,7	63	45	71
	Июль	20,2	21,6	67	48	72
	Август	17,6	19,6	59	84	142
	Сентябрь	11,7	12,6	52	61	117

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом обозначены показатели температуры и количества осадков конкретного сезона, существенно отличающиеся от среднегодовых показателей.

2002]. Ежегодно онтогенетическая структура ценопопуляции анализировалась на основе разных скоплений. Площадь скопления варьировала от 0,1 до 4 м², при среднем показателе 2,1 м². В качестве счетной единицы использованы первичные кусты семенного происхождения, парциальные кусты с вторично стержнекорневыми корнями и раметы – корнеотпрысковые побеги с собственной корневой системой, поскольку они выступают как самостоятельные центры фитогенных полей.

В конце каждого сезона все счетные единицы выкапывались для определения онтогенетического состояния и снятия морфометрических показателей. Скопления в пределах луга выбирались случайным образом.

Минимальное количество скоплений для исследования в сезоне определялось исходя из того, что при средней плотности растений от 4 до 8 на площадку (в нашем случае на скопление), достаточно уже 10–20 площадок, чтобы иметь представление о характере онтогенетической структуры [Уранов, 1975]. В 2010 г. исследовано 14 скоплений, в 2011 и 2012 гг. – 11 и 10 соответственно. Ежегодно в каждом отдельном скоплении изуча-

ли соотношение онтогенетических групп, демографические показатели. На остепненном лугу *H. perforatum* не формирует скоплений, а потому случайным образом заложили 10 временных площадок 1 × 1 м². Онтогенетическую структуру ценопопуляции определяли в начале и конце сезона (май, сентябрь). Итоговые данные в статье по онтогенетической структуре ценопопуляции представлены на основе осенних наблюдений.

При анализе численности ценопопуляции дифференцированно учитывали количество растений прегенеративного и генеративного периодов. Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляции определяли индекс возрастности, индекс эффективности [Животовский, 2001]. Для оценки процессов возобновляемости ценопопуляции использовался модифицированный индекс восстановления I_1 [Глотов, 1998]. Его удобно выражать в виде доли прегенеративных особей по отношению к сумме прегенеративных и генеративных. Чем показатель больше, тем интенсивнее идут процессы пополнения ценопопуляции новыми особями.

Изучение структуры явнополицентрической биоморфы проводилось в сентябре 2011 г.

При этом полностью выкапывались все ра­меты в скоплениях. Расположение и онтоге­нетическое состояние корнеотпрысковых по­бегов на корне фиксировали на карте-схеме. Всего проанализировано расположение бо­лее 200 рамет у 15 особей. Для характерис­тики явнополицентрической биоморфы учи­тывали следующие морфологические пока­затели: количество корнеотпрысковых побегов на одном корне, расстояние между дву­мя корнеотпрысковыми побегами, длину кор­ней в скоплении или на площадках трансек­ты, онтогенетическое состояние корнеотп­рысковых рамет на момент сбора материала, порядок расположения корнеотпрысковых побегов на корнях.

Статистическую обработку данных прово­дили с помощью программы Statistica 5.1. При отсутствии нормального распределения вы­борки оценивали медиану, для проверки ги­потезы о равенстве генеральных средних двух независимых выборок использован не­параметрический критерий Уилксона – Манна – Уитни. Проводился анализ таблиц сопряженности с помощью критерия χ^2 . В работе использованы стандартные обозна­чения уровня значимости: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика структуры явнополицент­рической особи *H. perforatum*. Корневая сис­тема зверобоя хорошо развита. Глубина про­никновения главного корня в почву в усло­виях степенных сообществ составляет 100–150 см [Голубев, 1962]. У особей семенного происхождения появление корнеотпрысковых побегов на боковых корнях отмечается в ге­неративный период [Гонтарь, Годин, 2002]. Исследования показали, что уже у расте­ний виргинильного онтогенетического состо­яния в августе – начале сентября на корнях происходит образование коротких подземных побегов с чешуевидными листьями. Наличие корнеотпрысковых побегов отмечалось по всей длине боковых корней, формирования корнеотпрысковых побегов на главном корне не выявлено. На лугу более половины из всех образованных корнеотпрысковых побегов не развивали полноценные надземные побеги,

засыхали под землей. Полноценные корнеот­прысковые побеги по морфологическим при­знакам надземных вегетативных органов со­ответствовали растениям ювенильного онто­генетического состояния семенного проис­хождения. Каждый корнеотпрысковый побег в ходе индивидуального развития претерпе­вает такие же возрастные изменения, как и первичный побег семенного происхождения. В год появления корнеотпрысковый побег может достичь ювенильного, имматурного или виргинильного онтогенетических состо­яний.

Нами анализировались только явнополицентрические особи, которые включали в себя первичный куст средневозрастного он­тогенетического состояния с хорошо выра­женным главным корнем, что отражало его семенное происхождение, с корнеотпрыско­выми побегами различных онтогенетических состояний ($j-g_2$), расположенными на боко­вых корнях. При формировании куртины главный корень первичного куста сохранял­ся. Раметы, формируясь на боковых корнях материнского растения, образовывали соб­ственную корневую систему. Анализ после­довательности расположения на корнях бо­лее 200 рамет различного онтогенетическо­го состояния показал, что появление моло­дых побегов отмечается по всей длине боко­вых корней. Если объединить раметы в груп­пы, номера которых соответствуют порядку их удаления от материнского растения (пер­вичного куста), можно заметить, что соот­ношение растений различных онтогенетиче­ских состояний по всей длине корня не со­впадает (рис. 1). Отмечается тенденция уве­личения доли рамет прегенеративного онто­генетического состояния на периферии кор­ня и преобладание рамет генеративного пе­риода (группа 1), расположенных в непосред­ственной близости от материнского первич­ного куста.

Появление новых корнеотпрысковых по­бегов на старых участках корней обеспечи­вает постоянное омоложение куртины, за­растание освоенного пространства, что ве­дет к отрицательной зависимости между плотностью скопления и его площадью (рис. 2).

На каждом боковом корне первичного ку­ста образовывалось до восьми корнеотпрыс­

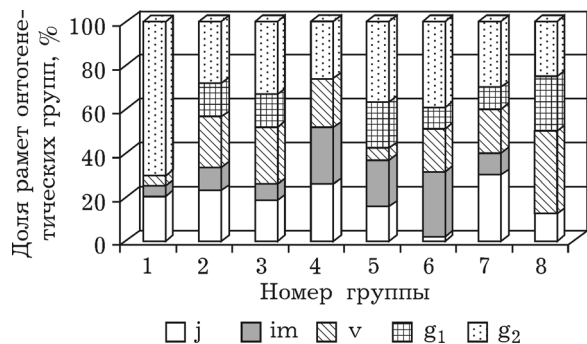


Рис. 1. Соотношение рамет различных онтогенетических состояний в группах разной степени удаленности от материнского организма.

Порядковый номер группы соответствует дальности расположения рамет от материнского организма на корне

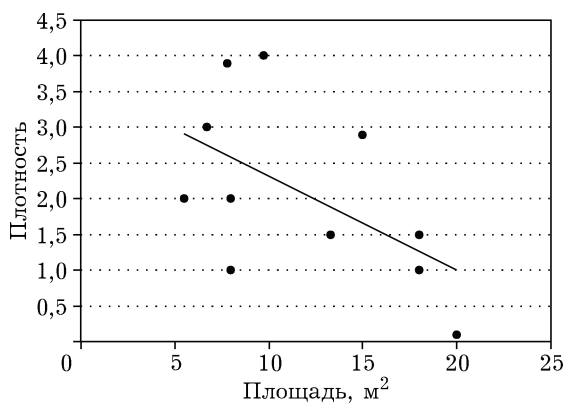


Рис. 2. Связь между плотностью скопления *H. perforatum* и его площадью (2011 г.)

ковых побегов, показатель медианы составил 2,5 (табл. 3). По данному показателю растения на суходольном и остепненном лугах не различались. Однако в условиях суходольного луга число боковых корней у растений зверообразного среднего возраста генеративного состояния значительно превышало, что и определяло формирование большего числа рамет в расчете на особь.

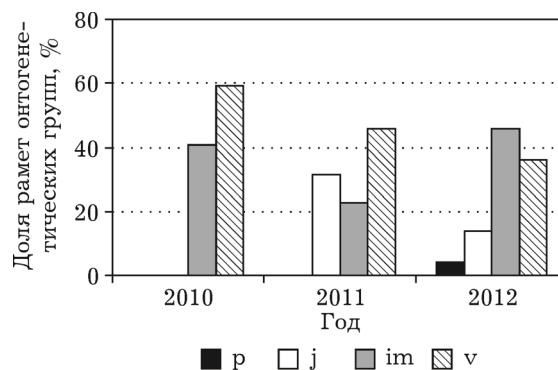


Рис. 3. Спектры онтогенетических состояний рамет, появившихся в процессе вегетативного разрастания (к окончанию сезона)

Динамика появления корнеотпрысковых побегов на лугу в сезонах 2010–2012 гг. различалась, что нашло отражение в характере онтогенетических спектров рамет, возникших в одном сезоне. Сравнение спектров разных лет выявило статистически достоверную разницу ($p > 0,001$) (рис. 3). В конце сезона 2010 г. в скоплениях отсутствовали побеги ювенильного онтогенетического состояния, поскольку появившиеся в мае побеги в ходе последовательного развития достигли имматурного и (или) виргинильного онтогенетических состояний, в то время как в период засухи новые корнеотпрысковые побеги не образовывались.

Оптимальные условия сезона 2011 г. способствовали значительному увеличению численности скоплений за счет вновь образованных рамет. Наличие рамет ювенильного, имматурного и виргинильного онтогенетических состояний может свидетельствовать об их постепенном образовании в течение сезона. Существенное увеличение осадков в августе 2012 г. (142 % от нормы) способствовало прорастанию семян и выживанию проростков,

Т а б л и ц а 3

Показатели интенсивности образования корнеотпрысковых рамет в сезоне 2011 г.

Признак, место-обитание	Число побегов на корне, шт.		Число корней на особь, шт.		Число побегов на особь (шт.)		Расстояние между побегами, см		Общая длина корней (более 1 мм), см	
	Me	min-max	Me	min-max	Me	min-max	Me	min-max	Me	min-max
Луг суходольный	2,5	0–8	5**	1–7	12***	1–23	9***	1–42	393*	80–632
Луг остепненный	2	0–6	2	1–3	3,5	1–10	21	6–48	165	89–261

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Изменчивость числа цветков на побеге возобновления парциального куста средневозрастного генеративного состояния и числа счетных единиц

Год	Число цветков	Общее число счетных единиц	Число рамет прегенеративного периода	Число рамет генеративного периода
			шт.	
2010	29***	11,5	4	6,5
2011	83	20	9	12
2012	95***	15	6	7

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

что нашло отражение в онтогенетическом спектре.

Динамика численности ценопопуляции. На протяжении всех лет отмечалось варьирование общей численности ценопопуляции (табл. 4). Наблюдалось существенное колебание численности рамет генеративного и прегенеративного периодов, но статистически достоверных различий не выявлено ($p < 0,05$). Несмотря на отсутствие статистически достоверных отличий, выявлена тенденция образования большего числа рамет в годы, когда выпало большое количество осадков. Так, в сезоне 2011 г. число вновь образованных рамет в полтора раза превышало число рамет, появившихся в сезоне 2010 г., и было существенно выше, чем в сезоне 2012 г. Весной появление корнеотпрысковых побегов *H. perforatum* приурочено к развитию побегов возобновления, и в дальнейшем продолжалось на протяжении вегетационного периода. В мае во все сезоны количество осадков оставалось немногим меньше многолетних среднемесячных показателей, характерных для республики. Учитывая высокую влажность почвы в ходе таяния снега, эти условия являлись достаточными для развития корнеотпрысковых побегов.

В июне и июле 2010 г. на фоне чрезвычайно высоких температур отмечалось существенное уменьшение осадков – соответственно 16 и 21 % от нормы, что и лимитировало дальнейшее появление корнеотпрысковых побегов. Незначительное количество осадков в летние месяцы 2012 г. также не способствовало формированию большого числа корнеотпрысковых побегов. Вероятно, вегетативное разрастание особи при длитель-

ной засухе на фоне высоких температур затруднено, однако даже в самые экстремальные условия сезона полного прекращения вегетативного разрастания не наблюдалось по причине растянутости процесса во времени. Появление корнеотпрысковых побегов приурочено к наиболее оптимальным условиям вегетационного периода.

Онтогенетическая структура ценопопуляции. В экстремально сухом и жарком сезоне 2010 г. соотношение растений разных онтогенетических групп на лугу в пределах скоплений различалось ($p > 0,001$). Проведенные осенью исследования показали, что даже при наличии первичных и парциальных кустов средневозрастного онтогенетического состояния в 22 % скоплений не обнаружено новых полноценных корнеотпрысковых побегов. В сезоне 2011 г. таких скоплений отмечено 9 %, в 2012 г. во всех исследованных скоплениях имело место формирование полноценных корнеотпрысковых побегов. В сезоне 2011 г. онтогенетические спектры в пределах скоплений также различались ($p > 0,05$), что может быть связано с последствиями депрессивных процессов предшествующего сезона. Развитие скоплений в сезоне 2012 г. оказалось однородным, соотношение растений различных онтогенетических групп в скоплениях не различалось ($p < 0,05$).

Онтогенетическая структура ценопопуляции в разные сезоны различалась существенно ($p > 0,001$). Длительная засуха лимитировала формирование новых корнеотпрысковых побегов в течение летнего периода. В результате, в 2010 г. формировался одновершинный спектр с максимумом на группе особей средневозрастного онтогенетического состояния

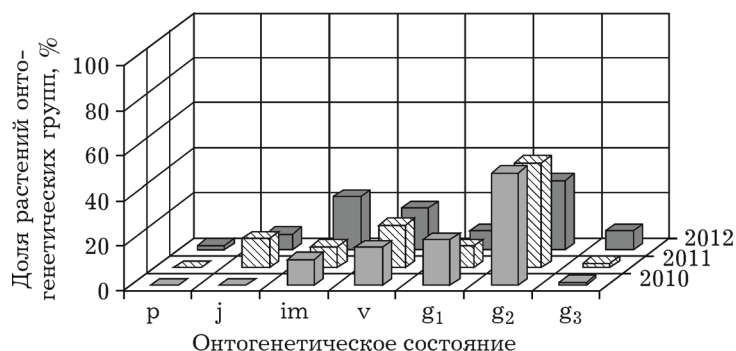


Рис. 4. Изменчивость онтогенетического спектра ценопопуляции *H. perforatum* на суходольном лугу.

(рис. 4). Интенсивные процессы вегетативного разрастания способствовали пополнению ценопопуляции новыми глубоко омоложенными раметами и формированию бимодального онтогенетического спектра.

Базовый спектр зверобоя характеризуется абсолютным максимумом на средневозрастных генеративных особях [Гонтарь, Курочкина, 2005]. Авторами отмечалось, что отклонение от базового спектра имело место в ценопопуляциях, существующих на нарушенных выпасом сообществах, и связано это с поступлением глубоко омоложенных рамет. Вероятно, тип онтогенетического спектра ценопопуляции может отражать не только характер целостности растительного сообщества, но и особенность вегетативного разрастания (побегообразование) в сезоне.

Анализ онтогенетической структуры ценопопуляции зверобоя показал, что с 2010 по 2012 г. наблюдалась тенденция к омоложению ценопопуляции (табл. 5). В 2012 г. модифицированный индекс восстановления оказался максимальным. Флюктуационный тип динамики связан с интенсивностью вегетативного разрастания. Появление единичных проростков в пределах скопления отмечалось в сезоне 2012 г. Во все годы отмечалось стабильное состояние парциальных побегов и

кустов генеративного периода в структуре ценопопуляции (см. рис. 4), что отражает устойчивое состояние вида в сообществе.

Половое размножение зверобоя. Половое размножение в большей степени зависело от погодных-климатических условий сезона. Реакция растений на засуху 2010 г. проявилась в форме низкой реализованности генеративной сферы. Число генеративных побегов в период длительной засухи оказалось значительно ниже, чем во все другие годы (см. табл. 4), и разница статистически достоверна. В то же время сохраняющаяся способность к формированию генеративных побегов в экстремальных условиях засушливого сезона отражает адаптацию вида к абиотическим факторам среды. Несмотря на высокую зависимость процесса полового размножения от факторов среды, отсутствие четко выраженной связи между процессом образования корнеотпрысковых побегов и условий конкретного сезона способствует устойчивому существованию вида в пределах суходольного луга.

Проведенные исследования показали, что сбор надземных побегов в качестве сырья не ведет к ликвидации скоплений, поскольку большое участие в поддержании численности ценопопуляции играет вегетативное раз-

Т а б л и ц а 5

Демографические показатели ценопопуляции *H. perforatum*

Год	Численность	Δ	ω	Тип ЦП	I_1
2010	213	0,34	0,76	Зреющая	0,286
2011	237	0,30	0,67	То же	0,413
2012	139	0,27	0,57	Молодая	0,517

растание. В то же время полное удаление скоплений путем выкапывания всех особей способствует интенсивному зарастанию участка длиннокорневищными злаками лугового сообщества, что затрудняет восстановление численности скопления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пополнение численности ценопопуляции *H. perforatum* на суходольном лугу осуществляется за счет вегетативно возникших побегов корнеотпрыскового происхождения.

Зависимость между погодно-климатическими условиями сезона и числом появившихся рамет не обнаружена. В условиях засухи полного прекращения вегетативного разрастания не отмечалось, хотя процесс существенно затруднялся. Растянutosть во времени процесса формирования рамет, приуроченность процесса к оптимальным условиям сезона является важным механизмом адаптации вида к условиям засухи.

В разные годы для ценопопуляции *H. perforatum* на нарушенном суходольном лугу выявлена изменчивость онтогенетической структуры, определяемая динамикой появления рамет в течение сезона. Интенсивные процессы вегетативного разрастания и размножения определяли существенное омоложение ценопопуляции и формирование бимодального онтогенетического спектра с максимумом на растениях прегенеративного онтогенетического состояния и группе особей средневозрастного онтогенетического состояния. Одновершинный спектр с максимумом на группе особей средневозрастного онтогенетического состояния наблюдался при ухудшении вегетативного разрастания в период засухи.

ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде: мат-лы 2-го Всерос. попул. семинара / МарГУ/ под ред. Л. А. Жуковой, Н. В. Глотова, Л. А. Животовского. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Труды Центрально-Черноземного гос. заповедника им. проф. В. В. Алехина. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. Вып. 7. 511 с.
- Гонтарь Э. М., Годин В. Н. Онтогенез зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2002. Т. 3. С. 201–213.
- Гонтарь Э. М., Курочкина Н. Ю. Возрастная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* (Clusiaceae), *Polemonium caeruleum* (Polemoniaceae) и *Primula macracalyx* (Primulaceae) в Хакасии, на Алтае и в Восточном Казахстане // Растительные ресурсы. 2005. Т. 41, вып. 2. С. 17–29.
- Дубровная С. А., Мавлюдова Л. У. Разнообразие жизненных форм *Hypericum perforatum* L. на территории Республики Татарстан // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. естеств. науки. 2012. Т. 153, кн. 2. С. 170–182.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Зубкова Е. В., Ханина Л. Г., Грохлина Т. И., Дорогова Ю. А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2008. 96 с.
- Лебедев В. П. Онтогенез и структура ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых сорных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 15 с.
- Лебедев В. П., Криницын И. Г., Зонтиков Д. Н., Губарева Н. И., Лебедев С. В. Влияние эколого-ценотических факторов на экобиоморфологию и структуру ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых видов растений // Вестн. Костром. гос. ун-та им. Н. А. Некрасова. 2014. Т. 20, № 2. С. 12–17.
- Марков М. В. Луга Татарской АССР (Сенокосы и пастбища) // Учен. зап. Казанск. гос. ун-та. 1946. Т. 106, кн. 1, вып. 6. 166 с.
- Пархоменко В. М. Биологические особенности и структура ценопопуляций зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) в условиях Саратовской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2012. 20 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
- Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги на примере европейской части России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 46 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергии волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Lotocka B., Osinsra E. Shoot anatomy and secretory structures in *Hypericum* species (Hypericaceae) //

- Botan. Journ. of the Linnean Soc. 2010. Vol. 163. P. 70–86.
- Kammesheidt L. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela // J. Tropical Ecol. 1999. Vol. 15. P. 143–157.
- Weed Risk Assessment / eds. R. H. Groves, F. D. Panetta, J. G. Virtue. Collingwood: Csiro Publishing, 2001. 245 p.

Peculiarities of Maintaining the *Hypericum perforatum* L. Coenopopulation Size on the Dry Meadow During the Dry Season

S. A. DUBROVNAYA, L. U. MAVLYUDOVA

*Kazan Federal University
420000, Kazan, Kremlevskaya str., 18
E-mail: public.mail@ksu.ru*

The mechanism of conservation of the *Hypericum perforatum* L. coenopopulation size was studied on a dry meadow on the territory of the Republic of Tatarstan during the dry seasons in 2010–2012. On the dry meadow the coenopopulation size was increased with the help of root sprouts. The ramets formed as soon as the conditions were optimal. There was no correspondence detected between the vegetative growth and climatic factors during the season. On the other hand, the ontogenetical structure of the coenopopulation and reproduction processes did depend on climatic conditions. Flexibility of the vegetative growth process provided for the stable size of the coenopopulation and the fluctuation type of its dynamics.

Key words: *Hypericum perforatum* L., root sucker plant, ramet, vegetative growth, ontogenetic structure of a coenopopulation.