

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ  
Заведующий кафедрой  
\_\_\_\_\_ Колмаков В. И.  
подпись  
« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2016 г.

**МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ**

Сравнение ценопопуляций комплекса *Achillea millefolium* L. sensu lato северо-восточной части Западного Саяна

06.04.01 Биология

06.04.01.02 Физиология растений

Научные руководители	_____	д.б.н., профессор	Гаевский Н. А.
	подпись, дата		
	_____	д.б.н., профессор	Степанов Н. В.
	подпись, дата		
Выпускник	_____		Селиверстова А. С.
	подпись, дата		
Рецензент	_____	к.б.н.	Данилина Д. М.
	подпись, дата		

Красноярск 2016

## Аннотация

Магистерская диссертация «Сравнение ценопопуляций комплекса *Achillea millefolium* L. sensu lato северо-восточной части Западного Саяна» затрагивает фундаментальную проблему – сохранение и рациональное использование растительных ресурсов. *A. millefolium* L. является лекарственным растением, и сохранение ценопопуляций требует изучения его физиологических и ценологических характеристик. Физиологическими могут являться показатели, связанные с фитомассой, фотосинтетической продуктивностью, а ценологическими – показатели семенной продуктивности. Поэтому целью настоящего исследования явилось сравнение ценопопуляции *A. millefolium* в условиях различной увлажненности – на суходольном и пойменном лугах.

Исследованные ценопопуляции находились в окрестностях поселка Танзыбей Ермаковского района Красноярского края. Сбор материала проводили в июле 2015 года. Увлажненность лугов определяли по шкалам Раменского. Оценивали надземную фитомассу, показатели, влияющие на потенциальную и реальную семенную продуктивность, определяли содержание и соотношение зеленых и желтых пигментов, ССК спектрофотометрическим методом.

Надземная фитомасса, потенциальная и реальная семенная продуктивность *A. millefolium* была выше на суходольном лугу. Пигментные характеристики достоверно не различались. Установлено, что факторами, определяющими фитомассу и семенную продуктивность, не является увлажненность и фотосинтетическая активность пигментов, а количество особей на 1 м<sup>2</sup> и количество корзинок и семян на 1 растение.

*Ключевые слова:* Западный Саян, Танзыбей. *Achillea millefolium*, тысячелистник обыкновенный, семенная продуктивность, надземная фитомасса, пигменты.

## СОДЕРЖАНИЕ:

Аннотация .....	2
ВВЕДЕНИЕ .....	5
Глава 1. Обзор литературы.....	7
1.1 Сравнительная характеристика тысячелистников азиатского и обыкновенного .....	7
1.1.1 Морфологические особенности.....	7
1.1.2 География и фитоценология .....	9
1.1.3 Применение тысячелистников в мире .....	9
1.1.4 Химический состав .....	12
1.2 Географические аспекты биологии ценопопуляции .....	16
1.2.1 Определения термина «ценопопуляция» и понятий, связанных с ним	16
1.2.2 Классификация ценопопуляций .....	18
1.2.3. Морфологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляции .	23
1.3 Надземная и подземная фитомасса .....	24
1.4 Семенная продуктивность.....	26
Глава 2. Объекты и методика исследования .....	31
2. 1. Характеристика района исследования.....	31
2.2. Методика исследования .....	33
Глава 3. Результаты и обсуждение .....	37
3.1 Геоботаническая характеристика ценопопуляций <i>Achillea millefolium</i> L..	37
3. 2 Физиологическая характеристика ценопопуляций <i>Achillea millefolium</i> L.	40
3.2.1 Фотосинтетические пигменты .....	40
3.2.2 Оценка надземной фитомассы и семенной продуктивности .....	42

3.3 Регрессионный анализ возможных связей между показателями фитомассы и семенной продуктивности. ....	46
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	50
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ .....	51
ПРИЛОЖЕНИЕ А Геоботаническое описание суходольного луга пос. Танзыбей Ермаковского района Красноярского края.....	61
ПРИЛОЖЕНИЕ Б Геоботаническое описание пойменного луга пос. Танзыбей Ермаковского района Красноярского края... <b>Ошибка! Закладка не определена.</b>	
ПРИЛОЖЕНИЕ В Шкалы, использовавшиеся для описания обилия, фенофазы и жизненности растений при геоботанических описаниях <b>Ошибка! Закладка не определена.</b>	
ПРИЛОЖЕНИЕ Г Нормальное распределение по количеству семян в корзинке .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>

## ВВЕДЕНИЕ

Тысячелистник обыкновенный (лат. *Achillea millefolium* L.) – невысокое многолетнее травянистое растение, которое редко достигает в высоту 80 см, обычно - 30-50 см. Относится к семейству Сложноцветные (*Asteraceae*). Растение имеет прямой, ребристый и неразветвленный стебель, имеющий редкое опушение. Цветки у этого растения от белого до розового цвета, собраны они в небольшие корзиночные соцветия, а последние, в свою очередь, образуют одно большое щитковидное соцветие. Плод у этого растения – размером в 2 мм семянка серебристо-серого цвета, созревает во второй половине лета - начале осени. Для своего произрастания предпочитает суходольные лесные луга, заросли кустарников, редколесья, луговые степи, лесные опушки, обочины дорог, заброшенные поля и другие [62]

В мире насчитывается около 897 различных видов тысячелистника [80]. На территории нашей страны также произрастают тысячелистник голый, тысячелистник благородный, тысячелистник азиатский и другие. На территории Красноярского края, кроме тысячелистника обыкновенного, произрастают такие виды тысячелистника, как благородный, Шмакова и др. Они также являются лекарственными растениями, но используются сравнительно редко [61].

В практической медицине его используют при гастритах различной этиологии, болезнях печени, почек и мочевыводящих путей, язве желудка и двенадцатиперстной кишки, а также при ожогах, заболеваниях кожи. Эфирное масло входит в состав мазей для лечения повреждений эпителия, эритеме и ожогах. Является кормовым растением для крупного рогатого скота, диких и промысловых копытных животных. Применяется в качестве репеллента [24, 40, 62].

Определение потенциальной семенной продуктивности и степени ее реализации позволяет дать объективную оценку репродукционным

возможностям вида, его способности к самовоспроизведению в ценопопуляциях [4].

Данная работа затрагивает фундаментальную проблему – сохранение и рациональное использование растительных ресурсов. *A. millefolium* L. является лекарственным растением, и сохранение ценопопуляций требует изучения его физиологических и ценологических характеристик. Высокая потребность в заготовке лекарственного сырья с целью получения необходимых препаратов требует увеличения его продуктивности.

Внешние условия, такие как увлажнение, высокие и низкие температуры, освещенность, антропогенное воздействие, также непосредственно влияют на тысячелистник обыкновенный – его семенную продуктивность и надземную фитомассу [26]. Увлажнение также существенно влияет на фотосинтетическую активность, которая, в свою очередь, определяет величину надземной фитомассы и семенной продуктивности [13].

**Цель** – сравнить ценопопуляции *Achillea millefolium* в условиях различной увлажненности.

**Задачи исследования:**

-оценка экологических условий произрастания *A. millefolium* на основе геоботанических описаний фитоценозов;

-исследование содержания фотосинтетических пигментов в листьях *Achillea millefolium* двух ценопопуляций (суходольный луг, пойменный луг);

-оценка продукционных характеристик ценопопуляций *A. millefolium*;

-статистическая оценка связей ценологических и продукционных характеристик ценопопуляций *A. millefolium*.

## Глава 1. Обзор литературы

### 1.1 Сравнительная характеристика тысячелистников азиатского и обыкновенного

#### 1.1.1 Морфологические особенности

На территории Красноярского края, в каждом его районе произрастает тысячелистник обыкновенный и тысячелистник азиатский. Долгое время систематики считали тысячелистник азиатский подвидом тысячелистника обыкновенного. Ниже приведены характеристики, которые помогут определить: что есть тысячелистник обыкновенный, а что – азиатский.

Тысячелистник азиатский и обыкновенный (*Achillea asiatica* и *A. millefolium*), на первый взгляд, похожи.

Оба вида являются многолетними. Стебли сравниваемых представителей рода *Achillea* прямые, но у *A. asiatica* они олиственные и с укороченными веточками в пазухах только верхних листьев и более или менее густо опушенные спутанными волосками, а у *A. millefolium* – они еще бывают восходящими, одиночными или немногочисленными, а также разветвленными. Часто побеги *A. millefolium* укорочены и олиственены в пазухах не только верхних листьев, как у *A. asiatica*, но и средних листьев. Растение полностью покрыто мягкими длинными белыми волосками [42, 43].

Листья у *A. asiatica* и *A. millefolium* в очертании ланцетные, но у первого представителя они линейно-ланцетные, реже продолговато-ланцетные, опушенные тонкими извилистыми волосками, иногда рассеянными сидячими железками, дважды или трижды перисто-рассеченные, а у второго - листья продолговато-рассеченные, с многочисленными сегментами, которые не налегают друг на друга, трижды перисто-рассеченные [63].

Длина конечных долек заметно различается: у азиатского она сравнительно больше (0,5 – 1,5(3) мм), чем у обыкновенного (0,2 – 0,5 мм) [62].

Ширина нерассеченной части листовой пластинки намного больше у азиатского, чем у обыкновенного (0,6-2 мм против 0,5-0,8 мм). Верхние стеблевые листья у тысячелистника обыкновенного достигают 16 см длины и 0,5-2,6 см ширины, что много больше, чем у тысячелистника азиатского [43, 62, 63].

Корзинки у *A. asiatica* находятся в сложнощитковидном общем соцветии, а у *A. millefolium* – в рыхлых, неравновысоких сложных щитках. Обертки тоже немного отличаются друг от друга: у первого она бокальчатая, 3-4,5 мм длиной и (2)2,5 – 3 мм шириной; у второго – продолговатая, до почти яйцевидной формы, 3,4 – 5,5 мм длиной и 2-4 мм шириной. Листочки оберток у тысячелистника азиатского желтовато-зеленые, слегка килеватые, с выступающей жилкой, по краю с бурой или светло-бурой пленчатой каймой, размеры которой примерно 0,2 – 0,3 мм ширины. У тысячелистника обыкновенного они продолговато-эллиптические, зеленые, килеватые, но с темно-бурой пленчатой каймой по краям, 1,5 – 4 мм длины и 0,9 – 1,3 мм ширины. В принципе, уже по корзинке оба вида отличаются значительно, что облегчает дальнейшую работу и экономит время в дифференцировании исследуемых видов [61, 76].

Краевые цветки у тысячелистника азиатского розовые, бледно-розовые, реже белые, язычковые, и длина округлых язычков до 3,5 мм. У тысячелистника обыкновенного окраска язычковых цветков обратная: она у них белая, чаще всего, реже розовая или пурпуровая [43].

В качестве дополнительной информации можно отметить еще и хромосомный набор данных представителей. *A. asiatica* имеет  $2n=18$ , а *A. millefolium* –  $2n=54$  [62, 77].

В мире насчитывается около 897 различных видов тысячелистника [12].

Как декоративность используют около 20 видов. Наиболее распространенные из них: тысячелистник агератолистный (*A. ageratifolia*) - выращивают в качестве почвопокровного растения на бедных, каменистых, но

хорошо дренированных почвах; тысячелистник благородный (*A. nobilis*) и др. Все эти виды крайне неприхотливы: морозостойки, засухоустойчивы, нетребовательны к почвам, легко переносят пересадку и деление [50].

### **1.1.2 География и фитоценология**

У тысячелистника обыкновенного более широкий ареал произрастания, чем у азиатского. В большинстве районов является заносным. Предпочитает такие места для произрастания, как сухие лесные опушки, разреженные леса, склоны, кустарники, суходольные луга, железнодорожные насыпи, склоны, мусорные места, окраины полей [43, 66, 72].

Тысячелистник азиатский предпочитает произрастать на суходольных, заливных лугах, в лесах, на опушках, полянах, зарослях кустарников, открытых склонах, реже встречается на залежах, в степях и выгонах, в полях и у дорог, в посевах встречается изредка [43, 56, 72].

### **1.1.3 Применение тысячелистников в мире**

Несомненно, оба вида тысячелистника полезны. Но спектр их применения в лечебных целях все-таки различен. Данные из литературы [24, 59, 63, 66, 76, 81,] тому свидетельство.

*A. asiatica* в тибетской медицине используется при болезнях органов пищеварения и интоксикациях. В монгольской медицине применяется как противоопухолевое, диуретическое и ранозаживляющее средство. На Дальнем Востоке хорошо применяется при подагре. Как гемостатическое, болеутоляющее и ранозаживляющее средство используется у нанайцев.

Корневища и корни тысячелистника обыкновенного в Германии используют для улучшения пищеварения и как ранозаживляющее средство. На Алтае, в Коми-Пермяцком автономном округе отвар корней применяют в качестве болеутоляющего средства при зубной боли.

*A. millefolium* и *A. asiatica* входят в 7 – 9 и 11-е издания отечественной фармакопеи и фармакопеи многих стран Западной Европы, Мексики, США.

В практической медицине его используют при гастритах различной этиологии, болезнях печени, почек, и мочевыводящих путей, язве желудка и двенадцатиперстной кишки, а также геморрое, ожогах, заболеваниях кожи. Эфирное масло входит в состав мазей для лечения повреждений эпителия, эритеме и ожогах.

В индийской медицине применяется при респираторных инфекциях как общеукрепляющее средство. В тибетской медицине он действенен при опухолях, сибирской язве. В Афганистане используют надземные части *A. millefolium* при ревматизме.

Также показаны хорошие результаты при лечении гриппа, острых респираторных инфекциях, хронической кадмиевой интоксикации и длительных субфебрилитетов в педиатрии, повышает мужскую силу.

В народной медицине – одно из наиболее известных средств. Отвары, а также соки, мази, примочки, настои травы этого растения применяются для лечения неврозов, туберкулеза легких, бронхиальной астмы, болезней сердца, почек и т. д.

Как горечь и пряность, используется в производстве горьких настоек, пива, ликеров и сыра. В косметике и парфюмерии экстракт, настой и эфирное масло используются как биостимуляторы и ароматизаторы. Настой и отвар надземных частей тысячелистника обыкновенного подходят для борьбы с насекомыми-вредителями огорода и сада; применяются для дубления кож.

Листья *A. millefolium* ранее входили 1 – 3 издания отечественной фармакопеи. Свежие листья можно использовать в качестве пряной добавки к салатам.

В народной медицине настой, чай, сок, отвар листьев при приеме внутрь улучшает пищеварение, обмен веществ. Хорошо влияет на работу сердца, печени, почек, а также органов дыхания и нервной системы.

В Болгарии применимы средства на основе листьев тысячелистника обыкновенного при малярии, сахарном диабете, гельминтозах.

Соцветия *A. millefollium* ранее входили в 1 – 6-е издания отечественной фармакопеи, официально применяются в Финляндии и Швеции.

В Сибири в качестве чая применяют при желчно - и почечнокаменной болезни. На Украине используют как гемостатическое средство, а мазь – при болезнях сердца. Мазь на Кавказе употребляют как ранозаживляющее, а эфирное масло – при гельминтозах. Как диуретическое, гемостатическое, жаропонижающее, противоастматическое и антигельминтное средство применяется в Средней Азии. В Иране применяют при метеоризме и как общеукрепляющее лекарство.

Исходя из исследования Betul Sekic и его коллег [73], меченые <sup>131</sup>I-ом экстракты тысячелистника обыкновенного могут использоваться для диагностики и лечения различных заболеваний. К сожалению, в данный момент это исследование было проведено только на крысах.

Тысячелистник обыкновенный – это кормовое растение для крупного рогатого скота, диких и промысловых копытных животных. Применяется в качестве репеллента [8]. Является сорным, но благодаря 3,6-хлорпиколиновой кислоте или гербицидным смесям, содержащим дихлорпропан и мекопроп, можно контролировать его рост на пастбищах [83].

В исследовании Beth A, Fausey и его коллег [72] было выяснено, что высокая концентрация тысячелистника обыкновенного в водном экстракте снижает митотический индекс, прорастание семян и развитие корневой системы листового салата.

Зеленые насаждения являются важным элементом благоустройства урбанизированных территорий [54]. Они представляют не только органическую часть планировочной структуры города, но и выполняют комплекс важных экологических функций. Наличие в городах достаточного количества зеленых насаждений способствует очищению атмосферы, снижает уровень шума и благоприятно действует на состояние человека. Использование многих травянистых многолетних растений, как тысячелистник обыкновенный,

позволяет повысить устойчивость фитокомпозиций и продлить период их декоративности в разы при наименьших затратах.

Тысячелистник обыкновенный неприхотлив, обильно и продолжительно цветет, малотребователен к почвам, солнцу. Выведены в культуру такие сорта тысячелистника обыкновенного, как «Сэриз Куин» и «Келуэй» с вишнево-красными цветами, «Самметриз» с карминово – красными, «Рубрум» с вишневой окраской цветков [24] и «Red Velvet» [70]. Они хорошо смотрятся на бордюрах, групповых посадках на фоне декоративных кустарников и газонов [72].

Сложной задачей современной биологии является изучение влияния атмосферных примесей антропогенного происхождения на организмы растений. Фитотоксичные примеси нередко приводят к выраженным морфологическим, анатомическим, физиологическим, биохимическим и генетическим изменениям растений [17]. Исследования Немерешиной О. Н., Гусева Н. Ф. и Филипповой А. В. [39] показали, что биометрические показатели растения тысячелистника обыкновенного, произрастающие вблизи источников промышленного загрязнения, имеют низкие показатели влажности по сравнению с экземплярами контрольных участков, что может рассматриваться как проявление адаптации к атмосферному загрязнению. Для тысячелистника обыкновенного также отмечено повышение репродукции в техногенных зонах. Указанные изменения можно рассматривать как способ выживания вида в агрессивной среде.

#### **1.1.4 Химический состав**

Одними из известных лекарственных растений, применяемых как в научной, так и в народной медицине [12, 82], являются тысячелистник обыкновенный и азиатский. Широкий спектр биологических свойств тысячелистников обусловлен разнообразием его химического состава, который характеризуется богатым набором вторичных метаболитов – изопреноидов, флавоноидов и витаминов [10, 52].

Химический состав различных органов *A. asiatica* весьма разнообразен [22]. Надземные части этого растения богаты полезными для организма веществами, такими как полисахариды, органические кислоты. Эфирные масла содержат в своем составе хамазулен. Препараты, содержащие его, обладают высокой бактерицидной, противовоспалительной и антиаллергической активностью. Еще содержатся такие вещества, как сабинен (способствует регенерации), камфора (возбуждает нервную систему), камфен (сырье для получения инсектицидов) и другие [22, 63].

Также в тысячелистнике азиатском содержатся секвитерпеноиды, которые используются в качестве отдушки в косметологии; сапонины - мыльное вещество; алкалоиды, которые снижают нервное напряжение, снимают стресс, улучшают сон [53, 62].

Данный вид тысячелистника очень богат витаминами С, К и каротином, которые очень важны организму, особенно в период авитаминоза. Витамин С помогает нашей иммунной системе противостоять различным вирусным заболеваниям. Витамин К является коагулянтом, препятствует излишней потере крови, помогает при варикозе. Каротин прекрасно подходит людям, у которых проблема со зрением и светобоязнь [23].

Тысячелистник азиатский содержит в себе такие незаменимые вещества, как кумарины (умбеллиферон, кумарин, скополетин), которые оказывают на организм сосудорасширяющее и спазмолитическое действие, а также губительно воздействуют на грибки и простейшие; используются для лечения различных кожных заболеваний [21, 22].

На активность ферментов в организме влияют такие вещества, как флавоноиды, которые содержатся в количестве примерно 3% в *A. asiatica* – это лютеолин (важны для защиты клеток мозга), апигенин (приостанавливает рост опухолей груди), кемпферол (для лечения болезней мочевыделительной системы), а также различные гликозиды, например, кверцетин [8].

Тысячелистник обыкновенный не менее богат нужными для организма веществами. В составе *A.millefolium* содержится большее количество, по сравнению с азиатским, углеводов и его родственных соединений, таких, как арабиноза, глюкоза, галактоза и дульцит. Также в нем есть циклитолы, которые отсутствуют в тысячелистнике азиатском [23, 54].

*A. millefolium* содержит в себе и органические кислоты: янтарную, стимулирующая работу нервной системы, и аконитовую [52].

Норвежскими учеными установлено, что в траве тысячелистника обыкновенного содержится около 0,25–0,8% эфирного масла. Его количество в значительной мере зависит от периода вегетации растения: в раннем периоде вегетации его содержание составляет 0,13%, во время цветения увеличивается значительно — 0,34%. В состав эфирного масла входят сесквитерпеноиды и монотерпеноиды. Кроме того, в траве тысячелистника обыкновенного обнаружены флавоноиды, дубильные вещества, витамины К, С, А, амины, сложные эфиры, кариофиллен и другие [25, 60].

Также трава тысячелистника обыкновенного обладает кровоостанавливающими и противовоспалительными свойствами. Гемостатическая активность растения связана с содержанием в нем витамина К. При этом проявляют данную активность  $\alpha$ -филохинон и алкалоид ахилеин. Однако этот механизм действия тысячелистника не до конца выяснен, так как его препараты никогда не приводят к образованию тромбов. Влияние фитопрепаратов тысячелистника на процесс гемокоагуляции выражен слабо. Эффект проявляется при продолжительном применении — как при наружном, так и внутреннем [29].

Горечи, входящие в состав растения, раздражают окончания вкусовых нервов, возбуждают аппетит и усиливают секрецию желудочного и других пищеварительных соков. Повышается желчеотделение и внешнесекреторная функция поджелудочной железы, нормализуется моторика желудочно-кишечного тракта, уменьшается метеоризм. Желчегонные свойства

лекарственных средств из тысячелистника вызваны также содержанием ненасыщенных жирных кислот, стеролов и тритерпеновых гликозидов [38].

Флавоноиды и эфирное масло оказывают спазмолитическое действие на гладкие мышцы кишечника, мочевыводящие и желчевыводящие пути [25, 59]. Дубильные вещества, азулены, цинеол обуславливают противовоспалительные, бактерицидные, противоаллергические и ранозаживляющие свойства тысячелистника [24, 25, 29].

Эфирное масло тысячелистника проявляет антибактериальную и противогрибковую активность. Оно угнетает рост бактерий устойчивых к действию антибиотиков [8]. Масла представлены богатым набором соединений, главным образом терпеноидами [10].

Г.И. Калинкина, А.Д. Дембицкий, Т.П. Березовская в своей статье [24] писали о проведении сравнительного исследования химического состава эфирных масел трех близких видов: тысячелистников обыкновенного (*Achillea millefolium* L.), азиатского (*A. asiatica* Serg.) и благородного (*A. nobilis* L.). Был исследован химический состав эфирных масел, полученных из надземной части тысячелистника азиатского, собранной в различных областях Сибири, также тысячелистника обыкновенного и тысячелистника благородного. При этом преследовалась цель сопоставить состав эфирных масел систематически близких видов тысячелистника азиатского и тысячелистника обыкновенного для обоснования их видовой самостоятельности. Для получения объективного заключения исследовали состав систематически близкого, но достоверного вида тысячелистника благородного методом газо-жидкостной хроматографии (ГЖХ). В составе эфирных масел исследуемых видов тысячелистника было обнаружено более 50 компонентов, из которых 32 идентифицировали. Данные исследования показывают, что как по качественному составу, так и по количественному содержанию всех компонентов эфирные масла тысячелистников азиатского и обыкновенного очень близки. Некоторые различия в содержании отдельных компонентов связаны, вероятно, не с

видовыми различиями, а с местом произрастания растений (эколого-географический фактор) или систематической неоднородностью вида. При этом заметно отличие состава эфирного масла тысячелистника благородного от первых двух, особенно по содержанию сесквитерпеноидов. На основании этого исследования [24], можно предположить, что близкие по составу не только монотерпеноидов, но и сесквитерпеноидов тысячелистники азиатский и обыкновенный действительно представляют собой единый вид [53]. Это подтверждает мнение ботаников [9] рассматривать тысячелистник азиатский в составе полиморфного вида *Achillea millefolium* L. s.l.

Исследования Федько И. В. и других ее коллег показали, что *Achillea millefolium* L. и другие исследованные растения являются наиболее перспективными видами для фитотерапии туберкулеза легких. Полученные данные позволили предложить растения в качестве источника кремния [59].

## **1.2 Географические аспекты биологии ценопопуляции**

### **1.2.1 Определения термина «ценопопуляция» и понятий, связанных с ним**

Ценопопуляция – совокупность особей вида в пределах одного фитоценоза, занимающего определённое местообитание [30].

Ранее в том же значении, по предложению Т. А. Работнова [47], использовали термин "популяция", применявшийся в последующие годы большинством геоботаников и биоценологов. В этом понимании термин "ценопопуляция" оказывается меньше по объёму, чем "конкретная популяция", "экологическая популяция" или "местная популяция".

Ценопопуляция чаще всего представляет часть конкретной популяции; лишь в исключительных случаях (в реликтовом фитоценозе) их границы совпадают. Ценопопуляция состоит из особей, различающихся по возрасту, возрастному состоянию и целому ряду других признаков, что позволяет выделять группы особей, сходных по тем или иным показателям. Большой жизненный цикл, или онтогенез особи – последовательность всех этапов

развития особи – от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее вегетативно возникшего потомства [1].

Изменения, претерпеваемые особью в онтогенезе, являются выражением процесса развития во времени, свойственного всем биологическим системам. С этой точки зрения можно говорить о возрастности как свойстве системы (особи, ценопопуляции), характеризующем ее состояние в процессе развития. Возрастность отражает течение биологического времени и может иметь условную количественную характеристику [28].

Возрастное состояние особи (или возрастной уровень особи) – это определенный этап онтогенеза растения, характеризующийся наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков, в частности, определенным положением особи в пространстве и особыми взаимоотношениями со средой [10].

Возрастная группа особей – это совокупность особей данного возрастного состояния. Этот термин не является синонимом термина "группа особей по абсолютному возрасту", используемого часто в лесоведении, так как сами понятия "возрастное состояние" и "абсолютный возраст особи" не тождественны [20].

Распределение особей ценопопуляции данного вида по возрастным состояниям называется возрастным спектром, или спектром возрастных состояний. Он может быть выражен в абсолютных числах или в процентах от общего числа особей. Спектр может быть представлен в виде таблицы, гистограммы или графика [28].

Изучение онтогенезов различных видов показало, что особи одного и того же возрастного состояния могут находиться на разных уровнях жизненности.

Жизненность особи можно рассматривать в нескольких аспектах. Например, ее можно оценивать по достигнутой мощности развития особи, роли ее в ценозе и перспективах дальнейшего развития [1].

Ценопопуляцию любого вида можно рассматривать как явление историческое не только в плане эволюции и видообразования, но и как постоянно изменяющийся и развивающийся элемент растительного покрова [20].

Развитие присуще любой ценопопуляции. Оно соответствует общей тенденции развития объектов живой природы во времени: развитию органелл, клеток, тканей, особей и, наконец, развитию надорганизменных систем: ценопопуляций, ценозов, биогеоценозов и биосферы земли [28].

### **1.2.2 Классификация ценопопуляций**

Существует три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный, которые соответствуют крупным этапам развития ценопопуляций: возникновению, полному развитию и угасанию [20].

Инвазионная ценопопуляция – это ценопопуляция, еще не способная к самоподдержанию и, следовательно, зависящая от заноса зачатков извне, состоящая преимущественно из молодых (прегенеративных) особей.

Существует классификация инвазионных ценопопуляций в зависимости от их возрастного состава:

И<sub>1</sub> - ценопопуляция состоит из семян, занесенных извне;

И<sub>2</sub>- ценопопуляция состоит из семян и проростков;

И<sub>3</sub> - ценопопуляция состоит из семян, проростков, иммагурных и виргинильных растений.

Данное подразделение отражает этапы внедрения и развития инвазионных ценопопуляций, и потому удобно для описания ценопопуляций видов, возобновляющихся семенным путем. Его можно использовать и для видов, возобновляющихся диаспорами вегетативного происхождения [28].

Нормальная ценопопуляция - это ценопопуляция, не зависящая от заноса зачатков извне, т.е. способная к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, либо тем и другим вместе [10].

Нормальная ценопопуляция, содержащая особи всех возрастных состояний, является нормальной полночленной или полносоставной. Если в нормальной ценопопуляции отсутствуют особи каких-либо возрастных состояний, то такие ценопопуляции следует считать нормальными неполночленными [28].

Неполночленность ценопопуляций может быть следствием двух групп причин:

1) экзогенных (внешних по отношению к ценопопуляции) факторов, вызывающих перерывы в инспермации или элиминацию особей некоторых возрастных групп;

2) эндогенных факторов (биологических свойств вида), которые, например, определяют: а) перерывы в инспермации, б) взаимное угнетение растений (сказывающееся сильнее всего на молодых и старых особях, вплоть до их элиминации), в) отсутствие в возрастном спектре каких-либо групп особей (так, в ценопопуляциях монокарпиков, как правило, отсутствуют растения постгенеративного периода, потому что он не выражен в онтогенезе этой группы жизненных форм) [10].

Регрессивная ценопопуляция – это ценопопуляция, уже потерявшая способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем и, следовательно, зависящая от заноса семян извне [1].

Термин "зависимая ценопопуляция" означает в данном случае возможность самоподдержания лишь при заносе зачатков извне и, таким образом, соответствует термину "псевдопопуляция" В.Н. Беклемишева [3]. В классификации В.Н.Беклемишева [3] термин "зависимая популяция" трактуется в более широком смысле, с включением тех случаев, когда популяция частично способна к самоподдержанию, но смертность в ней превышает возобновление.

Существует такой вариант классификации регрессивных популяций:

$P_i$  – ценопопуляция не имеет в своем составе особей прегенеративного периода и жизнеспособных семян. В такой ценопопуляции есть только

цветущие, но не плодоносящие особи и особи постгенеративного периода (субсенильные и сенильные);

$P_2$  – ценопопуляция состоит только из субсенильных и сенильных особей;

$P_3$  – ценопопуляция состоит только из сенильных особей [20].

Л.П.Рысин и Т.Н.Казанцева [48] ввели четвертый тип ценопопуляций – инвазионно–регрессивный, который по характеру возрастного спектра, вероятно, можно считать частным случаем инвазионного, поскольку в нем угнетенные особи, возникшие из занесенных извне зачатков, погибают раньше, чем достигнут половой зрелости.

В настоящее время можно говорить о разных проявлениях изменчивости ценопопуляций в процессе развития. С одной стороны – однонаправленные, необратимые изменения, которые наблюдаются, главным образом, в сукцессионных рядах. С другой стороны – обратимые, волнообразные изменения разного масштаба: многолетние и вековые крупномасштабные циклические изменения и однолетние мелкомасштабные (флюктуации и осцилляции) [10].

Однонаправленное развитие ценопопуляции от инвазионного до регрессивного состояния можно рассматривать как осуществление "большой волны развития". У разных видов продолжительность большой волны развития не одинакова и может колебаться от нескольких месяцев до сотен и более лет, что связано с целым рядом причин: 1) биологическими свойствами вида (длительность большого жизненного цикла, характер инспермации, способ самоподдержания ценопопуляции и т.д.); 2) экзогенными по отношению к ценопопуляции факторами (абиотические, биотические, антропогенные) [48].

Большая волна в потоке ценопопуляций на одном месте может осуществляться один или несколько раз. В то же время большая волна при развитии ценопопуляции может осуществляться не полностью вследствие действия различных экзогенных факторов. Если ценопопуляция гибнет, дойдя

лишь до зрелого, стареющего или старого состояния, то осуществляется только часть большой волны [20].

Свойство ценопопуляции, отражающее ее состояние в процессе развития, сложно назвать возрастностью ценопопуляции. Под термином "возрастность" понимается как свойство объекта, так и его числовая характеристика. А. А. Уранов [58] предложил формулы для определения коэффициента возрастности ценопопуляции; его величина связана с изменением соотношения возрастных групп в спектре возрастных состояний.

Развитие ценопопуляции от инвазионного состояния до гибели осуществляется благодаря многократному повторению волн возобновления, возникающих из-за повторной инспермации. "Волной возобновления" или "малой волной" можно назвать развитие одного поколения зачатков, возникших в результате однократной инспермации от момента их внедрения до полной элиминации. Эти волны постоянно повторяются в ценопопуляции в связи с периодическим поступлением зачатков. Несколько волн могут сливаться вместе (интерферировать), в результате чего создается относительно стабильный максимум в спектре. Вследствие интерференции "передвижение" волны возобновления в течение некоторого времени может носить скрытый характер и не отражаться в спектре возрастных состояний. В дальнейшем процессы разделения слившихся волн могут привести к тому, что по характеру спектра в старой части ценопопуляции можно обнаружить движение волн возобновления. Многовершинные и неполночленные спектры демонстрируют различные варианты сочетаний волн возобновления [20].

Периодическое повторение волн возобновления отражает циклический характер развития ценопопуляции. Основная причина цикличности - неравномерное возобновление в ценопопуляции под влиянием экзогенных и эндогенных факторов, причем обычно влияние первых выступает более ярко [42].

Ценопопуляции в процессе своего развития могут достигать динамического равновесия с экотопом; у различных видов это происходит на разных этапах большого жизненного цикла ценопопуляции. Такое состояние рассматривается как дефинитивное. В этом состоянии ценопопуляция испытывает лишь обратимые циклические изменения численности и возрастного состава и характеризуется более или менее стабильным спектром. Если ценопопуляция наряду с такими процессами претерпевает однонаправленные, необратимые изменения возрастного состава, численности, продуктивности и т.д., то ценопопуляция находится в сукцессивном состоянии. Скорость изменения характера возрастных спектров в процессе сукцессий различна. Так, в длительно производных ценозах с медленно идущими сукцессиями в течение длительного времени спектр может оставаться почти неизменным (например, степные пастбища с господством типчака, луговые пастбища с господством щучки). В связи с этим, как для дефинитивного, так часто и для сукцессивного состояния (при медленных сукцессиях) возможно выделение базовых спектров ценопопуляций как наиболее часто встречающихся вариантов спектра для данного вида [48].

Таким образом, ценопопуляция представляет собой систему, способную довольно длительное время сохранять свою структуру и численность благодаря динамическим процессам циклического характера. Именно колебания отдельных показателей возрастной структуры и численности позволяют ценопопуляции сохранить свои свойства в условиях непрерывно меняющейся среды. Диалектическое единство динамичности и стабильности находит свое выражение в циклических процессах старения и омоложения ценопопуляций, в сложнейших сочетаниях однонаправленного развития и бесконечного повторения волн возобновления, отражающих судьбы разных поколений. Взаимосвязь этих процессов в конечном итоге определяет действие механизмов самоподдержания ценопопуляции как системы [10].

### **1.2.3. Морфологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляции**

Давно известно, что особи данного вида, обитающие в каком-либо сообществе, неодинаковы по ряду признаков. На этом и основано определение качественного и количественного состава ценопопуляции. Совокупность особей ценопопуляции разделяют на возрастные группы, каждая из которых охватывает некоторый временной интервал большого жизненного цикла. Каждая такая группа характеризуется только ей присущей совокупностью морфологических признаков, демонстрирует типичные для нее особенности развития вегетативной и генеративной сферы, по-своему связана с фитоценозом и шире – с окружающей средой. Последнее проявляется как в своеобразии реакций растений данного возрастного состояния на условия среды, как и в особенностях воздействия их на эту среду и выражается, например, в различиях между экземплярами по биомассе, в специфике пространственной структуры особей, размерах фитогенного поля особи. Таким образом, каждая возрастная группа характеризуется своими морфологическими и биологическими признаками; в этом смысле различия особей по возрастному состоянию также можно считать одним из проявлений их морфобиологического разнообразия [10, 28, 48].

Исследуя ценопопуляции, можно использовать понятия, которые ранее употребляли при изучении фенотипической неоднородности локальных популяций. Так, К.М.Завадский [18] предложил понятие "морфобиологической группы" как "совокупность воспроизводящихся популяцией организмов, однородной в обычных условиях по ритмам роста, развития и по другим реакциям на среду, а также различимой морфологически". Морфобиологическая группа, по К.М.Завадскому [18], может состоять из адаптивных модификантов, из стабильных форм (экоэлементы) или представлять смесь модификаторов с контактными формами.

В пределах локальной популяции наблюдается морфобиологическое разнообразие особей по разным признакам. Среди них К.М.Завадский[18] называл, например, форму куста, форму и окраску листовой пластинки, особенности фенологии.

Кроме перечисленных выше, он применил для характеристики морфобиологических групп такие признаки, как высота растения, величина гипокотильнокорневых клубней и листьев. Растения, которые находятся на одном этапе онтогенеза, в одном возрастном состоянии, но различаются по мощности развития, по жизнестойкости, несомненно, могут быть отнесены к различным морфобиологическим группам. Особи одного возрастного состояния, но разной жизненности, представляют результат адаптивных модификаций [20].

Для сохранения биоразнообразия приобретает важное значение оценка состояния ценопопуляции, что позволяет прогнозировать их динамику и своевременно разработать меры охраны редких видов растений. Для выявления внутривидовых процессов и прогнозирования существования ценопопуляций важны сведения о динамике численности, возрастном спектре, эффективности семенного размножения [68].

### **1.3 Надземная и подземная фитомасса**

Природные сообщества, как известно, имеют самый длинный вегетационный период, по сравнению с агроценозами. Также у них наиболее водопрочная структура почвы и они формируют более мощную дернину. Как мощный биологически активный продуцент органической массы и кислорода естественная растительность стабилизирует агроландшафты [19, 37].

Чернявских В. И. и его коллеги провели исследование в этой области [64]. Целью их исследования была оценка продуктивности и почвозащитной способности растительных сообществ на склоновых землях в пределах наиболее крупных овражно-балочных комплексов ЦЧР на современном этапе. На основе изучения степных сообществ на склоновых землях в различных

природно-территориальных комплексах ЦЧР установлено, что в связи со значительным сокращением пастбищных нагрузок в настоящее время их надземная фитомасса, в зависимости от видового состава и месторасположения, может достигать 896 – 1023 г/м<sup>2</sup>. В растительных сообществах с большей видовой насыщенностью происходит большее накопление корневой массы и увеличение соотношения подземной и надземной массы. Это ведет к повышению эрозионной устойчивости этих земель, накоплению в них органического вещества. Увеличение видовой насыщенности не ведет к пропорциональному увеличению надземной продуктивности степных и лугово-степных сообществ на склонах юга Среднерусской возвышенности в пределах ЦЧР России. А увеличение числа видов на территории всего урочища или овражно-балочного комплекса приводит к увеличению продуктивности сообщества в целом.

Восточные районы играют большую роль в хозяйстве России. В последние годы в изучении растительного покрова Сибири сделаны большие успехи, однако отдельные части ее все еще остаются мало исследованными. Приуроченность видов к определенным экологическим условиям существенно влияет на их распространение, и, как следствие, на ресурсы [48, 58].

В своей работе [65] Чудновская Г. В. затрагивает данную проблему и приходит к таким выводам, что урожайность сырья лекарственных растений зависит от характера местообитания, метеорологических условий, возраста отдельных особей, плодородия почв и водного режима. Она выяснила, что при низкорослости и изреженности травостоя корневая система растений более мощная, с большей массой корней, что является следствием высокой продуктивности подземных органов выше.

Самбыла Ч. Н. провел анализ соотношения надземной и подземной фитомассы в луговых сообществах субальпийского пояса Западного Саяна [51]. Его исследования позволяют отметить некоторые особенности адаптации растений к экстремальным условиям высокогорья. Общий запас фитомассы в луговых сообществах Западного Саяна значительно колеблется. Запасы

надземной фитомассы луговых и высокотравных сообществ варьируют от 187,2 до 918,0 г/м<sup>2</sup> соответственно. В сообществах субальпийского высокотравья доля участия подземных органов растений в общем запасе снижается до 27%, в субальпийских и альпийских лугах увеличивается – 70%. В сообществах субальпийского высокотравья надземная фитомасса в 1,4 – 2,7 раза больше, чем подземная. Напротив, в субальпийских и альпийских лугах она снижается в 1,5 – 2,8 и 2,3 – 3,7 раза соответственно.

#### **1.4 Семенная продуктивность**

Определение потенциальной семенной продуктивности и степени ее реализации позволяет дать объективную оценку репродукционным возможностям вида, его способности к самовоспроизведению в ценопопуляциях [4]. Семенная продуктивность зависит от внутренних и внешних факторов. На нее влияют особенности опыления, оплодотворения, взаимоотношения завязи с вегетативными частями растения и так далее. Известно, что дополнительное опыление влияет на развитие семени. Кроме того, генеративные органы онтогенетически неоднородны, поскольку образуются на побегах разных порядков ветвления и в разное время, попадая при этом в неодинаковые условия внешней среды. Их развитие неодинаково обеспечивается влагой, минеральными веществами и продуктами фотосинтеза [41, 71]. Для многих овощных растений (например, зонтичных) свойственно ветвление до третьего-четвертого высоких порядков и более. Это обуславливает растянутое цветение, которое продолжается на растении продолжительное время (1,5-2 месяца) и приводит к значительному разноплодию (гетерокарпии) в пределах семенника, что отражается на семенной продуктивности растений [15].

Бухаров А. Ф. и его коллега Балеев Д. Н. поставили перед собой такую задачу – изучить влияние строения семенного растения на потенциальную и реальную семенную продуктивность на примере зонтичных растений, таких как пастернак, петрушка и морковь [7]. Исходя из этого, они пришли к выводу, что

морфологическое строение семенных растений, в значительной степени, определяет семенную продуктивность. Выявление закономерностей биологической организации растительного организма, внутренней взаимосвязи всех структур и процессов как целостной системы, является основой для оптимизации технологических приемов семеноводства.

Определение жизнеспособности пыльцы, установление оптимальности пыльцевого режима растений является главным условием, которое ограничивает получение семян. Завязываемость семян зависит не только от количества пыльцы, но и от её жизнеспособности. Определение качества пыльцы, вступающей в фазу плодоношения, позволяет судить об их репродуктивных особенностях и адаптации к условиям произрастания.

В своей работе О. А. Шакула [68] особое внимание уделяет пыльце тысячелистника голого (*Achillea glaberrima*), занесенного в Мировой Красный список, Черную книгу Украины, Европейский красный список, а именно, ее жизнеспособности и семенной продуктивности *A. glaberrima* в заповеднике «Каменные Могилы». Данный объект исследования характеризуется очень узким диапазоном экологических условий, произрастая в заповеднике лишь на гранитных обнажениях. В результате проведенных исследований пыльцы *A. glaberrima* в заповеднике «Каменные Могилы» был определен показатель жизнеспособности пыльцы – 73 %, фертильность пыльцы составила 82 %. Полученные данные подтверждают высокий уровень жизнеспособности и фертильности пыльцы. На всех исследуемых площадках заповедника у генеративных особей *A. glaberrima* отмечали индивидуальную изменчивость по семенной продуктивности и жизнеспособности пыльцы. Всхожесть семян *A. glaberrima* в среднем – 87 %. Семенная продуктивность *A. glaberrima* в естественных условиях заповедника составила 1556 семян на 1 растение.

Миронова Л. Н., Реут А. А. и Юлбарисова Р. Р. решили исследовать влияние препарата *Biodux* на продуктивность цветочно – декоративных растений [36]. В статье представлены результаты изучения влияния нового

регулятора роста *Biodux* на продуктивность представителей родов ирис, пион и хоста. Данный препарат способствует увеличению габитуса растений и их семенной продуктивности. Исходя из своих наблюдений, авторы данной статьи пришли к выводу, что лучше всего реагируют на обработку препаратом *Biodux* – хосты. Сравнению подверглись такие параметры, как: количество коробочек на растении, потенциальная семенная продуктивность 1 коробочки, потенциальная и реальная семенная продуктивность растения, коэффициент семенной продуктивности. Доказано, что препарат *Biodux* сокращает сроки наступления фазы начала цветения у большинства изученных образцов цветочных растений на 1–15 сут. Отмечено увеличение периода цветения ирисов на 2–6 сут. Наименее восприимчивыми были ирисы. Таким образом, полученные результаты по изучению влияния препарата *Biodux* на биоморфологические показатели и продуктивность пионов, хост и ирисов неоднозначны для разных видов и сортов. Тем не менее, можно считать, что применение регулятора роста *Biodux* на декоративных травянистых многолетниках является достаточно перспективным направлением для практики растениеводства.

Исследование систем размножения растений является основополагающим направлением при мониторинге состояния популяций и ведении Красных книг, при разработке мер и методов охраны, при выборе способа сохранения и культивирования редких видов *in vitro*. Среди прочих показателей репродуктивного успеха вида семенная продуктивность является важнейшей. Для многих растений определение семенной продуктивности возможно путем прямого подсчета, взвешивания и т.д., однако некоторые растения производят очень мелкие и микроскопические [2] семена, размеры которых измеряются миллиметрами и долями миллиметра. Подсчет таких семян очень сложен. В настоящее время использование компьютерных программ позволяет упростить способы подсчета семян, но стоимость профессиональных цифровых

технологий высока. Применение современных цифровых технологий позволяет модернизировать способы подсчета семян [38 ,69].

Применение таких технологий описано в работе Кривошеева М. М. [27]. Они рассматривали в ней способы подсчета мелких семян с помощью доступной профессиональной программы для анализа изображений ImageJ, которая широко применяется в настоящее время в биологических целях. Эта программа позволит автоматически подсчитать мелкие семена и расширить знания о семенной продуктивности редких и исчезающих видов растений.

На Урале к таким растениям относятся скально-горностепные эндемики из семейства гвоздичных: *Dianthus acicularis* Fisch., *Minuartia helmii* (Fisch., Schischk.), *Minuartia krascheninnikovii* Schischk., *Silene baschkirorum* Janisch [11, 14]. Уральские эндемики в прошлом были распространены гораздо шире, но теперь находятся в состоянии угасания и сохранились в немногих местах с особыми эдафическими условиями, где ослаблена конкуренция со стороны другой растительности, особенно деревьев и кустарников. Образование достаточного количества семян служит важнейшим условием, определяющим успех семенного возобновления вида в ценозе.

Томилова Л. И. и Мелехова Л. К. сообщают [55], что количество семян в плодах имеет высокий уровень изменчивости и зависит от экологических условий местообитания и что между количеством семян и семяпочек в плоде установлена тесная положительная связь. В доказательство этому они пишут, что семенная продуктивность особей гвоздики иглолистной и смолевки башкирской существенно зависит от экологических условий местообитания популяции. Для мокричника Гельма не выявлено существенного различия в семенной продуктивности в разных популяциях за год наблюдения. Из элементов семенной продуктивности менее изменчиво количество плодов и семян на генеративный побег как внутри популяции, так и между разными популяциями одного вида. Количество генеративных побегов, плодов и семян

на особь имеет очень высокий уровень изменчивости. Процент семенификации у исследованных видов не одинаков, что позволяет судить о разной степени соответствия условий местообитания биологическим требованиям вида. Значения процента семенификации и уровень семенной продуктивности изученных видов позволяют сделать предположение, что сокращение их ареала связано не с резким ослаблением жизнеспособности этих видов, а обусловлено историческими, биотическими причинами и влиянием антропогенного фактора.

Актуальной проблемой современного периода – хозяйственная деятельность человека, а именно, потеря биоразнообразия, которая прогрессирует с каждым годом все более и более быстрыми темпами. Особую группу редких растений составляют лекарственные виды, запасы которых сократились из-за нерационального их использования – без учета запасов, без знания биологии и экологии видов, без соблюдения правил сбора и заготовки сырья и без заботы их восстановления [6].

Каримова О. А. [26] установила, что экологические факторы значительно влияют на все параметры семенной продуктивности алтея лекарственного. Максимальные значения по большинству показателей семенной продуктивности установлены при достаточном увлажнении при наличии умеренных нарушений сообществ.

Таким образом, семенная продуктивность растений тесно связана с надземной фитомассой, которая напрямую зависит от условий среды.

Из проанализированных в обзоре литературы работ, следует, что данных об анализе семенной продуктивности тысячелистника обыкновенного, за исключением работы [68] данные отсутствуют. Большинство исследований направлено на изучение биохимических свойств, влияния тяжелых металлов на фотосинтетическую активность пигментов. Наличие этой информации не позволяет корректно оценить жизнеспособность и продуктивность тысячелистника обыкновенного.

## Глава 2. Объекты и методика исследования

### 2. 1. Характеристика района исследования

Объектом исследования были ценопопуляции *Achillea millefolium* L., который показан на рисунке 1. Ценопопуляции были распределены вблизи территории поселка Танзыбей Ермаковского района Красноярского края.



Рисунок 1 – *Achillea millefolium* L. (фото автора)

Танзыбей ( ) — посёлок, административный центр Танзыбейского сельского поселения Ермаковского района Красноярского края.

Поселок расположен между горными хребтами Кедранский и Кулумыс, в межгорной впадине Западного Саяна, в месте слияния рек Танзыбей и Малый

Кебеж. Северная часть территории равнинно-низкогорная, высота над уровнем моря не превышает 500 м. Центральная часть территории характеризуется крутыми склонами, высота над уровнем моря 800-1000 м. Климат резко континентальный. Большое количество осадков. В предгорьях толщина снежного покрова достигает двух метров [71].

На рисунке 1 показано расположение п. Танзыбей относительно г. Красноярска.



Рисунок 2 – Расположение пос. Танзыбей и г. Красноярска (Карты Google)

Подтаежная зона Западного Саяна, характеризуется как пихтово-елово-кедровая тайга. Эти леса разнообразны травянистыми растениями. В прошлом на месте тайги были широколиственные леса, сохранившие в своем составе реликтовые ( ) и исчезающие виды ( ). По берегам рек в окрестностях поселка встречаются лиственные породы деревьев, таких как береза, осина и ива [46].

## 2.2. Методика исследования

Материал для исследования собирали в середине июля 2015 года. Маршруты охватывали необходимые биотопы: луга различной увлажненности.

### Определение степени увлажнения

Степень увлажненности опытных площадок определяли по шкалам Раменского [5].

### Геоботаническое описание фитоценозов

Опытные площадки (10 шт.) 25 м<sup>2</sup> (5м×5м) были заложены в суходольном (5 площадок) и пойменном лугу – (5 площадок). Описание проводили по шкале Друде [9], определяли фенологические фазы развития и жизненность, которые представлены в приложении «С». Определение образцов до вида проводилось в полевых условиях, частично – на основе лабораторного материала. Выделяли общие виды для обеих ценопопуляций, виды отдельно для каждой ценопопуляции, экологическую принадлежность вида. Видовое сходство оценивали по индексу Жаккара [35].

### Надземная фитомасса

Для каждой ценопопуляции было заложено по 10 площадок. Воздушно-сухую надземную массу растений с одной площадки (1м×1м) определяли на лабораторных весах «ОНАУС SPS-602F» (Япония). Показатель надземной фитомассы  $P_{н.ф.}$  (г/м<sup>2</sup>) рассчитывали по формуле:

$$P_{н.ф.} = \frac{m_{сух.}}{S}, \quad (1)$$

где  $m_{сух.}$  – воздушно-сухая надземной фитомасса, г;

$S$  – площадь одной площадки (м<sup>2</sup>).

### Определение семенной продуктивности

Для каждой ценопопуляции было заложено по 10 площадок. На каждой опытной площадке было подсчитано количество экземпляров тысячелистника: 383 экземпляра с пойменного луга и 567 с суходольного луга.

- эндогенные вариации

Из 10 опытных площадок выбирали площадку с максимальным количеством экземпляров тысячелистника (93 – для суходольного, 54 – для пойменного лугов). Выбирали типичное растение по количеству и размерам соцветий.

Случайным образом отбирали по 30 корзинок для каждого варианта. На основании отобранных корзинок определяли количество трубчатых цветков, которые рассматриваются нами в дальнейшем как будущие семена.

На рисунке 3 показано месторасположение центральной корзинки.



Рисунок 3 – Схема соцветия тысячелистника обыкновенного

На рисунке 4 под цифрой 1 показано соцветие корзинка; под цифрой 2 – корзинка в разрезе, на котором показаны трубчатые и язычковые цветки; под цифрой 3 – трубчатый цветок (семянка).

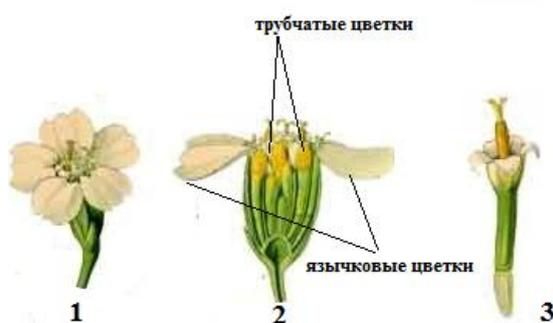


Рисунок 4 – Составляющие соцветия «сложный щиток» тысячелистника обыкновенного: 1 – корзинка; 2 – корзинка в разрезе; 3 – трубчатый цветок

- эндоценотические вариации

Из 10 опытных площадок выбирали площадку с максимальным количеством экземпляров тысячелистника. У каждого растения с этих площадок выбирали из среднего соцветия по одной центральной корзинке. Собранные корзинки перемешивали и случайным образом отбирали 30 корзинок для каждой ценопопуляции. В них подсчитывали количество семян.

- потенциальная и реальная семенная продуктивность

На каждой из 10 площадок выбирали по три типичных экземпляра, на которых подсчитывали количество корзинок. Определяли среднее количество корзинок на одно растение ( $N_{корз.}$ ).

Потенциальную семенную продуктивность для каждой из 10 площадок ( $ПСП_{шт./м^2}$ ) рассчитали по формуле:

$$ПСП_{шт./м^2} = N_0 \times N_{корз.} \times N_{1сем.} \quad (2)$$

где  $N_0$  – число особей на площадке  $1м^2$ ;

$N_{корз.}$  – среднее количество корзинок на 1 растение;

$N_{1сем.}$  – среднее количество семян в одной корзинке при использовании эндоценотического показателя семенной продуктивности.

Реальную семенную продуктивность ( $РСП_{шт./м^2}$ ) рассчитали по формуле:

$$РСП_{шт./м^2} = \frac{ПСП_{шт./м^2} \times F_{\%}}{100\%}, \quad (3)$$

где ПСП - потенциальная семенная продуктивность по формуле (2);

$F_{\%}$  - доля семян, способных сформировать семена: 49,2% по S. I. Warwick и L. Black [84].

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях

Для анализа использовали гербарные образцы. Использовали средние листья, которые в полевых условиях высушивались и помещались в фольгу. Сухую навеску 0,04 г, предварительно растертую в ступке до гомогенного состояния, помещали в пробирки объемом 25 мл, в каждую добавляли 5 мл

96 % этилового спирта, слегка взбалтывали и нагревали на водяной бане при температуре 70°C до полного экстрагирования пигментов [REDACTED] (3 повторности). Окончательную экстракцию [REDACTED]  
[REDACTED]

Пигменты определяли спектрофотометрическим методом на приборе Spesol-1300 (Германия). В качестве стандарта использовали 96% этиловый спирт. Оптическую плотность измеряли при 470, 649, 665 и 720 нм. Расчет концентрации пигментов в экстракте проводили по формулам, представленным в работе Н. К. Lichtenthaler [79].

Определяли количество хлорофилла а, b, каротиноидов; отношение хлорофиллов а/b; отношение суммы хлорофиллов (а+b) к сумме каротиноидов; долю хлорофиллов в составе светособирающих комплексов (ССК) [79].

В таблицах и рисунках приведены средние значения исследованных параметров и ошибки среднего ( $M \pm m$ ). Проведен тест на нормальность распределения полученного количества семян в корзинке. Достоверность различия средних величин оценивали с помощью критерия Стьюдента ( $p=0,05$ ). Использовали Microsoft Excel-2007 и Statistica 6.0.

### Глава 3. Результаты и обсуждение

#### 3.1 Геоботаническая характеристика ценопопуляций *Achillea millefolium* L.

Результаты геоботанических описаний исследованных ценопопуляций представлены в приложениях «А» и «Б». Списки видов в составе исследованных ценопопуляций с их экологической принадлежностью приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Список видов и их экологическая принадлежность

Вид	Экологическая принадлежность	Встречаемость		Растения-индикаторы	
		СЛ	ПЛ	СЛ	ПЛ
██████████	МК	+	+		
██████████	М	+	+		
██████████	М	+	+		
██████████	МГ	+	+		
██████████	М		+	*	
██████████	М	+			*
██████████	М	+			
██████████	М		+		
██████████	МК		+		
██████████	МК	+		*	
██████████	М		+		*
██████████	М	+	+		
██████████	М		+		*
██████████	МГ	+	+		
██████████	К	+	+		
██████████	М	+			
██████████	М	+	+		
██████████	М	+			
██████████	М	+	+		
██████████	М		+		*
██████████	М	+			
██████████	М	+	+		



Доля мезофитов на суходольном лугу составило 66,7%, ксерофитов – 5,56%, мезогигрофитов – 11,11%, мезоксерофитов – 16,67%.

Доля мезофитов на пойменном лугу составило 64,7%, ксерофитов – 5,88%, мезогигрофитов – 11,76%, мезоксерофитов – 17,65%.

Полученные данные достоверно не различаются.

Исследованные ценопопуляции не различаются по соотношению экологическим группам видов (по критерию Стьюдента). Таким образом, этой информации недостаточно для того, чтобы оценить степень различия суходольного и пойменного луга по фактору влажности. В связи с этим, нами добавлены виды – индикаторы.

Виды – индикаторы суходольного луга: [REDACTED]  
[REDACTED]. Доля видов индикаторов в ценопопуляции составляет ~ 9,67%.

Виды – индикаторы пойменного луга: [REDACTED]  
[REDACTED]. Доля видов индикаторов в ценопопуляции составляет ~9,38%.

Индекс Жаккара составляет 0,512, что указывает на слабое видовое сходство ценопопуляций. Таким образом, мы подтвердили, что исследованные ценопопуляции относятся к суходольному и пойменному лугам соответственно.

В пяти исследованных площадках суходольного луга обилие [REDACTED] [REDACTED] выражалось как , *cor2* (много, растения попадаются часто, их много, они разбросаны) одна площадка, *cor3* (очень много, растения очень обильны, являются фоновыми) четыре площадки (средневзвешенный *cor3,6*).

В пяти исследованных площадках пойменного луга обилие [REDACTED] колеблется от *cor2* до полного отсутствия в соотношении 3:2 (средневзвешенный *cor0,6*). В обоих случаях растения находились в хорошей жизненности, в состоянии цветения. На основании этого можно заключить, что запасы [REDACTED] преимущественно сосредоточены на суходольном лугу.

## 3.2 Физиологическая характеристика ценопопуляций *Achillea millefolium* L.

### 3.2.1 Фотосинтетические пигменты

Частым общим показателем нормальной структуры фотосинтетического аппарата, его потенциальной возможности продуцировать органику, является количество и соотношение зеленых и желтых пигментов [79].

В таблице 2 показано среднее содержание пигментов в листьях *A. millefolium* L. и значения коэффициентов Стьюдента по средним арифметическим.

Среднее содержание хлорофилла *a* в листьях *A. millefolium*, выросшего на суходольном лугу составляло ██████████ сухой массы, а на пойменном – ██████████ мг/г сухой массы. Содержание хлорофилла *b* в листьях *A. millefolium* суходольного луга составило ██████████ мг/г сухой массы, а пойменного – ██████████ мг/г сухой массы. Содержание каротиноидов составило ██████████ мг/г сухой массы и ██████████ мг/г сухой массы соответственно.

Таблица 2 – Среднее содержание пигментов в листьях *Achillea millefolium* L. и значения коэффициентов Стьюдента по средним арифметическим (2015 г.)

Ценопопуляция	Количество пигментов, мг/г сухой массы (M±m)					ССК, % (M±m)
	хл <sub>a</sub>	хл <sub>b</sub>	каротиноиды	хл <sub>a</sub> / хл <sub>b</sub>	(хл <sub>a</sub> + хл <sub>b</sub> ) / каротиноиды	
Пойменный луг	████████	████████	████████	████████	████████	████
Суходольный луг	████████	████████	████████	████████	████████	████
Коэффициент Стьюдента	████	████	████	████	████	████
хл <sub>a</sub> – хлорофилл <i>a</i> ; хл <sub>b</sub> – хлорофилл <i>b</i> ; $t_{st} = 2,77$ ( $\alpha = 0,95$ )						

Отношение хлорофилл *a* / хлорофилл *b* – показатель легкой адаптации и акклиматизации фотосинтетического аппарата [79].

Согласно работе Н. Brix [74], что нормальное отношение хлорофиллов *a* и *b* примерно равно 3.

По нашим расчетам соотношение хлорофилл *a* / хлорофилл *b* было меньше [REDACTED] сухой массы – пойменный луг; [REDACTED] мг/г сухой массы – суходольный луг).

Норма (хлорофилл *a* + хлорофилл *b*) / каротиноиды обычно находится в пределах от 4,2 до 5 у листьев, подвергающихся воздействию солнечных лучей, и от 5,5 до 7,0 – у теневых листьев. Более низкие значения (3,5 или от 2,5 до 3,0) являются показателем старения, стресса и повреждения фотосинтетического аппарата [74]. В нашем исследовании отношения составили: пойменный луг - [REDACTED] мг/г сухой массы; суходольный луг - [REDACTED] мг/г сухой массы. Обе величины соответствуют норме.

В отношении стресс-факторов из составляющих пигментного комплекса к настоящему времени разработаны некоторые показатели, характеризующие уровень «гашения» избытка солнечного света, и ССК (светособирающий комплекс) является наиболее информативным из них [79].

ССК также находится в норме. У *A. millefolium* пойменного луга светособирающий комплекс находится в пределах [REDACTED] у тысячелистника суходольного луга [REDACTED]. Можно предположить, что растения росли в тени других растений, так как для анализа мы брали средние листья. При этом листья получали достаточно света, не испытывая при этом светового стресса.

Ценопопуляции по количеству хлорофилла *a*, *b*, отношению хлорофилла *a* / *b*, отношению суммы хлорофиллов *a*+ *b* к каротиноидам, уровню ССК достоверно не различаются. Данный фактор вносит одинаковый вклад на семенную продуктивность и надземную фитомассу *Achillea millefolium*.

### 3.2.2 Оценка надземной фитомассы и семенной продуктивности

Показатели надземной фитомассы тысячелистника по исследованным ценопопуляциям приведены в таблицах 3 и 4.

Таблица 3 – Показатели воздушно-сухой надземной фитомассы *Achillea millefolium* L. суходольного луга

№ площадки	Воздушно-сухая надземная фитомасса ( $P_{н.ф.}$ ), г/м <sup>2</sup>	Количество экземпляров ( $N_0$ ), шт/м <sup>2</sup>	Масса одного экземпляра ( $\frac{P_{н.ф.}}{N_0}$ ), г/шт.
1	■	■	■
2	■	■	■
3	■	■	■
4	■	■	■
5	■	■	■
6	■	■	■
7	■	■	■
8	■	■	■
9	■	■	■
10	■	■	■
Среднее	■	■	■

Таблица 4 – Показатели воздушно-сухой надземной фитомассы *Achillea millefolium* L. пойменного луга

№ площадки	Воздушно-сухая надземная фитомасса ( $P_{н.ф.}$ ), г/м <sup>2</sup>	Количество экземпляров ( $N_0$ ), шт/м <sup>2</sup>	Масса одного экземпляра ( $\frac{P_{н.ф.}}{N_0}$ ), г/шт.
1	■	■	■
2	■	■	■
3	■	■	■
4	■	■	■
5	■	■	■
6	■	■	■
7	■	■	■
8	■	■	■
9	■	■	■

10			
Среднее			

Средняя воздушно-сухая надземная фитомасса ( $P_{н.ф.}$ ) суходольного луга равна  $\blacksquare$  м<sup>2</sup>, пойменного –  $\blacksquare$ . Если перевести площадь в гектары, то сухая надземная фитомасса суходольного луга будет примерно  $\blacksquare$ /га, а с пойменного –  $\blacksquare$  г/га. Наблюдалось достоверное различие ( $t_{ex} > t_{st}$ ).

Среднее количество экземпляров тысячелистника на суходольном лугу равно 51,8, на пойменном – 32,4 шт/м<sup>2</sup>. Наблюдалось достоверное различие ( $t_{ex} > t_{st}$ ).

Средняя масса одного экземпляра, собранного на суходольном лугу составила  $1,60 \pm 0,15$  г. Средняя масса одного экземпляра, собранного на пойменном лугу составила  $1,88 \pm 0,17$  г. Достоверного различия не наблюдалось ( $t_{ex} < t_{st}$ ).

Значения морфологических показателей, связанных с семенной продуктивностью (среднее количество семян в корзинке), были проверены на соответствие нормальному распределению. Результаты анализа представлены на рисунке 5, А-Г приложения «Г».

В таблице 5 показаны основные выборочные параметры и показатели изменчивости по среднему количеству семян в корзинке.

Таблица 5 – Основные выборочные параметры и показатели изменчивости по среднему количеству семян в корзинке

Параметр	Пойменный луг		Суходольный луг	
	эндогенные изменения	эндоценоотические изменения	эндогенные изменения	эндоценоотические изменения
$M \pm m$	$17,3 \pm 0,426$	$14,4 \pm 0,619$	$17,1 \pm 0,909$	$16,2 \pm 0,587$
CV	14%	24%	29%	20%

Коэффициент вариации (CV), рассчитанный по корзинкам, которые были собраны у одного растения, произрастающего на пойменном лугу (эндогенные изменения), равен 14%. Коэффициент вариации по эндоценоотическим изменениям равен 24%. Коэффициент вариации по эндогенным изменениям

суходольного луга, равен 29%. Коэффициент вариации, рассчитанный по эндоценотическим изменениям суходольного луга меньше – 20%. По шкале С. А. Мамаева [32], коэффициент вариации от 13% до 20% обозначает средний уровень изменчивости признака, а от 21% до 30% - повышенный уровень изменчивости. По эндоценотическим изменениям ценопопуляции достоверно различаются (коэффициент Стьюдента равен 2,04), а по эндогенным изменениям – достоверно не различаются (коэффициент Стьюдента равен 0,13).

В таблицах 6 и 7 показаны показатели семенной продуктивности тысячелистника в двух исследованных ценопопуляциях.

Таблица 6 – Семенная продуктивность *A. millefolium* L. на суходольном лугу

№ площадки	Количество экземпляров ( $N_0$ ), шт/м <sup>2</sup>	Среднее количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ ), шт.	Среднее количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ ), ×10 <sup>3</sup> шт.	ПСП*, ×10 <sup>3</sup> шт/м <sup>2</sup>	РСП**, ×10 <sup>3</sup> шт/м <sup>2</sup> .
1	■	■	■	■	■
2	■	■	■	■	■
3	■	■	■	■	■
4	■	■	■	■	■
5	■	■	■	■	■
6	■	■	■	■	■
7	■	■	■	■	■
8	■	■	■	■	■
9	■	■	■	■	■
10	■	■	■	■	■
Среднее	■	■	■	■	■
* потенциальная семенная продуктивность;					
** реальная семенная продуктивность					

Таблица 7 – Семенная продуктивность *A. millefolium* L. на пойменном лугу

№ площадки	Количество экземпляров ( $N_0$ ), шт/м <sup>2</sup>	Среднее количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ ), шт.	Среднее количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ ), ×10 <sup>3</sup> шт.	ПСП*, ×10 <sup>3</sup> шт/м <sup>2</sup>	РСП**, ×10 <sup>3</sup> шт/м <sup>2</sup> .
1	█	█	█	█	█
2	█	█	█	█	█
3	█	█	█	█	█
4	█	█	█	█	█
5	█	█	█	█	█
6	█	█	█	█	█
7	█	█	█	█	█
8	█	█	█	█	█
9	█	█	█	█	█
10	█	█	█	█	█
Среднее	█	█	█	█	█
* потенциальная семенная продуктивность;					
** реальная семенная продуктивность					

Среднее количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ ) у тысячелистника, растущего на суходольном лугу, составило █ шт., а на пойменном – 107±10 шт. Достоверного различия не наблюдалось ( $t_{ex} < t_{st}$ ).

Среднее количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ ) у растений суходольного луга составило (1 █ шт., на пойменном лугу – ( █ шт. Достоверного различия не наблюдалось ( $t_{ex} < t_{st}$ ).

Потенциальная семенная продуктивность с 1 м<sup>2</sup> (ПСП<sub>шт./м<sup>2</sup></sub>) у растений суходольного луга равна ( █ 10<sup>3</sup> шт/м<sup>2</sup> семян, у пойменного – ( █ шт. семян/м<sup>2</sup>. Наблюдалось достоверное различие ( $t_{ex} > t_{st}$ ).

Реальная семенная продуктивность с 1 м<sup>2</sup> (РСП<sub>шт./м<sup>2</sup></sub>) у растений суходольного луга равна ( █ ) ×10<sup>3</sup> шт/м<sup>2</sup>, у пойменного – ( █ ) ×10<sup>3</sup> шт/м<sup>2</sup>. Наблюдалось достоверное различие ( $t_{ex} > t_{st}$ ).

Таким образом, надземная фитомасса, а также потенциальная и реальная семенная продуктивность тысячелистника обыкновенного оказалась выше у суходольного луга, чем у пойменного луга.

3.3 Регрессионный анализ возможных связей между показателями фитомассы и семенной продуктивности.

Матрицы результатов регрессионного анализа представлены в таблицах 8-10. Использовали модель линейной регрессии ( $Y=a \times X+b$ ), адекватность которой определяли по  $R^2$ .

Таблица 8 – Матрица результатов регрессионного анализа параметров семенной продуктивности *A. millefolium* L. (суходольный луг)

Параметр	Количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ )	Количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ )	Потенциальная семенная продуктивность (ПСП)	Реальная семенная продуктивность (РСП)
Количество экземпляров ( $N_0$ )	не установлена	не установлена	■	■
Количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ )		не определяли	■	■
Количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ )			■	■
$R^2_{критическое} = 0,399$ при 10 парах				

Таблица 9 – Матрица результатов регрессионного анализа параметров семенной продуктивности *A. millefolium* L. (пойменный луг)

Параметр	Количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ )	Количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ )	Потенциальная семенная продуктивность (ПСП)	Реальная семенная продуктивность (РСП)
Количество экземпляров ( $N_0$ )	не установлена	не установлена	+	+
Количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ )		не определяли	+	+
Количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ )			+	+
$R^2_{критическое} = 0,399$ при 10 парах				

Таблица 10 – Матрица результатов регрессионного анализа параметров семенной продуктивности *A. millefolium* L. (объединенные данные)

Параметр	Количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ )	Количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ )	Потенциальная семенная продуктивность (ПСП)	Реальная семенная продуктивность (РСП)
Количество экземпляров на $1 м^2$ ( $N_0$ )	связь не установлена, $R^2 = 0,046$	связь не установлена, $R^2 = 0,095$	+	+
Количество корзинок на 1 растении ( $N_{корз}$ )		не определяли	+	+
Количество семян на 1 растении ( $N_{1сем.}$ )	не определяли		+	+
$R^2_{критическое} = 0,197$ при 20 парах				

Результаты регрессионного анализа, которые представлены в таблицах 8-10, показали, что наиболее достоверная связь наблюдается между следующими параметрами: количеством экземпляров на  $1 м^2$  и потенциальной/реальной семенной продуктивностью; количеством корзинок/семян на  $1 м^2$  и потенциальной/реальной семенной продуктивностью.

Степень адекватной связи между параметрами выше у ценопопуляции пойменного луга. При объединении данных двух ценопопуляций связь незначительно усиливается по отношению к пойменному лугу.

На рисунках 6 и 7 показаны результаты регрессионного анализа между количеством экземпляров *A. millefolium* на 1 м<sup>2</sup> и средней массой 1 растения соответственно для суходольного луга и пойменного луга.

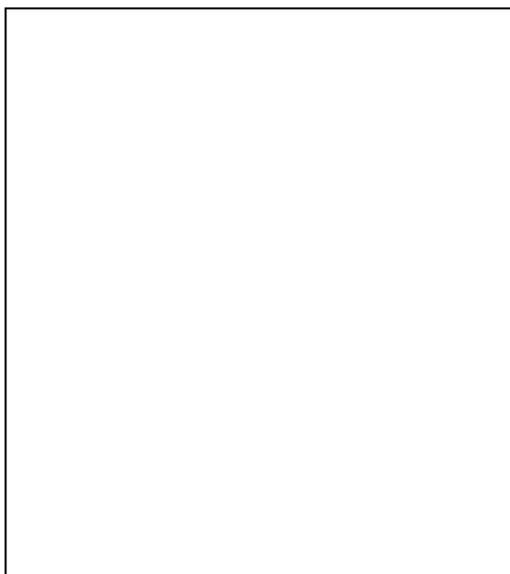


Рисунок 6 – Регрессионный анализ между количеством экземпляров *A. millefolium*.на 1 м<sup>2</sup> и средней массой 1 растения (суходольный луг), ( $R^2_{\text{крит.}}=0,399$ )



Рисунок 7 – Регрессионный анализ между количеством экземпляров *A. millefolium*.на 1 м<sup>2</sup> и средней массой 1 растения (пойменный луг) ( $R^2_{\text{крит.}}=0,399$ )

Достоверная [REDACTED] связь между количеством экземпляров *A. millefolium* на 1 м<sup>2</sup> и средней массой 1 растения установлена только для ценопопуляции [REDACTED]. Такого рода зависимость между количеством экземпляров растений на 1 м<sup>2</sup> и средней массой 1 растения рассматривают как следствие [REDACTED] [78]. Проявление ценоотического стресса в ценопопуляции *A. millefolium* суходольного луга, возможно связано с обострением конкуренции за ресурсы, вызванной большим количеством вводов и экземпляров на 1 м<sup>2</sup>.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На основе геоботанических описаний (5 площадок для каждой ценопопуляции, 950 экземпляров) по индексу видового сходства Жаккара и по видам-индикаторам исследованные ценопопуляции характеризуются как пойменный и суходольный луг. Количество видов в составе ценопопуляций составляло 31 и 32 соответственно в суходольном и пойменном лугу. При этом соотношение видов в пределах экологических групп (мезогигрофитов, мезофитов, мезоксерофитов и ксерофитов) ██████████.

2. Не установлено достоверных различий между растениями *A. millefolium*, принадлежащими к ценопопуляциям суходольного и пойменного луга, по абсолютным и относительным показателям состава фотосинтетических пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, каротиноиды, хлорофилл *a/b*, хлорофилл  $(a+b)$ /каротиноиды, хлорофилл в составе светособирающего комплекса). Это указывает на равные потенциальные возможности фотосинтетического аппарата в обеспечении накопления биомассы и семенной продуктивности.

3. Надземная фитомасса *A. millefolium* ценопопуляции суходольного луга превышала данный показатель пойменного луга в 1,3 раза, а потенциальная и реальная семенная продуктивность *A. millefolium* L. в 2 раза. При определении среднего количества семян в одной корзинке у растений одной ценопопуляции необходимо делать выборку с разных растений.

4. На основе перекрестного регрессионного анализа установлено, что потенциальную и реальную семенную продукцию ██████████

██████████ Установлено действие ценопопуляционного стресса – снижение массы одного растения при увеличении количества экземпляров на единицу площади – в ценопопуляции суходольного луга. В целях сохранения ценопопуляций *A. millefolium* с высокой семенной продуктивностью, основное внимание следует ██████████.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Арнольди, К. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его объеме и структуре / К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди // Зоологический журнал, 1963 – Т. 42, № 2. – С. 161—183.
2. Артюшенко, З.Т. Атлас описательной морфологии высших растений. Семя: учеб. пособие / З. Т. Артюшенко. - Ленинград: Наука, 1990. – 204 с.
3. Беклемишев, В. Н. Организм и сообщество / В. Н. Беклемишев // Труды Пермского научно-исслед. ин-та биологии. – 1927–1928. – Т. 1, № 2–3. – С. 471 – 475.
4. Белых, О.А. Семенная продуктивность *Thalictrum minus* (*Ranunculaceae*) как показатель адаптационных возможностей вида / О. А. Белых // Карпология и репродуктивная биология высших растений. — Москва, 2011. — С. 275 – 277.
5. Боголюбов, А. С. Оценка экологических характеристик лугов по растительному покрову / А. С. Боголюбов // Экосистема, 2002. – С.1 – 29.
6. Бронникова, С. В. Семенная продуктивность *Digitalis grandiflora* (*Scrophulariaceae*) в Пермском крае. / С. В. Бронникова, Н. Н. Тихомирова // Растительные ресурсы, 2009. – Т. 45, №. 2. – С. 17 – 22.
7. Бухаров, А. Ф. Особенности реализации семенной продуктивности в зависимости от порядка заложения соцветий. / А. Ф. Бухаров, Д. Н. Балеев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2013. – №5. – С. 59 – 63.
8. Волкинг, И. В. Гуревич И. Я., Урюпов, О. Ю. Рецептурный справочник для врачей и фармацевтов: справочник / И. В. Волкинг, И. Я. Гуревич, О. Ю. Урюпов. – Ленинград, 1976. – 648 с.
9. Воронов, А. Г. Геоботаника: учеб. пособие / А. Г. Воронов. – Москва: Высшая школа, 1973. – 432 с.

10. Воронцова, Л. И. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура): монография / Л. И. Воронцова [и др.]. – Москва: Наука, 1976. – 217 с.
11. Горчаковский, П. Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение / П. Л. Горчаковский. // Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1963. – № 4. – С. 285—375.
12. Государственная Фармакопея СССР. – Москва: Медицина, 1987 – 11 изд. – №1. – 335 с.
13. Гурьянова, Ю. В. Формирование площади листьев и содержание хлорофилла в листьях при минеральном питании / Ю. В. Гурьянова, В. В. Рязанова // Вестник МичГАУ. – 2012. - №4. – С. 30 – 32.
14. Денисова, Л.В. Редкие и исчезающие растения СССР: учеб. пособие / Л. В. Денисова, Л. С. Белоусова. – Москва: Лесная промышленность, 1974 – С. 152.
15. Еременко, Л.Л. Морфологические особенности овощных растений в связи с семенной продуктивностью: учеб. пособие / Л. Л. Еременко — Новосибирск: Наука, 1975. — 469 с.
16. Ермакова, И. М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения: учеб. пособие / И. М. Ермакова // Ценопопуляции растений. – Москва: Наука, 1976 – С. 92—105.
17. Жуйкова, Т.В. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжёлыми металлами (на примере *Taraxacum officinale* S.L.) / Т. В. Жуйкова, В. Н. Позолотина, В. С. Безель // Экология, 1999. – № 3. – С. 189 – 196.
18. Завадский, К. М. Вид и видообразование: монография / К. М. Завадский. – Ленинград: Наука, 1976. – 404 с.
19. Заславский, М. Н. Эрозия почв: учебник для геогр. и почв. спец. вузов / М. Н. Заславский. – Москва: Мысль, 1979. – 245 с.

20. Заугольнова, Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и в пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams) / Л. Б. Заугольнова. // Ботанический журнал, 1976 – Т. 61, № 2 – С. 187—196.
21. Калинкина, Г. И. Исследование эфирного масла *Achillea asiatica* / Г. И. Калинкина, Т. П. Березовская // Химия природных соединений. – 1974. – № 5. – С. 672.
22. Калинкина, Г. И. Тысячелистник азиатский как возможный источник хамазулена / Г. И. Калинкина, Т. П. Березовская // Растительные ресурсы, 1975. – Т.11, № 2. – С. 220 – 227.
23. Калинкина, Г. И. Фармакогностическое исследование тысячелистника азиатского: автореф. дис. ... канд. фармац. наук./ Калинкина Галина Игоревна. – Москва, 1977. – 22 с.
24. Калинкина, Г. И. Химический состав эфирных масел некоторых видов тысячелистника флоры Сибири // Химия растительного сырья. – 2000, №3. – С.13 – 18.
25. Калошина, Н. А. Флавоноиды *Achillea millefolium* / Н. А. Калошина, И. Д. Нешта // Химия природных соединений, 1973. – №2. – С. 273.
26. Каримова, О. А. Семенная продуктивность *Althaea officinalis* L. в природных ценопопуляциях Республики Башкортостан / О. А. Каримова / Вестник Томского гос. ун-та, 2014. – №2. – С. 33 – 41.
27. Кривошеев, М. М. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageJ. / М. М. Кривошеев, М. М. Ишмуратова, И. В. Суюндуков // Вестник Нижегородского университета им. Лобачевского, 2014. – №3. – С. 49 – 57.
28. Курченко, Е.Ж. Динамика ценопопуляций и микроэволюционный процесс (на примере видов р. *Agrostia*) / Е. Ж. Курченко // Биология, экология, взаимоотношения популяций растений. – Москва: Наука, 1982 – С. 31—34.

29. Лесиовская, Е. Е. Фармакотерапия с основами фитотерапии: учеб. пособие / Е. Е. Лесиовская, Л. В. Пастушенков. – Москва: ГЭОТАР-МЕД, 2003. – 592 с.
30. Любарский, Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз: монография. / Е. Л. Любарский. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1976. – 159 с.
31. Максанова, Л. А. Некоторые данные об исследовании тысячелистника азиатского / Л. А. Максанова, Н. Ж. Жамаганова // Экспериментальные исследования биологически активных веществ лекарственных препаратов растительного и минерального происхождения. – Улан-Удэ, 1979. – С. 28 – 31.
32. Мамаев, С. А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений / С. А. Мамаев // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. – С. 3 – 14.
33. Манханов, А. Д. Практические аспекты использования многолетних травянистых растений местной флоры в озеленении населенных пунктов / А. Д. Манханов, Т. М. Корсунова // Растениеводство, селекция и семеноводство, 2014. - №4. – С. 106 – 110.
34. Машковский, М. Д. Лекарственные средства: пособие для врачей. / М. Д. Машковский. – Харьков: Торсинг, 1998. – Т. 1. – 560 с.
35. Миркин, Б. М., Розенберг, Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии: толковый словарь / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг.— Москва: Наука, 1983. — 134 с.
36. Миронова, Л. Н. Влияние препарата *Biodux* на увеличение продуктивности цветочно-декоративных растений /Л. Н. Миронова, А. А. Реут, Р. Р. Юлбарисова // Субтропическое и декоративное садоводство: науч.труды. – Сочи, 2011. – С. 145 – 149.
37. Михайлова, Н. Ф. Особенности растительности овражно-балочных земель ЦЧО / Н. Ф. Михайлова // Экологические проблемы сохранения и

воспроизводства почвенного плодородия: сборник научных трудов. – Курск: ВНИИЗиЗПЭ, 1989. – С. 162 – 177.

38. Назаров, В.В. Методика подсчета мелких семян и семяночек (на примере сем. Orchidaceae) / В. В. Назаров. // Ботанический журнал, 1989. - Т. 74, № 8. – С. 1194–1196.

39. Немерешина, О. Н. Анатомио-морфологические изменения тысячелистника обыкновенного в техногенной зоне / О. Н. Немерешина, Н. Ф. Гусев, А. В. Филиппова // Известия Оренбургского гос. агр. ун-та, 2013. – С. 158 – 161.

40. Носов, А. М. Лекарственные растения: науч.-попул. изд. / А. М. Носов. – Москва: ЭКСМО-Пресс, 2000. – 350 с.

41. Овчаров, К. Е. Разнокачественность семян и продуктивность растений: учеб.пособие / К. Е. Овчаров, Е. Г. Кизилова. — Москва: Колос, 1966. — 160 с.

42. Пархоменко, В. М. Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области: Изменчивость морфометрических признаков и стратегия выживания / В. М. Пархоменко, А. С. Кашин // Растительные ресурсы, 2012. – Т. 48, № 1. – С. 3 – 16.

43. Плантариум. Описание таксона: определитель растений online [сайт]. Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/42356.html>.

44. Пленник, Р. Я. Полезные растения Хакасии. Ресурсы и интродукция: монография / Р. Я. Пленник [и др.]. – Новосибирск: Наука, 1989. – 271 с.

45. Покровская, И. С. Хемотаксономия тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium*) / И. С. Покровская, О. В. Мазова, Н. Н. Апыхтин, В. В. Племенков // Химия растительного сырья. – 2009. – №3. – С.85 – 88.

46. Путешественники [сайт] / Танзыбей. – Режим доступа: <http://www.travellers.ru/city-tanzybejj>.

47. Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969. – Т. 74, № 1. – С. 141 – 149.
48. Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства: сборник статей. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1972. – С. 65 – 72.
49. Рысин, Л. П. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях / Л. П. Рысин, Т. Н. Казанцева // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, № 2. – С. 199 – 209.
50. Садовый мир / Выращивание тысячелистника / Волшебный сад [сайт]: журн. – 2002. – №3 – Режим доступа: [http://sadovymir.ru/archive/detail.php?id=3946&type=magazine&year=2012&release=3&ELEMENT\\_ID=3952](http://sadovymir.ru/archive/detail.php?id=3946&type=magazine&year=2012&release=3&ELEMENT_ID=3952).
51. Самбыла, Ч.Н. Соотношение надземной и подземной фитомассы в луговых сообществах субальпийского пояса Западного Саяна. / Ч. Н. Самбыла // Мир науки, культуры, образования, 2014. – №1. – С. 391 – 394.
52. Самылина, И. А. Лекарственные растения государственной фармакопеи. Фармакогнозия: учеб. пособие / И. А. Самылина, В. А. Северцев. – Москва: АМНИ., – 2001, ч. 1. – 488 с.
53. Селлар, В. Энциклопедия эфирных масел: энцикл. / В. Селлар – Москва: Гранд – Фаир, 2005. – 394 с.
54. Тилляев, К. С. Химическая характеристика тысячелистника обыкновенного, произрастающего в Узбекистане / К. С. Тилляев [и др.] // Растительные ресурсы, 1973. – Т. 9, №1. – С. 58 – 62.
55. Томилова, Л. И. Семенная продуктивность некоторых скально-горностепных эндемиков Урала / Л. И. Томилова, Л. К. Мелехова. // Материалы по экологии и физиологии растений уральской флоры. — Свердловск: [УрГУ], 1976. — С. 3 – 13.
56. Тржецинский, С. Д. Фармакогностическое изучение видов рода *Achillea* L. / С. Д. Тржецинский, В. И. Мозуль, Г. А. Жернова, Н. С. Фурса //

Актуальні питання фармацевтичної і медичної науки та практики. – 2014. – №1. – С. 16 – 19.

57. Турова, А. Д. Лекарственные растения СССР и их применение. / А. Д. Турова, Э. Н. Соложенникова. – Москва: Медицина, 1974. – 290 с.

58. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов: научн. доклад высш. шк. биол. науки / А. А. Уранов. – 1975. – №2. – С. 7 – 34.

59. Федько, И. В. Растения семейства *Asteraceae* как возможные источники кремния / И. В. Федько, А. А. Хвощевская, М. Г. Камбалина // Вестник ЗабГУ, 2013. – №4. – С. 66 – 69.

60. Фитотерапия с основами клинической фармакологии: справочник / под ред. В. Г. Кукеса – Москва: Медицина. – 1999 г. – 192 с.

61. Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина: материалы Пятой Всероссийской конференции с международным участием: в 2 т. / ред. Е.М. Антипова. – Красноярск, 2011. – Т. 2. – 420 с.

62. Флора Сибири: в 14 т.: *Asteraceae* (*Compositae*): определитель / под ред. док. биол. наук И. М. Красноборова. – Новосибирск: Наука Сиб. предприятие РАН, 1997. – Т. 13 – 472 с.

63. Хасанова, З. М. Морфо – физиологические особенности роста и развития лекарственного растения тысячелистника обыкновенного *Achillea millefolium*» / З. М. Хасанова, Л. А. Хасанова, Л. Г. Наумов, Л. Ю. Самойлова // Вестник ОГУ. – 2010. – №6. – С. 409 – 411.

64. Чернявских, В.И. Видовое разнообразие естественной растительности на склонах юга Среднерусской возвышенности и его влияние на продуктивность сообществ: науч. труд / В.И. Чернявских [и др.] / Современные проблемы науки и образования. – 2013. – № 3. – Режим доступа: [www.science-education.ru/109-9446](http://www.science-education.ru/109-9446).

65. Чудновская, Г. В. Роль эколого-биологических характеристик лекарственных растений Восточного Забайкалья в оценке продуктивности их сырья / Г. В. Чудновская // Научные ведомости, 2013. – №25. – С. 57 – 65.
66. Чудновская, Г. В. Тысячелистник азиатский (*Achillea asiatica* Serg.) в Восточном Забайкалье / Г. В. Чудновская // Агронимия и лесное хозяйство. – 2011. – №3. – С. 28 – 31.
67. Чудновская, Г. В. Эколого-биологические особенности и ресурсы сырья лекарственных растений Восточного Забайкалья: монография / Г. В. Чудновская. – Иркутск: ИрГСХА, 2002. – 170 с.
68. Шакула, О. А. Жизнеспособность пыльцы и семенная продуктивность тысячелистника голого (*Achillea glaberrima* Klokov) в заповеднике «каменные могилы» / О. А. Шакула // Промышленная ботаника, 2011. – № 11. – С. 147 – 151.
69. Шибанова, Н.Л. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья / Н. Л. Шибанова, Я. В. Долгих // Вестник Пермского университета, 2010. – № 2. – С. 4–6.
70. Энциклопедия декоративных садовых растений / Тысячелистник (*Achillea*) [сайт]. – Режим доступа: <http://flower.onego.ru/other/achillea.html>.
71. Энциклопедия Красноярского края. Юг / предс. ред. коллегии, рук. проекта, гл. ред. Л. Н. Ермолаева. – Красноярск: Буква С, 2008. — 592 с.
72. Beth, A. Daily light integral affects flowering and quality of Greenhouse-grown *Achillea*, *Gaura*, and *Lavandula* / A. Beth, Royal Fausey, Arthur D. Heins, C. Cameron. // HortScience, 2005. – № 1. – P. 114 – 118.
73. Betul Cekic. Radiolabeling of methanol extracts of yarrow (*Achillea millefolium* L.) in rats / Betul Cekic, Ayfer Yurt Kilcar // Acta Cirúrgica Brasileira, 2012. – №5. – P. 295 – 300.
74. Brix, H. Chlorophylls and carotenoids in plant material. / H.Brix // Protokol plants chlorophyll a, b, carotenoids ethanol, 2009. – P. 1 – 3.

75. Dragomir, N. Study of Potential and Real Seed Producing Capacity in Some Romanian Varieties of *Legumes* and *Perennial Gramineae* / N. Dragomir, C. Cristea, C. Dragomir // Scientific Papers: Animal Science and Biotechnologies, 2010. — №2. — P. 148 – 150.
76. Haggag, M. Y. Thin-layer and gas-chromatographic studies on the essential oil from *Achillea millefolium* / M. Y. Haggag, A. S. Shalaby, G. Verzar-Petry // Planta med, 1975. - № 4. – P. 361 – 366.
77. Justin Ramsey. Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow / Justin Ramsey // PNAS, 2011 – №17. – P. 7096 – 7101.
78. Kovalenko, I. Structure of phyto-population monitoring of grass and shrub layer in forest ecosystems of north-eastern Ukraine. / I. Kovalenko // Wschodnioeuropejskie Czasopismo Naukowe (East European Scientific Journal). BIOLOGIA, 2015. - №3. – C. 150 - 161.
79. Lichtenthaler, H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. / H. K. Lichtenthaler // Meth. Enzym, 1987. – V. 148.- P. 350 – 382.
80. Maslova, T.G. Adaptive properties of the pigment systems / T. G. Maslova, I. A. Popova // Photosynthetica, 1993. – P. 195-203.
81. Saulo, M. Cytotoxic and genotoxic activity of *Achillea millefolium* aqueous extracts / M. Saulo, Sousa Lyderson F. Viccini. // Rev. Bras. Farmacogn. Braz. J. Pharmacogn, Jan./Feb. 2011. – P. 98-104.
82. The International Plant Names Index/ Plant Name Query [сайт]. – Режим доступа: [http://ipni.org/ipni/advPlantNameSearch.do?find\\_family=Asteraceae&find\\_genus](http://ipni.org/ipni/advPlantNameSearch.do?find_family=Asteraceae&find_genus)
83. Valant-Vetschera, K. M. Leaf flavonoids of the *Achillea millefolium* group: Intraspecific variability in *A. setacea* W. and K. and related species / K. M. Valant-Vetschera // Sci. pharm., 1984. – №4. – P. 307 – 311.

84. Warwick, S. I. The biology of Canadian weeds. 52. *Achillea millefolium* L. S. L. / S. I. Warwick, L. Black // Canadian Journal of Plant Science, 1982. – P. 163–182.

**ПРИЛОЖЕНИЕ А Геоботаническое описание суходольного луга пос.  
Танзыбей Ермаковского района Красноярского края**

изменения (суходольный луг).