

УДК 574.3 + 582.824

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПЛАСТИЧНОСТЬ
НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ
HYPERICUM PERFORATUM L.
(НА ПРИМЕРЕ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ)

В. М. Пархоменко, А. С. Кашин

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83
e-mail: parhomenko_ym@mail.ru*

Условия местообитаний существенно влияют на габитус особей *H. perforatum*. Большинство параметров морфогенеза достаточно пластичны. Продуктивность особей *H. perforatum* снижается в наиболее ксерофитных местообитаниях. В антропогенно-трансформированных, лесных и суходольно-луговых местообитаниях изменчивость большинства морфологических параметров меньше, чем в степных.

Ключевые слова: *Hypericum perforatum*, изменчивость, пластичность.

CHANGEABILITY AND FLEXIBILITY OF SOME MORPHOLOGICAL
PARAMETERS *HYPERICUM PERFORATUM* (USING THE EXAMPLE
OF THE RIGHT-BANK AREA OF SARATOV REGION)

V. M. Parhomenko, A. S. Kashin

The habitat conditions have a considerable influence on habitus of individuals. The most parameters of morfogenesis are flexible (plastic) enough. The Fertility of individuals reduces in the most xerophitic places. In the anthropogenic-tranfomed, upland habitats and in the forests the changeability of the most morphological parameters are less than in the steppers.

Key words: *Hypericum perforatum*, changeability, flexibility.

Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.) – лекарственное растение, входящее в фармакопеи многих стран (Соколов, 1985).

Заготовка растительного сырья в естественной среде обитания не удовлетворяет запросы рынка, поэтому необходимо введение *H. perforatum* в культуру в различных регионах России (Эчишвили, 2010). В связи с этим актуально изучение различных аспектов биологии и экологии *H. perforatum* в Саратовской области.

Целью данного исследования было изучение изменчивости и пластичности морфологических параметров особей *H. perforatum* в Правобережье Саратовской области в его естественных ценопопуляциях.

Материал и методика

Исследования проводились в полевой сезон 2006 г. в шести ценопопуляциях *H. perforatum* в богаторазнотравно-типчачково-ковыльной подзоне степной зоны (БРТК) и лесостепной зоне (ЛС) Правобережья Саратовской области.

Местонахождение и краткая характеристика исследованных ценопопуляций (ЦП):

ЦП 28 – (Хвалынский район, окр. г. Хвалынк) – разнотравно-злаковое степное сообщество на южном склоне мелового холма;

ЦП 18 – (там же) – суходольное луговое сообщество;

ЦП 42 – (там же) – заброшенный сад (в лесном массиве);

ЦП 32 – (граница Татищевского и Новобурасского районов, охотхоз. «Гартовское») – поляна в смешанном лесу;

ЦП 43 – (Татищевский район, окр. с. Каменка) – опушка смешанного леса;

ЦП 44 – (там же) – смешанный лес (клен, дуб, осина).

Для исследования изменчивости и пластичности морфометрических параметров в каждой ценопопуляции, границы которой определяли общепринятыми методами (Смирнова, Заугольнова, 1976), случайным образом изымали 50–100 особей взрослого генеративного возрастного состояния. За особь мы принимали растения семенного происхождения или раметы (Заугольнова и др., 1988). У исследуемых особей измеряли 11 параметров: W , г – воздушно-сухая фитомасса флоральной и префлоральной зон побега (далее – фитомасса побега); d , мм – диаметр 3-го междоузлия префлоральной зоны побега (далее – диаметр побега); h , мм – длина флоральной и префлоральной зон побега (далее – высота побега); L_L , мм – длина нижнего листа флоральной зоны побега (далее – длина листа); Wh_L , мм – ширина нижнего листа флоральной зоны побега (далее – ширина листа); N_{Fl+Fr} , шт. – число цветков и плодов на побеге (далее – число цветков и плодов); N_m , шт. – число междоузлий префлоральной и флоральной зон побега (далее – число междоузлий); B_1 , шт. – общее число боковых побегов 1-го порядка; B_2 , шт. – число боковых побегов 2-го порядка; N_I , шт. – число вегетативных побегов особи; N_G , шт. – число генеративных побегов особи. Символика обозначений параметров и их размерности являются общепринятыми (Злобин, 1989).

Статистическую обработку результатов измерения проводили программой Statistica версии 6.0. Для каждого параметра определялось среднее арифметическое (\bar{x}); ошибка среднего арифметического (S_x); среднее квадратическое отклонение (σ), лимиты (максимум и минимум), коэффициенты детерминации, вариации и пластичности. Для определения до-

стоверности различий средних значений использовали не чувствительный к форме распределения выборки U -критерий Манна-Уитни.

Градации и тип экологических режимов определяли методом фи-индикации (Матвеев, 2006). Общую (межпопуляционную) и популяционную изменчивость морфометрических параметров особей оценивали по абсолютным средним значениям изучаемых признаков, их лимитам и значению коэффициента вариации (C_v , %), с учетом эмпирической шкалы С. А. Мамаева (1972). Характер изменчивости признаков в зависимости от условий окружающей среды устанавливался по Н. С. Ростовской (2002). Фитоценологическую пластичность определяли по Ю. А. Злобину (1989).

Результаты и их обсуждение

Разнообразие жизненных состояний – это результат взаимоотношения организма со средой. Он выражается в отклонениях от средней нормы продуктивных процессов и определяется с помощью морфометрических параметров, характеризующих их продуктивность (Злобин, 1989, 1996).

В исследованных ценопопуляциях различие средних значений таких параметров, как число междоузлий и число боковых побегов 1-го порядка было несущественно – в 1,1 и 1,3 раза соответственно. Средние значения диаметра и высоты побега, числа генеративных побегов и длины листа различались в 1,9–2,5 раз, чуть выше – ширины листа (в 3,4 раза). Наиболее сильные различия в варьировании средних значений были отмечены у числа цветков и плодов, числа вегетативных побегов и фитомассы побега (в 11,1–12,7 раз), при этом достигая максимума у числа боковых побегов 2-го порядка (в 29 раз). Наибольшее значение фитомассы отмечалось в заброшенном саду, на поляне, суходольном лугу, а наименьшее – в степном сообществе на мелу. Наибольшее значение диаметра побега отмечалось в заброшенном саду и на поляне. Достоверно наибольшие высота и диаметр побега отмечались в заброшенном саду и на поляне, а наименьшие – в степном сообществе на мелу. Средние значения длины и ширины листа, числа цветков и плодов были наименьшими в степном сообществе на мелу, средними – на опушке и в заброшенном саду. По числу междоузлий достоверных различий не выявлено. Наименьшее значение числа боковых побегов 1-го порядка отмечалось в степном сообществе на мелу и на поляне. Наиболее высокое число боковых побегов 2-го порядка наблюдалось в заброшенном саду, а наименьшее – в степном сообществе на мелу, где у большинства особей *H. perforatum* данные побеги отсутствовали. Также достаточно низким этот показатель был в лесу. По среднему значению числа вегетативных побегов выделялась ЦП 32 (на

поляне), где оно было наименьшим, а по числу генеративных побегов – ЦП 42 (в заброшенном саду), где оно было наибольшим, но данные различия имеют низкий уровень достоверности.

Общеизвестно, что о гетерогенности ценопопуляций свидетельствуют также и лимиты признаков. Наибольшее различие между максимальными и минимальными значениями отмечалось у таких параметров, как число боковых побегов 2-го порядка (в 180 раз), фитомассы побега (в 82 раза) и число цветков и плодов (в 66,2 раза); среднее – у ширины листа и числа генеративных побегов (в 9,5 и 10 раз соответственно). Различие между максимальными и минимальными значениями остальных параметров было менее высоким (в 2,6–6,3 раза). Особи с наибольшими значениями фитомассы и высоты побега отмечались в заброшенном саду и на поляне, а длины листа – на суходольном лугу. Особи с максимальными значениями числа цветков и плодов отмечались на поляне и опушке, числа побегов обогащения 2-го порядка и числа генеративных побегов – в заброшенном саду, а числа вегетативных побегов – на остепненном меловом склоне. В последнем местообитании были обнаружены особи с наименьшими значениями максимальных и минимальных значений большинства параметров.

Как видно, условия местообитаний влияют на продуктивность особей *H. perforatum*. Наибольшей продуктивности особи достигали в ЦП 42, которая находилась на антропогенно-трансформированной поляне с близким уровнем грунтовых вод (ЛС). Также довольно высокая продуктивность особей отмечалась в ЦП 32, которая тоже находилась на поляне (БРТК). Особи с наименьшей продуктивностью по всем параметрам были отмечены в ЦП 28, которая находилась на остепненном участке на склоне мелового холма (ЛС). Можно отметить, что в ЛС продуктивность особей уменьшается в ряду лесные поляны → суходольные луга → степи, а в БРТК_{ГР} – в ряду лесные поляны → опушки → леса.

Для успешного введения в культуру зверобоя продырявленного и получения высокого урожая лекарственного растительного сырья необходимо знать влияние на морфогенез таких важных факторов окружающей среды, как освещенность, богатство/засоление почвы и влажность почвы.

В изученных местообитаниях световой режим изменялся от полусветленного (заброшенный сад и лес) до осветленного (остальные местообитания). Почвы по солевому режиму были среднебогатыми и богатыми (поляна). Режим увлажнения в заброшенном саду был свежеватый, в остальных местообитаниях – суховатый. Исследование влияния данных экологических факторов на морфологические параметры особей зверобоя продырявленного показало следующее (рис. 1).

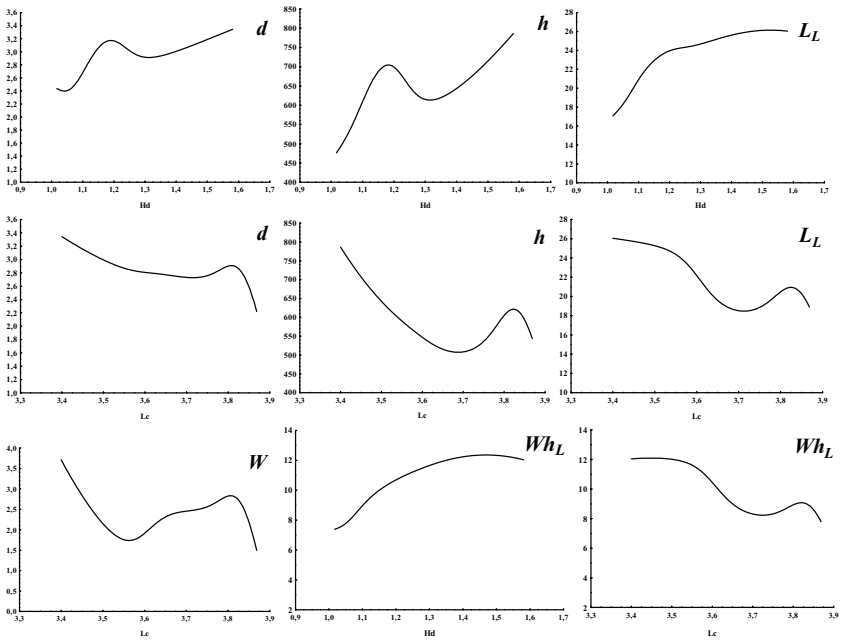


Рис. 1. Зависимость некоторых морфологических параметров особей *H. perforatum* от влажности почвы и освещенности. По оси абсцисс – значение фактора, по оси ординат – значение параметра. Условные обозначения (здесь и далее): W – фитомасса побега; d – диаметр побега; h – высота побега; L_L – длина листа; Wh_L – ширина листа

С богатством/засолением почвы статистически достоверно коррелировало только число боковых побегов 2-го порядка, но связь была слабой отрицательной ($r = -0,31$). Положительная слабая корреляционная зависимость отмечается между влажностью почвы и фитомассой и диаметром побега, а также длиной и шириной листа ($r = -0,31-0,57$). Также с увеличением увлажнения почвы достоверно увеличивается высота побега (сильная связь – $r = 0,72$). С увеличением освещенности уменьшались такие параметры, как фитомасса, высота и диаметр побега, длина и ширина листа, число цветков и плодов, число боковых побегов 2-го порядка и число междоузлий ($r = -0,31-0,49$). Таким образом, в наиболее ксерофитных из исследованных местообитаний отмечалось снижение продуктивности особей *H. perforatum*.

Одним из методов решения проблем популяционной биологии в явлениях разноразмерности особей является изучение общей, или со-

пряженной, изменчивости на внутривидовом и межвидовом уровнях.

На внутривидовом уровне амплитуда изменчивости изученных признаков варьировала в следующих пределах: высоты растений – от очень низкой до повышенной; числа междоузлий – от низкой до средней; диаметра побега и общего числа боковых побегов 1-го порядка – от средней до повышенной; длины листа – от средней до высокой; ширины листа – от средней до очень высокой; фитомассы побега и числа цветков и плодов – от высокой до очень высокой. Изменчивость числа боковых побегов 2-го порядка, числа генеративных и числа вегетативных побегов была очень высокой (таблица). Межвидовая изменчивость фитомассы, диаметра и высоты побега, длины листа и числа междоузлий была выше внутривидовой.

Изменчивость морфологических параметров генеративных особей (g₂) *H. perforatum*

Параметры	18	28	32	42	43	44
<i>W</i>	<u>2,66±0,18</u> 37,5	<u>0,29±0,03</u> 47,3	<u>3,37±0,32</u> 52,6	<u>3,72±0,26</u> 36,5	<u>2,43±0,20</u> 44,4	<u>1,83±0,12</u> 36,9
<i>d</i>	<u>3,14±0,07</u> 13,1	<u>1,33±0,05</u> 20,3	<u>3,16±0,09</u> 15,7	<u>3,34±0,11</u> 16,6	<u>2,69±0,09</u> 17,1	<u>2,91±0,09</u> 16,2
<i>h</i>	<u>647,6±8,2</u> 7,0	<u>424,0±7,5</u> 8,8	<u>701,2±15,1</u> 11,8	<u>786,3±11,6</u> 7,7	<u>502,4±11,9</u> 12,8	<u>613,3±15,9</u> 14,2
<i>L_l</i>	<u>26,4±1,3</u> 27,4	<u>11,9±0,6</u> 24,6	<u>22,2±1,0</u> 23,4	<u>26,0±0,8</u> 15,3	<u>18,2±0,7</u> 22,0	<u>25,1±0,7</u> 15,6
<i>Wh_l</i>	<u>12,4±0,4</u> 18,4	<u>3,6±0,3</u> 40,9	<u>9,6±0,4</u> 22,3	<u>12,0±0,6</u> 26,7	<u>8,1±0,4</u> 25,4	<u>12,0±0,5</u> 23,5
<i>N_{Fl+Fr}</i>	<u>85,5±6,1</u> 38,8	<u>13,7±0,9</u> 33,6	<u>140,8±12,2</u> 47,5	<u>99,7±5,4</u> 28,3	<u>152,7±15,0</u> 53,0	<u>100,0±7,4</u> 40,4
<i>B₁</i>	<u>22,0±0,6</u> 15,5	<u>19,3±1,0</u> 26,4	<u>20,3±1,0</u> 27,6	<u>23,6±0,7</u> 15,5	<u>23,8±0,8</u> 18,2	<u>24,2±1,0</u> 22,3
<i>B₂</i>	<u>36,6±3,5</u> 53,0	<u>2,2±0,7</u> 168,9	<u>54,7±6,3</u> 62,7	<u>62,7±9,1</u> 75,5	<u>46,3±5,4</u> 62,7	<u>21,8±1,7</u> 42,7
<i>N_m</i>	<u>21,4±0,5</u> 13,3	<u>22,8±0,5</u> 10,9	<u>22,4±0,6</u> 14,0	<u>23,2±0,8</u> 18,0	<u>21,5±0,4</u> 10,3	<u>21,5±0,4</u> 10,5
<i>N_V</i>	<u>0,13±0,06</u> 259,4	<u>0,40±0,16</u> 204,1	<u>0,03±0,03</u> 547,7	<u>0,37±0,11</u> 152,5	<u>0,41±0,11</u> 137,3	<u>0,23±0,10</u> 243,6
<i>N_G</i>	<u>2,27±0,24</u> 57,9	<u>1,44±0,14</u> 49,4	<u>1,37±0,15</u> 59,2	<u>2,56±0,56</u> 110,9	<u>2,66±0,36</u> 72,8	<u>1,50±0,13</u> 48,7

Примечание: над чертой – средние значения, под чертой – коэффициент вариации (CV, %). *W* – фитомасса побега; *d* – диаметр побега; *h* – высота побега; *L_l* – длина листа; *Wh_l* – ширина листа; *N_{Fl+Fr}* – число цветков и плодов; *B₁* – общее число боковых побегов 1-го порядка; *B₂* – число боковых побегов 2-го порядка; *N_m* – число междоузлий; *N_V* – число вегетативных побегов особи; *N_G* – число генеративных побегов особи

При этом изменчивость числа междоузлий была средней, высоты и диаметра побега, а также общего числа боковых побегов 1-го порядка – повышенной, длины и ширины листа – высокой, а фитомассы, числа цветков и плодов, числа боковых побегов 2-го порядка, числа генеративных и вегетативных побегов – очень высокой.

Наименьшая внутривидовая изменчивость фитомассы побега и длины листа отмечалась в ЦП 42 и 44, диаметра побега и ширины листа – в ЦП 18, высоты побега и общего числа боковых побегов 1-го порядка – в ЦП 18 и 42, числа междоузлий – в ЦП 43 и 44, числа боковых побегов 2-го порядка – в ЦП 44, числа цветков и плодов – в ЦП 42, числа генеративных побегов – в ЦП 28 и 44, числа вегетативных побегов – в ЦП 43. Наибольшая изменчивость длины листа отмечалась в ЦП 18, фитомассы и диаметра побега, а также ширины листа и числа боковых побегов 2-го порядка отмечалась в ЦП 28, числа вегетативных побегов – в ЦП 32, числа междоузлий и числа генеративных побегов – в ЦП 42, числа цветков и плодов – в ЦП 43, высоты побега – в ЦП 44.

Как видно из приведенных выше данных, наименьшая изменчивость большинства морфологических параметров отмечалась в антропогенно-трансформированном, лесном и суходольно-луговом местообитаниях, а наибольшая – в степном. Зональная изменчивость достоверно проявлялась у диаметра побега и числа цветков и плодов; при этом наименьшая изменчивость отмечалась в местообитаниях ЛС, а наибольшая – в БРТК. Также можно отметить, что с увеличением континентальности климата увеличивается изменчивость высоты побега, а фитомассы побега и длины листа – уменьшается. В более теплых районах Правобережья изменчивость числа цветков и плодов и фитомассы побега достоверно выше. Изменчивость длины листа и фитомассы побега достоверно увеличивается с увеличением ксерофитности и освещенности местообитаний.

Н. С. Ростовской (2002) показано, что в характере варьирования определенных признаков в зависимости от условий окружающей среды существуют некоторые общие закономерности, что позволяет использовать их в качестве системных индикаторов, объединяя при этом в группы по особенностям общей и согласованной изменчивости.

По результатам исследования общей и согласованной изменчивости, проанализированные признаки были подразделены на 4 группы (рис. 2). К экологическим индикаторам, в большей степени зависящим от условий внешней среды и слабо связанным с изменениями других признаков организма, относятся число боковых побегов 2-го порядка и число цветков и плодов, фитомасса стебля, листьев и цветков и плодов, а также число генеративных и боковых побегов особи. К группе эколого-биологических

системных индикаторов, изменчивость которых зависит от внешних факторов и, определяя корреляционную структуру организма, влечёт за собой согласованные изменения всей структуры связей морфологической системы растения, относится только фитомасса побега. Диаметр побега относится к группе биологических системных индикаторов, которые в меньшей степени зависят от условий среды, но обладают общей согласованной изменчивостью, являясь ключевыми для всей морфологической структуры организма. Все остальные признаки являются генотипическими системными индикаторами, которые представляют относительно автономные параметры, в меньшей степени зависящие от внешней среды.

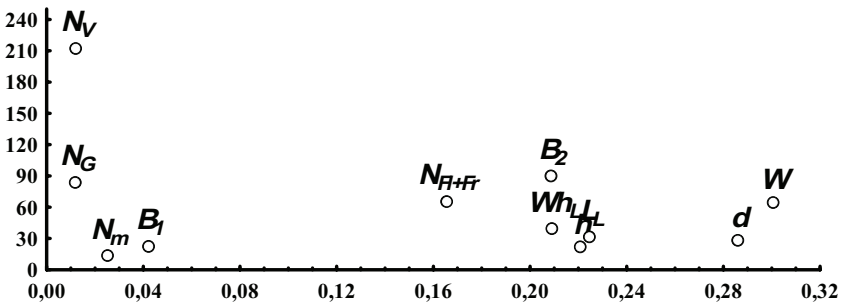


Рис. 2. Структура изменчивости морфологических признаков *H. perforatum*. По оси ординат – коэффициент вариации (C_v), по оси абсцисс – квадрат коэффициента корреляции r^2 , усредненный по отдельным признакам (R^2_{ch}). Условные обозначения (здесь и далее): B_1 – число боковых побегов 1-го порядка; B_2 – число боковых побегов 2-го порядка; N_{F+F_r} – число цветков и плодов; N_m – число междоузлий; N_G – число генеративных побегов особи; N_V – число вегетативных побегов особи

От изменчивости параметров морфогенеза следует отличать их пластичность, которая приводит к различиям в облике растений, вырастающих в условиях эколого-ценотического оптимума или минимума (Злобин, 1989).

Из результата анализа пластичности (рис. 3) видно, что наиболее пластичными являются такие признаки, как фитомасса побега, число цветков и плодов, число боковых побегов 2-го порядка, ширина листа, а также число вегетативных побегов особи. Менее пластичными оказались линейные параметры (длина листа, диаметр и высота побега) и число генеративных побегов особи. Наименьший коэффициент пластичности отмечался у таких некоторых количественных признаков, как число междоузлий и общее число боковых побегов 1-го порядка.

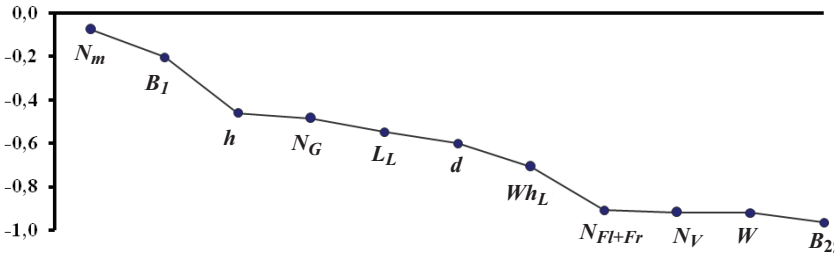


Рис. 3. Профили фитоценоотической пластичности морфометрических параметров *H. perforatum*. По оси ординат – коэффициент пластичности (I_p)

Выводы

Как видно из проведенного анализа, условия местообитаний существенно влияют на габитус особей *H. perforatum*. При этом большинство параметров морфогенеза достаточно пластично. Это следует учитывать при интродукции. Влияние экологических факторов на продуктивность особей *H. perforatum* в природно-климатических условиях Саратовской области требует дальнейшего исследования.

Список литературы

- Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 100–108.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений: учеб.-метод. пособие. Казань : Казан. ун-т, 1989. 147 с.
- Злобин Ю. А. Структура фитоценопопуляций // Успехи совр. биологии, 1996. Т. 116, вып. 2. С. 133–146.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1972. 283 с.
- Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны) : учеб. пособие. Самара : Самар. ун-т, 2006. 311 с.
- Ростова Н. С. Корреляции : структура и изменчивость. СПб. : Геликон, 2002. 308 с.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 214 с.
- Сokolov П. Д. Растительные ресурсы: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства Раеoniaceae – Thymelaeseae. Л. : Наука, 1985. С. 16–18.
- Эчишвили Э. Э. Биология зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) в культуре на Севере : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2010. 18 с.