

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ БОТАНИЧЕСКИЙ САД УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

БОЛОТНИК Елизавета Витальевна

**МОРФО–БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА
PRUNELLA L. НА СРЕДНЕМ И ЮЖНОМ УРАЛЕ**

03.02.01 – «Ботаника»

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
С.И. Неуймин

Екатеринбург – 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ И ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА <i>PRUNELLA VULGARIS</i> L. И <i>PRUNELLA GRANDIFLORA</i> L.	9
1.1. Изучение морфологической и биохимической изменчивости растений в популяциях.....	9
1.2. Изучение биохимической изменчивости, химического состава и лекарственных свойств <i>Prunella vulgaris</i> L. и <i>P. grandiflora</i> L.....	19
ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	25
2.1. Объект исследования.....	25
2.1.1. Ботаническая характеристика <i>Prunella vulgaris</i> L. и <i>Prunella grandiflora</i> L.....	25
2.1.2. Ареал видов рода <i>Prunella</i> L.....	28
2.2. Полевые исследования и камеральная обработка материала.....	31
2.2.1. Физико-географическая характеристика района исследования.....	31
2.2.2. Характеристика местообитаний ценопопуляций <i>Prunella vulgaris</i> L. и <i>Prunella grandiflora</i> L.....	35
2.3. Эколого-ценотический анализ.....	41
2.4. Морфологический анализ видов.....	42
2.5. Определение состава фенольных соединений.....	44
2.6. Методы статистического анализа.....	45
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ ВИДОВ <i>PRUNELLA VULGARIS</i> L. И <i>PRUNELLA GRANDIFLORA</i> L.	47
ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ <i>PRUNELLA VULGARIS</i> L. И <i>PRUNELLA GRANDIFLORA</i> L. НА	

СРЕДНЕМ И ЮЖНОМ УРАЛЕ	61
4.1. Межвидовые морфологические различия.....	61
4.2. Закономерности изменчивости морфологических признаков листовой пластинки.....	64
4.3. Закономерности изменчивости морфологических признаков побега и соцветия.....	83
ГЛАВА 5. СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ <i>PRUNELLA VULGARIS</i> L. И <i>PRUNELLA GRANDIFLORA</i> L.	100
5.1. Состав и характер распределения фенолкарбоновых кислот в листьях.....	100
5.2. Сравнительный анализ содержания фенольных соединений и розмариновой кислоты в листьях.....	109
5.3. Динамика накопления розмариновой кислоты в органах <i>Prunella vulgaris</i> L. и <i>Prunella grandiflora</i> L.....	116
ГЛАВА 6. ВОЗМОЖНОСТИ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ <i>PRUNELLA VULGARIS</i> L. И <i>PRUNELLA GRANDIFLORA</i> L.....	123
ВЫВОДЫ.....	135
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	137
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	167

ВВЕДЕНИЕ

Одним из основных направлений изучения внутривидового разнообразия является оценка изменчивости морфологических и биохимических признаков в природных популяциях растений. Морфологическая и биохимическая пластичность является важнейшим адаптационным механизмом для сохранения и воспроизводства вида. Результаты ее изучения применяются для решения целого ряда теоретических вопросов систематики и микроэволюции, а также практических задач (Розанова, 1930; Пименов и др., 1981; Мазуренко, 1986; Хочачка, Сомеро, 1988; Гогина, 1990; Высочина, 1999).

Расширение списка видов лекарственных растений, естественно произрастающих на территории Российской Федерации, является актуальной и важной научной проблемой в фундаментальном и практическом аспекте (Куркин, 2004; Высочина, 2008; Маняхин и др., 2011; Алексеева, Канев, 2014). Во флоре Уральского региона имеется большое число видов, обладающих терапевтическим эффектом. Род *Prunella* L. принадлежит к семейству *Lamiaceae* Juss., представители которого обладают высокой биологической активностью и интересны с точки зрения получения ценного лекарственного сырья.

Prunella vulgaris L. – черноголовка обыкновенная широко применяется в народной медицине как противовоспалительное, антигистаминное (Fang et al., 2005), противовирусное (Škottová et al., 2004), противогрибковое (Георгиевский, 1990) и антиоксидантное средство (Shin et al., 2001). Лекарственные свойства *Prunella grandiflora* (L.) Scholler – черноголовки крупноцветковой мало изучены, ее экстракт проявляет антифунгальные и антибактериальные свойства (Растительные ресурсы..., 2011). В литературе имеются, в основном, сведения о биологии, экологии и лекарственных свойствах *P. vulgaris* (Рысина, 1973; Winn, 1985, 1988; Абрамова, 1996; Закамская и др., 2004; Барсукова, Черемушкина, 2014; Мяделец и др., 2014), тогда как данные о морфологических и биохимических особенностях близкородственного вида *P. grandiflora* в естественных условиях Среднего и Южного Урала не обнаружены. Исследование

особенностей реализации фенотипического потенциала популяций в различных условиях произрастания является важной задачей на пути понимания механизмов адаптации и устойчивости биологических объектов. Очевидно, что без знания особенностей экологии и внутривидовой дифференциации видов, в том числе зависимости накопления биологически активных веществ от экологической приуроченности, эффективное решение проблемы невозможно.

На Среднем Урале проходит северо-восточная граница ареала вида *P. grandiflora*, в отличие от широко распространенного на данной территории вида *P. vulgaris*. В этой связи принципиальное значение имеет характер воздействия экологических факторов на вариабельность признаков в центре ареала и на пределе распространения у близкородственных видов.

Цель исследования – оценка морфологических, биохимических особенностей и анализ изменчивости *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в зависимости от экологических условий произрастания на Среднем и Южном Урале.

Задачи исследования:

1. Выявить типичные местообитания и фитоценоотическую приуроченность *P. vulgaris* и *P. grandiflora* на Среднем и Южном Урале, провести эколого-ценоотический анализ сообществ с участием изучаемых видов.
2. Изучить изменчивость морфологических признаков *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в различных типах сообществ.
3. Изучить специфику накопления фенольных соединений в различных органах исследуемых видов.
4. Провести оценку влияния условий произрастания на морфологические и биохимические параметры у *P. vulgaris* и *P. grandiflora*.
5. Создать опытные образцы мягких лекарственных форм с экстрактами *P. vulgaris* и *P. grandiflora* и изучить особенности их ранозаживляющей активности при термическом ожоге на животных.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Для *P. vulgaris* характерно наличие признакоспецифичности в изменчивости морфологических признаков, уровень их вариабельности не

зависит от типа сообщества. В характере изменчивости абсолютных значений признаков вегетативной и генеративной сферы *P. vulgaris* и *P. grandiflora* обнаружена видоспецифичность на фоне изученных факторов среды.

2. Качественный состав фенолкарбоновых кислот у растений *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в разных эколого-ценотических условиях не различается, меняется их количественное соотношение. Этанольный экстракт листьев *P. vulgaris* и *P. grandiflora* обладает выраженной противовоспалительной активностью и эффективен при лечении термических ожогов.

Научная новизна работы. Впервые проведены исследования изменчивости *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в разных эколого-фитоценотических условиях на Среднем и Южном Урале. Дополнены и уточнены сведения о морфологии видов, в первую очередь об изменчивости морфологических признаков растений. Получены новые данные по содержанию индивидуальных компонентов фенолкарбоновых кислот, впервые у *P. vulgaris* и *P. grandiflora* идентифицирована сиреневая кислота. Изучена динамика накопления розмариновой кислоты в надземной и подземной частях растений этих видов в различные фенофазы.

Теоретическая значимость. В результате проведенной работы описана амплитуда экологического пространства для двух видов рода *Prunella* на Среднем и Южном Урале. Показаны межвидовые и внутривидовые различия по морфологическим и биохимическим признакам в природных популяциях *P. vulgaris* и *P. grandiflora*, подробно проанализирована изменчивость признаков листа, побега, соцветия в зависимости от экологических условий произрастания и географического расположения уральских ценопопуляций.

Практическая значимость. Установлено, что растения *P. vulgaris* и *P. grandiflora* из природных и интродукционных уральских ценопопуляций являются перспективными источниками розмариновой кислоты. Показана целесообразность заготовки сырья этих растений на Среднем Урале. Разработаны композиции, обладающие противовоспалительным, ранозаживляющим и противоожоговым действием, содержащие в качестве активной субстанции 5 %

сухого экстракта из растительного сырья *P. vulgaris* и *P. grandiflora*. Получен патент РФ на изобретение № 2552790 «Противоожоговая композиция».

Создана коллекция *P. vulgaris* и *P. grandiflora* на базе лаборатории интродукции травянистых растений Ботанического сада УрО РАН. Полученный материал используется для организации научного и учебного процесса на кафедре ботаники и фармакогнозии фармацевтического факультета Уральского государственного медицинского университета. Материалы могут быть использованы при преподавании студентам университетов курсов ботаники, экологии, фармакогнозии, фармакологии.

Личный вклад автора. В основу диссертации положены полевые исследования соискателя в течение 2011 – 2014 гг. на территории Среднего и Южного Урала. Диссертантом проведен сбор материала, отбор образцов для морфологического и биохимического исследования. Автор лично выполнил морфометрические измерения растений и эколого - фитоценотический анализ сообществ, участвовал в проведении биохимического исследования. Автором проведена математико-статистическая обработка экспериментальных материалов, а также интерпретация и обобщение полученных результатов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 научных работ, из них 3 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, и 1 патент РФ на изобретение.

Апробация работы. Основные результаты исследований доложены на XXIV Зимней молодежной научной школе «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии» (Москва, 2012); VIII Всероссийской научной конференции «Химия и технология растительных веществ» (Калининград, 2013); III (V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых (Новосибирск, 2014); Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых «Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач» (Екатеринбург, 2014); III (XI) Международной Ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015); XXII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2015). По теме диссертации выполнено 4

дипломных проекта на кафедре ботаники и фармакогнозии Уральского Государственного Медицинского Университета.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 190 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, заключения, приложения, списка литературы, включающего 297 источников, в том числе 71 на иностранных языках. Текст диссертации иллюстрирован 19 таблицами и 38 рисунками.

Диссертационная работа выполнена в г. Екатеринбурге на базе Ботанического сада УрО РАН.

Благодарности. Автор благодарен д.б.н., проф. Шавнину С.А., к.с. – х.н. Флягину Е.Н., д.б.н. Петровой И.В., д.б.н. Пономареву В.И., д.б.н. Колтунову Е.В., к.б.н. Никоновой Н.Н., к.б.н. Ерохиной О.В., к.б.н. Подгаевской Е.Н. за консультации и помощь в обсуждении результатов. Болотник Е.В. признательна к.б.н. Неуймину С.И., к.б.н. Куликову П.В., д.б.н. Третьяковой А.С. за полезные советы и помощь в экспериментальном сборе материала. Автор считает приятным долгом поблагодарить – к.б.н. Кошелеву Е.А., Клобукова Г.И. и к.б.н. Киселеву О.А. за всестороннюю помощь. Соискатель выражает глубокую признательность к.х.н. Алексеевой Л.И. и к.б.н. Володиной С.О. за проведение биохимического анализа, обсуждение полученных результатов. Отдельные и самые глубокие слова благодарности выражаю семье, поддерживающей меня во всех моих начинаниях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Молодежного Гранта УрО РАН № 11-4-НП-344, № 14-4-ИП-63 и программ интеграционных и фундаментальных исследований: проект № 12–И-4-2023 «Анализ морфологической и биохимической изменчивости новых видов лекарственных растений в связи с проблемой изучения их адаптивного потенциала» (г. Сыктывкар), проект № 12– С – 4 – 1028 «Адаптационные механизмы в природных и интродукционных популяциях растений Сибири и Урала» (г. Новосибирск).

ГЛАВА 1. АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ И ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА *PRUNELLA VULGARIS* L. И *PRUNELLA GRANDIFLORA* L.

1.1. Изучение морфологической и биохимической изменчивости растений в популяциях

Наш краткий очерк развития представлений о внутривидовой изменчивости травянистых растений и особенностях ее изучения не претендует на целостное описание проблемы, которая имеет тесную связь с другими фундаментальными представлениями об эволюции растительного мира, его разнообразием и систематизацией, спецификой и глубиной современного понимания организации растений. Подобные работы неоднократно публиковались в связи с обсуждением общих и частных проблем ботаники (Розанова, 1930; Вавилов, 1967; Хохряков, 1975, 1981). Мы остановимся лишь на базовых представлениях, заслуживших признание в отечественной науке, и положениях, оказавшихся для нас наиболее полезными применительно к анализу материала диссертационной работы.

Н.И. Вавилов в 1931 г. писал: «Чтобы описать вид во всей целостности, совершенно недостаточно диагноза хотя бы в целую страницу, детального описания всех органов по нескольким экземплярам в гербарии. В свете современного знания о видах как системы форм генотипов, необходимо знание системы изменчивости, амплитуды наследственных различий отдельных признаков» [С. 71]. Данная концепция в настоящее время признается широким кругом ботаников и считается наиболее прогрессивной в противоположность иной концепции понимания видов у растений, когда вид понимают как однородную группу индивидуумов (Комаров, 1940). Идеи Н.И. Вавилова нашли свое продолжение в работах Е.Н. Синской (Синская, 1938, 1961, 1963, 2003) и М.А. Розановой (1946). В понимании Е.Н. Синской, вид – сложная система, состоящая из экотипов, а экотипы из экоэлементов. М.А. Розанова рассматривала вид как динамическую популяцию (движущуюся, изменяющуюся) с

определенным географическим ареалом, морфологическими, физиологическими и экологическими признаками. На основе этих работ была получена картина, с одной стороны, о целостности вида, с другой – о гетерогенности элементов, составляющих его сложную систему. В указанных и других работах (Розанова, 1930; Синская, 1938, 1960, 2002) изложены результаты по изучению экотипической дифференциации популяций, генотипической и фенотипической неоднородности у дикорастущих видов, имеющих сельскохозяйственное значение.

Внутривидовую изменчивость популяций также исследовали на примере древесных растений во второй половине XX века (Мамаев, 1969, 1970, 1971, 1973; Глотов и др., 1981; Мамаев, Махнев, 1982; Глотов, 1983; Мамаев, 1985; Махнев, 1987; и др.). А.Л. Тахтаджян (1948) говорил о необходимости развития систематики растений на стыке морфологии, экологии, генетики и фитогеографии. Однако, внутривидовая изменчивость дикорастущих травянистых растений, в частности лекарственных, по морфологическим и биологическим признакам изучена слабо.

В естественных условиях произрастания в пределах ареала вид изучается на разных уровнях – на ценопопуляционном и популяционном уровне. В классическом понимании, популяции составляют вид, обладают целостностью и самовоспроизведением (Синская, 1961), возможностью панмиксиса (Майр, 1974), а также фенетической и генетической структурой, занимая определенную территорию. Генетический аспект изучения популяций появился в работах В. Иоганнсена (Аверьянова, 1973). Развитие генетико-эволюционного подхода в работах Н.В. Тимофеева-Ресовского и его учеников позволило сформулировать определение популяции, ставшее широко известным и признанным. Под популяцией понимается «совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же

совокупностей данного вида разной степенью давления тех или иных форм изоляции» (Тимофеев Ресовский и др., 1973).

Вид неоднороден в широком диапазоне экологических условий, при изучении ареала произрастания вида возникает вопрос о границах популяций. Так, совокупности особей вида, приуроченных к конкретному фитоценозу, дан термин «ценопопуляция» (Петровский, 1961) или «фитоценотическая популяция» (Работнов, 1978). Соседние экотопы различаются как по экологии (экологические факторы, антропогенная нагрузка, набор агентов по переносу пыльцы), так и по набору видов в фитоценотическом окружении (Заугольнова и др., 1988). При сборе растительного материала в естественных условиях произрастания с целью изучения адаптационного потенциала вида интерес представляют популяции из различных экологических и фитоценотических условий (Заугольнова и др., 1987). Исходя из вышесказанного, для изучения внутривидовой изменчивости по морфологическим и биохимическим признакам мы в нашей работе ориентировались на ценопопуляцию как на совокупность особей одного вида, приуроченных к определенному типу фитоценоза.

Под внутривидовой изменчивостью понимается проявление разнокачественности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов одного вида, наблюдаемое в один и тот же промежуток времени (Мамаев, 1968). В качестве форм изменчивости выделяются экологическая, географическая, половая, хронографическая (Мамаев, 1968), индивидуальная, групповая (Майр, 1974; Филипченко, 1978), фенотипическая, генотипическая индивидуальная, генотипическая популяционная (Скворцов, 1986) и внутривидовая изменчивость как результаты взаимодействия среды обитания и генотипа особи. Кроме того, хорошо известна классификация изменчивости, предложенная А.В. Яблоковым (1966). При изучении наших объектов мы в той или иной степени затронули следующие формы изменчивости: межвидовая, межгрупповая (рассматриваются ценопопуляции, популяции или другие внутривидовые таксоны), индивидуальная и внутрииндивидуальная.

Исследование внутривидовой изменчивости, несмотря на обилие работ, посвященной данной тематике, остается одним из основных направлений в современной биологии и имеет ряд важнейших теоретических и практических аспектов (Зайцева, 1974; Гаммерман, Пименов, 1982; Васильев, 1988; Коваленко, Попов, 1997; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009; и др.). Виды растений, приспособляющиеся к постоянно меняющимся условиям среды, испытывая конкуренцию, адаптируются и приобретают комплекс признаков. При переносе растительного организма из естественных условий произрастания в условия культуры проявляются такие свойства как устойчивость к различным факторам среды, способность конкурировать с другими видами и увеличивать численность особей, что является важными составляющими адаптации. Адаптация – «совокупность морфофизиологических, поведенческих (ростовых), популяционных и других особенностей вида, обеспечивающих его существование в определенных условиях среды» (Жмылев и др., 2005). Только изучением растений в культуре, перенесенных из разных популяций естественной среды, можно отделить фенотипическую изменчивость от генотипической, так как в природе они реализуются параллельно (Васильченко, 1970). Изучение изменчивости дикорастущих растений из разных популяций проводится для целей систематики, разработки критериев видовой и подвидовой принадлежности. В качестве практического выхода изучение изменчивости необходимо для оценки исходного материала, для интродукции перспективного в лекарственном или пищевом отношении вида (Вавилов, 1920).

Изучение разнообразия признаков и свойств у особей, групп особей, популяций называют фенетикой. Фенетика использует понятие «фены» как дискретные вариации признаков (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Использование методов фенетики является затруднительным, так как признак, выделяемый в качестве фена (морфологический, биохимический и др.) обязательно должен наследоваться, а это требует нескольких лет экспериментальной проверки (Васильев, 2005). При этом надо отметить, что если оценка «фена» происходит в результате переноса растения из естественных

условий прозрастания в культуру, то при пересадке растение сначала проходит этап акклиматизации, и модификационный признак может держаться в течение нескольких лет прежде, чем нивелируется. Модификация – «ненаследственные изменения признаков (фенотипа) организма, возникающие под влиянием изменившихся условий внешней среды» (Жмылев и др., 2005). Длительные изменения морфологических признаков (адаптивные модификации) в результате эписелективной или эпигенетической эволюции могут стать наследственными (Хохряков, 1975; Мазуренко, 1986). В нашей экспериментальной работе мы не использовали фенетические методы, хотя в природных ценопопуляциях изучали степень вариабельности и стабильности отдельных признаков и оценивали их сохранность при переносе в культуру.

При изучении ценопопуляций растений применяются самые различные методы: сравнительно-морфологический, биохимический, кариологический, эколого-физиологический и различные их варианты. Как правило, абсолютное преобладание имеет первый из них, так как позволяет изучать качественные и количественные признаки, накапливать значительный статистический материал. При этом качественными и количественными могут быть и структурные, и функциональные признаки. Количественные признаки подразделяются на счетные (число узлов, число листьев), мерные (длина, ширина листьев, соцветий) и индексы – показатель отношения одного количественного признака к другому (отношение длины соцветия к его ширине). Качественными признаками являются такие показатели как окраска, опушенность, колючесть и др. Данные категории признаков обладают разной степенью изменчивости. Так, М.С. Наке (1983), Е.С. Васфиловой и Ю.И. Евстратовым (1985), Г.И. Таршис (1985) было отмечено, что счетные признаки более изменчивы, чем мерные.

Связь групповой изменчивости с изменчивостью индивидуума показали в своих работах Н.П. Кренке (1940), С.В. Мейен (1988), В.В. Корона (Корона, 1987; Корона, Васильев, 2007). В основе исследований Н.П. Кренке (1940) сформировалось введенное им понятие «феногенетическая изменчивость» – морфологические изменения, возникающие в процессе развития. Анализ формы и

расчлененности листовой пластинки в онтогенезе у большого числа растений показал ряд последовательных изменений листа по данным характеристикам или «феногенетический ряд». В этом ряду расчлененность листьев в пределах отдельного побега возрастает от основания к середине, а затем снова уменьшается к верхушке. Кроме того, данный феногенетический ряд существует не только в пределах вида, но и непрерывно переходит в ряды других видов. Выявленные закономерности были отражены им в «теории циклического старения и омоложения растений», а также в «законе родственных отклонений».

Зародившуюся идею о «параллельной изменчивости» продолжает в своих работах С.В. Мейен (1975, 1978, 1988). Параллелизм Мейеном представлялся как сохранение инвариантности от таксона к таксону, в отличие от «трансформационных» феногенетических рядов Кренке (1935). Сохранение этих преобразований происходило в «меронах или «рефренах». Под «рефреном» понимается упорядоченный набор состояний конкретных признаков в гомологических рядах Вавилова, под «мероном» – упорядоченное полиморфическое множество (Мейен, 1988).

В работах В.В. Короны вскрываются механизмы формообразования, выделение ведущих морфогенетических механизмов, определяющих форму листовой пластинки. На основании развития системы жилкования у разных видов растений построена модель, позволяющая прогнозировать направление морфологической изменчивости (Корона, 1987; Корона, Васильев, 2007).

А.Г. Васильев определил феногенетическую изменчивость как преобразование отдельных морфоструктур в сочетании двух компонентов – это эпигенетическая и реализационная изменчивость. Им отмечена связь между полиморфизмом, повторяющимся у разных таксонов с гомологическими рядами феногенетической изменчивости (Васильев, Васильева, 2009).

Закон Н.И. Вавилова (1920) и работы его последователей остаются актуальными и на сегодняшний день, введенное им понятие «радикал» используется для создания новых подходов к изучению изменчивости отдельных признаков и их сочетаний (Неуймин и др., 2007а; Неуймин и др., 2007б; Неуймин

и др, 2009б). В качестве радикала выступают признаки, которые присущи всем формам и особям, входящим в состав данного вида. Эти постоянные в пределах вида признаки составляют радикал, и по ним легче всего распознать систематическую принадлежность (Синская, 2002).

На основе данных знаний и существующих подходов к анализу взаимосвязи между формами изменчивости (Бекетовский, 1959; Бочанцева, 1972; Плохинский, 1978; Животовский, 1979, 1982; Курлович, 1982; Орленко, 1989), о роли генотипа и фенотипа в ней, создаются новые математические методы. Алгоритм преобразования последовательностей элементов признака в виде радикального показателя системы сжатых отображений (Рп ССО) позволяет анализировать различные параметры (морфологические, биохимические), при этом оценивать систематическое сходство и различие таксонов по его числовому выражению (Неуймин и др., 2007б; Неуймин и др., 2009а).

Особенности реализации фенотипического потенциала в популяции являются важной теоретической задачей на пути понимания механизмов устойчивости биологических систем (Васильев, 2005). Общеизвестно, что морфологические характеристики видов могут меняться внутри ареалов под влиянием условий окружающей среды (Семериков, 1977; Кириллова, 2016; Костиков, Банаев, 2016). Для популяций в географическом центре ареала вида и на границе ареала в связи с разными физико-географическими и биоценотическими условиями отмечены различия. Обычно в центре ареала вид представлен самыми крупными по площади и численности популяциями, а также именно в центре видообразования наблюдается наибольший полиморфизм; на границе ареала виды представлены небольшими по численности популяциями, в которых ярче выражены демографические колебания и флуктуации численности (Грант, 1984). Многие авторы отмечают в краевых популяциях уменьшение размеров растений (Мазуренко, 1986; Kawecki, 2008), изменение размаха изменчивости и скореллированности признаков (Ростова, 1991; Ростова, 2002; Годин, 2004). К периферии ареала вида распределение популяций является мозаичным. У травянистых растений в краевых популяциях наблюдается

увеличение путей развития в онтоморфогенезе, уменьшение структурных единиц побеговой системы, изменение продолжительности онтогенеза, способов размножения, диапазона проявления поливариантности развития, увеличение числа полиплоидов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Алексеева и др., 1998; Тетерюк и др., 2001; Блинова, 2012). Краевые популяции часто фрагментарны и более уязвимы к условиям окружающей среды (Блинова, 2012). Таким образом, популяции на границе ареала существуют на пределе своих возможностей, обладают особой экологической приуроченностью, структурой, морфологией. Остается невыявленной связь между степенью варьирования отдельных признаков структуры побега у особей в разных частях ареала. Относительную стабильность вида в варьирующих условиях среды обеспечивают биохимическая и морфологическая изменчивость (Михайловская, 1964; Mangur, Towle, 1977; Кершенгольц, 1996). Таким образом, является актуальным изучение вида как в оптимальных для него эколого-ценотических условиях для анализа наиболее типового материала, так и в краевых популяциях для получения материала по адаптации вида.

Изучению влияния экологических факторов на морфологические и анатомические признаки посвящено большое количество работ (Neuffer, 1989; Kuiper, 1990; Menadue, 1990). Для *Cypripedium calceolus* L. на северной границе ареала показано высокое варьирование признаков листа, а также морфологические различия растений, растущих в разных биотопах (Кириллова, 2016). Кроме того, в работах описано влияние не только типа сообщества, но и отдельных экологических факторов на морфометрические параметры. В работе Погоцкая и др. (2010) для *Chelidonium majus* L. отмечено, что сила влияния факторов на морфологические параметры меняется от 3 до 54 % . При этом, в большей степени подвержены изменению мерные признаки, в меньшей степени признаки, описывающие форму. Для листьев мирта болотного показана связь с отдельными факторами среды: увеличение влажности приводит к уменьшению метрических размеров, а увеличение трофности – увеличению параметров. Для большинства аллометрических параметров мирта болотного показана зависимость

с фактором переменного увлажнения (Созинов и др., 2009). Отметим, что для близкородственных видов *P. vulgaris* и *P. grandiflora* подобные исследования малочисленны, характер зависимости морфологических параметров и variability признаков от условий произрастания изучен крайне недостаточно.

В особую группу исследований входят исследования, посвященные биохимической изменчивости. Еще Н.И. Вавилов отмечал, что будущее систематики за биохимическими и физиологическими отличиями в пределах вида (Вавилов, 1920). Биохимические фены находятся много ближе к наследственному аппарату — генотипу, чем собственно биологические фены, и, как правило, маркируют единичные гены (Яблоков, 1980).

Экспериментальные исследования по изучению внутривидовой биохимической изменчивости проводятся как для изучения теоретических аспектов (изучение изменчивости, систематических целей), так и для практических (медицинских или хозяйственных). Выделение таксономических единиц на основе различного биохимического состава выделилось в целое направление в науке — хемосистематика. Исследования показали, что морфологическое сходство растений не всегда сопровождается биохимической идентичностью, а выделяемые химические расы могут быть морфологически идентичны (Пименов, Борисова, 1987; Высочина, 2007б; Быструшкина и др., 2012).

Исследования по количественному содержанию и качественному составу биохимических соединений, динамике их накопления у различных видов растений предпринимается в основном в фармакогностических целях, однако эти вопросы представляют интерес как для понимания механизмов изменчивости, так и хемотаксономических проблем.

В литературе отмечается факт, что у разных видов растений, в зависимости от расположения листьев в различных частях кроны, возрастных состояний и наименования органа, варьирует содержание тех или иных фенольных соединений — кверцетина, кемпферола, мирицетина и их производных. Так,

Е.П. Храмовой и Г.И. Высочиной (2010) был проведен анализ биохимических признаков курильского чая на эндогенном и индивидуальном уровне. Установлено, что качественный состав флавоноидов в пределах особи не изменяется в отличие от количественного содержания индивидуальных компонентов, которым свойственна высокая изменчивость.

Накопление метаболитов в различных органах отличается пластичностью и независимостью друг от друга. А.В. Щербаковым с соавторами (2009) была показана вариабельность качественного состава, а также содержание метаболитов в различных органах *Achillea nobilis* L. Варьирование качественного состава отмечено на индивидуальном уровне, количественного – на индивидуальном уровне и по органам растения. Наибольшей вариабильностью химического состава обладают листья тысячелистника, соцветия занимают промежуточное положение, наибольшей консервативностью – стебли.

В 30-е годы XX века, также как и морфологическая изменчивость, биохимическая изменчивость изучалась в основном на культивируемых видах (Нилов, 1934): маке, люпине, табаке и др. Данные исследования представляли экономический интерес. На сегодняшний день накоплен обширный литературный материал по фитохимическому составу, динамике накопления действующих веществ у лекарственных растений (Куркин, 2004; Высочина, 2007а; Володин и др., 2014). Однако изучение ресурсных особенностей конкретных видов является недостаточным для понимания закономерностей биосинтеза биологически активных веществ, перераспределения их в органах, вариабельности в различных частях ареала одного вида, их связи с морфологическими показателями.

1.2. Изучение биохимической изменчивости, химического состава и лекарственных свойств *Prunella vulgaris* L. и *Prunella grandiflora* L.

P. vulgaris является официальным лекарственным растением и применяется в медицине Китая (Chen et al., 2010). Экстракт из надземной части *P. vulgaris* обладает антиоксидантными (Feng et al., 2010a; Mrudula et al., 2010), противовоспалительными, антибактериальными, антифунгальными (Дмитрук, 2001; Дмитрук, Дмитрук, 2001) и противоопухолевыми свойствами (Feng et al., 2010b). В подтверждение этих данных в 2013 году появилась обзорная статья по фармакологическому потенциалу *P. vulgaris* (Rasool, Ganai, 2013). Экстракт травы *P. grandiflora* обладает антифунгальными, антибактериальными свойствами и биологической активностью при гипоксии (Растительные ресурсы..., 2011; Шамилов и др., 2013). В России до сих пор *P. vulgaris* не является фармакопейным видом, однако в последние годы упоминается в литературе как растение – продуцент важнейших классов биологически активных веществ (БАВ) (Володин и др., 2014) и исследуется как компонент в фармацевтических препаратах (Цуркан, Голембиовская, 2013).

При изучении химического состава *P. vulgaris* и близкородственного вида *P. grandiflora* были обнаружены следующие группы БАВ: углеводы, эфирные масла, тритерпеноиды, сапонины, фенолкарбоновые кислоты, дубильные вещества, кумарины, флавоноиды, антоцианы, иридоиды, а также микроэлементы (Тихонова и др., 1984; Дмитрук, 1989; Растительные ресурсы..., 1991, Jerkovic et al., 2013; Sahin et al., 2014).

В качестве лекарственного сырья используют соцветия *P. vulgaris*, которые содержат флавоноиды (кверцетин), большое количество дубильных веществ (9,7 %), сапонины, тритерпеноиды, дитерпеноиды, фенилпропаноиды, фенолкарбоновые кислоты (п-кумаровая, розмариновая), витамин С, эфирное масло (0,5 %), в состав которого входят α -камфора, α -фенхон, следы фенхилового спирта (Растительные ресурсы..., 1991; Pharmacopoeia of..., 2000; Wang et al., 2007; Растительные ресурсы..., 2011; Голембиовская, 2012).

По литературным данным известно, что вся надземная часть *P. vulgaris* (листья, стебли и соцветия) обладает широким спектром биологически активных веществ. Листья *P. vulgaris* богаты тритерпеноидами – олеаноловой и урсоловой кислотами (Растительные ресурсы..., 1991). В стеблях *P. vulgaris* содержатся дубильные вещества (5,3 %), флавоноиды (0,3 %) (Зінченко, Катіна, 1965; Растительные ресурсы..., 1991). Семена содержат 3-16 % жирного масла (Гроссгейм, 1946). В надземной части одним из основных компонентов являются фенольные соединения – флавоноиды (Дмитрук и др., 1985) и фенолкарбоновые кислоты (Lamaison, Petitjean-Freytet, 1990; Lamaison et al., 1991). Кроме того, в надземной части *P. vulgaris* отмечены терпеноиды (Попа, Пасечник, 1974), кумарины (Растительные ресурсы..., 1991) полифенолы, алкалоиды, танины, сапонины (Wang et al., 2000).

Химический состав и лекарственные свойства *P. grandiflora* менее изучены. Известно, что в надземной части содержатся эфиромасличные соединения (Jerkovic et al., 2013), а также флавоноиды, иридоиды, фенолкарбоновые кислоты, антоцианы, тритерпеноиды (Бондаренко и др., 1972; Попа, Пасечник, 1976). В листьях отмечен углевод седогептулоза (Negnauer, 1973).

Имеющиеся сведения о химическом составе видов рода *Prunella* свидетельствуют о внутривидовом и межвидовом биохимическом разнообразии. Так, в растениях *P. vulgaris*, произрастающих в Китае, обнаружены рутин и кофейная кислота (Cai et al., 2004), в Китае (Бочжоу) – рутин, кверцетин, кофейная и розмариновая кислоты (Feng et al., 2010б), в Чехии — кофейная и розмариновая кислоты (Psotova et al., 2003), в Турции — кверцетин, рутин, розмариновая, кофейная, хлорогеновая, феруловая, протокатеховая кислоты, в России – кемпферол, кверцетин, рутин, лютеолин (Dmitruk et al., 1987). В *P. grandiflora*, произрастающей в Турции, обнаружены кверцетин, рутин, кофейная, феруловая, протокатеховая, розмариновая кислоты (Şahin et al., 2011). Для *P. vulgaris*, *P. laciniata* L., *P. grandiflora* и *P. orientalis* Bornm. показаны межвидовые и внутривидовые различия в качественном составе и содержании фенольных

соединений (Şahin et al., 2011; Şahin, Isik, 2012). Изучение содержания фенольных соединений проводили на двух видах *P. grandiflora* и *P. vulgaris* в южных районах Турции (Sahin et al., 2011). Установлено, что в *P. grandiflora* содержание фенольных соединений в два раза превышает таковое в *P. vulgaris* и составляет 184 мг/г и 97 мг/г, соответственно. Изменчивость качественного состава и содержания фенольных соединений у видов рода *Prunella*, вероятно, связана с произрастанием в разных природно-климатических зонах.

По литературным данным известно, что источниками фенольных соединений являются многие средиземноморские виды растений. Так, у *Origanum vulgare* L. содержание фенольных соединений составляет от 101,7 мг/г (Shan et al., 2005) до 206,25 мг/г (Kulisic et al., 2006), *Salvia officinalis* L. — 53,2 мг/г, *Rosmarinus officinalis* L. — 50,7 мг/г, *Ocimum basilicum* L. — 36,4 мг/г (Shan et al., 2005), *Lavandula angustifolia* Mill. — 6,52 мг/г (Yoo et al., 2008), *L. angustifolia* — 5,4 мг/г (Miliauskas et al., 2004), *Melissa officinalis* L. — 1,26 мг/г (Zheng, Wang, 2001).

Одним из наиболее ценных веществ видов рода *Prunella* является розмариновая кислота, которая определяет высокую фармакологическую активность экстракта *P. vulgaris* (Георгиевский и др., 1990; Shin, et al., 2001; Scottova et al., 2004; Fang et al., 2005). Розмариновая кислота обладает противовоспалительной (Al-Sereiti et al., 1999; Qiang et al, 2011), антимуtagenной (Santamaria et al., 1987), противоопухолевой, антипролиферативной (Makino et al., 2000) и антициклооксигеназной (Patrick, Kalidas, 2004), антиаллергенной (Ito et al., 1998), антидепрессантной (Takeda et al., 2002), антивирусной активностью — против вируса иммунодефицита человека (Feng et al., 2010в), является одним из эффективных натуральных антиоксидантов (Malencic et al., 2000) и может защищать от свободнорадикальных патологий, таких как атеросклероз, ишемическая болезнь сердца, онкологические заболевания, лучевая болезнь (Lu, Foo, 2002). Однако все известные растения, содержащие розмариновую кислоту, произрастают за рубежом и в южных зонах европейской части России. Высокое содержание розмариновой кислоты отмечено для средиземноморских растений

семейства Lamiaceae: *Ocimum basilicum* – 10,86 мг/г (Shan et al., 2005), *Origanum vulgare* – от 3,89 мг/г (Kulisic et al., 2006) до 25,63 мг/г (Shan et al., 2005), *Rosmarinus officinalis* – 10,0 мг/г (Wang et al., 2004), *Salvia officinalis* – 21,86 мг/г (Shan et al., 2005), *S. verbenaca* – 29,30 мг/г, *S. virgata* – 7,42 мг/г, *S. staminea* – 5,29 мг/г (Тере, 2008), *Lavandula angustifolia* – 2,0 мг/г (Wang et al., 2004). Очень высокая антиоксидантная активность в средиземноморских растениях семейства Lamiaceae ранее была обнаружена в *Melissa officinalis* subsp. *officinalis* – 0,014 г/л (Vundać et al., 2007), в растениях рода *Salvia* – от 0,012 до 0,024 г/л (Kelen, Тере, 2008), *Rosmarinus officinalis* – 0,036 г/л (Mata et al., 2007), *Origanum vulgare* ssp. *hirtum* – 0,092 г/л (Kulisic et al., 2006), *Origanum vulgare* – 0,16 г/л (Barros et al., 2010), *Lavandula angustifolia* – 0,078 г/л (Yoo et al., 2008), *Ocimum basilicum* – 0,15 г/л (Matsuura et al., 2003). Актуальным является поиск растений с высоким содержанием розмариновой кислоты, произрастающих в России (Куркин, 2004).

Следует отметить, что роль розмариновой кислоты в растениях не установлена, однако, предполагается, что она является соединением, которое защищает растение от неблагоприятных факторов среды (Petesen et al., 2009). Известно, что фенольные соединения, к которым относится розмариновая кислота, играют важную физиологическую и экологическую роль, выполняют функции защиты от УФ-излучения, засухи, заморозков, озона, ранения, патогенов, тяжелых металлов (Dixon, Paiva, 1995).

На химический состав лекарственных растений существенное влияние оказывают климатические, орографические, эдафические и биотические факторы среды (Ефремов и др., 2002; Васфилова и др., 2014). Уровень розмариновой кислоты в значительной степени зависит от условий выращивания (Fletcher et al., 2005). Стресс приводит к значительному увеличению содержания розмариновой кислоты (Bettaieb et al., 2011). Так, например, водный дефицит у *P. vulgaris* приводит к увеличению содержания розмариновой кислоты в соцветиях на 14,9 % (Chen et al., 2011). Эти данные согласуются с работой Т. Нура (2009), в которой показано, что содержание феруловой кислоты в листьях тритикале увеличивается в ответ на недостаток воды. Содержание розмариновой кислоты зависит также от

сезона и вида растений. Для *P. vulgaris* и для *Zostera marina* L. показано, что высокие концентрации розмариновой кислоты обнаружены весной, низкие концентрации – в течение лета и осени. (Generalic et al., 1994; Chen et al., 2012; Ravn et al., 1994). Считается, что во время цветения продуцируется больше флавоноидов, меньше розмариновой кислоты. Однако в растениях *Salvia officinalis* уровень розмариновой кислоты начинает расти после цветения (Generalic et al., 2012). Содержание розмариновой кислоты у *Rosmarinus officinalis* несколько возрастает в течение лета, достигает максимальных значений в сентябре. Максимальное содержание розмариновой кислоты отмечено в корнях (Luis, Johnson, 2005). Такие отличия в распределении розмариновой кислоты у видов в различные фенофазы до настоящего времени не нашли своего объяснения.

Проанализировав исследования отечественных и зарубежных ученых по черноголовке обыкновенной, можно сделать вывод о том, что в основном изучали качественный состав и количественное содержание группы фенольных соединений, влияние условий на их накопление и фармакологическую активность. Распределение розмариновой кислоты в *P. vulgaris* и *P. grandiflora* до настоящего времени не было исследовано. При этом химический состав и фармакологические свойства *P. grandiflora* остаются малоизученными, а сведения о данном виде встречаются в работах зарубежных авторов и носят фрагментарный характер.

Таким образом, проблема изменчивости содержит все основные направления изучения вида и его внутривидовых таксонов на различных уровнях организации живого организма: генетическом, морфолого-физиологическом, эколого-географическом. Внутривидовая морфологическая и биохимическая изменчивость может быть наследственной и модификационной, качественной и количественной, изучается на всех уровнях, но чаще всего на внутривидовом – межпопуляционном и внутривидовом. Вышеприведенные работы показывают, что исследования по изучению изменчивости подразделяются на

морфо-структурные и биохимические. Обычно они проводятся обособленно и редко носят комплексный характер.

Итак, на основе проведенного анализа литературных данных можно обозначить ряд вопросов, недостаточно изученных или совсем не затронутых предыдущими исследованиями. С уверенностью можно говорить о недостатке сведений или их полном отсутствии:

- 1) о характере популяционной изменчивости *Prunella* на Урале;
- 2) об амплитуде вариабельности морфологических признаков в уральских ценопопуляциях;
- 3) о биохимических внутривидовых вариациях содержания ценных веществ в *P. vulgaris* и *P. grandiflora*;
- 4) о полном отсутствии практических рекомендаций по сбору сырья у *P. vulgaris* и *P. grandiflora*.

ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объект исследования

2.1.1. Ботаническая характеристика

Prunella vulgaris L. и *Prunella grandiflora* L.

Род *Prunella* относится к семейству Lamiaceae и отличается от других родов этого семейства по ряду признаков: чашечка с 10 жилками, верхняя губа чашечки плоская с 3 короткими зубцами, нижняя губа с 2 остистыми зубцами. Трубка венчика при основании внутри с волосистым кольцом, цветки фиолетовые и собраны в густые колосовидные или головчатые соцветия (Маевский, 2006). Описания видов черноголовок доступны из многих литературных источников, однако нельзя не отметить, что сведения очень разрозненны. Мы постарались обобщить изученный материал, подчеркнув ботанические отличия *P. vulgaris* и *P. grandiflora*.

Черноголовка обыкновенная *P. vulgaris* — многолетнее, травянистое, кистекорневое растение, гемикриптофит с ползучим, коротким или длинным, часто косым корневищем (Приложение А. Рисунок А.1). От корневища отходят прямостоячие побеги высотой от 8 до 50 см. Каждая особь образует от 1 до 10 и более ортотропных генеративных побегов (Борисова, 1954; Закамская и др., 2004; Конспект флоры..., 2005). В литературе имеются сведения о полиморфности вида и способности формирования разных жизненных форм. Так, на территории Республики Хакасии *P. vulgaris* образует длиннокорневищную и коротkokорневищную биоморфы (Барсукова, Черемушкина, 2014). В Европе и в Подмосковье данный вид на антропогенных лугах и опушках лесов — это безрозеточное столонообразующее интенсивно-клонировующее поликарпическое растение (Нухимовский, 1997). В Кировской области и Республики Марий Эл *P. vulgaris* образует коротkokорневищную биоморфу (Закамская, Скочилова, 2010).

Стебли растения бурые, четырехгранные, прямостоячие или приподнимающиеся, простые или ветвистые, снизу гладкие, в верхней части по ребрам с редкими и довольно длинными, вверх прилегающими волосками (Крылов, 1937; Абрамова, 1996; Флора Сибири..., 1997).

Листья яйцевидные или продолговатые, тупые или туповатые, цельнокрайние 2-6 см длиной и 1-3 см шириной, гладкие или редко-волосистые. Верхняя пара отличается от стеблевых листьев: почти сидячие и слабо или отдаленно зубчато-городчатые. Нижние листья имеют более длинные черешки в отличие от верхних (Крылов, 1937; Флора Европейской..., 1978; Определитель сосудистых..., 1981; Губанов и др., 2004). Верхняя пара листьев обычно отставлена от соцветия (Маевский, 2006).

Цветки на коротких цветоножках в ложных мутовках, скученных в головчатые и колосовидные, яйцевидные или продолговатые, конечные, иногда и боковые соцветия 1,5-4 см длиной (Сорные растения ..., 1935; Крылов, 1937). Цветки мелкие от красно-фиолетовых, фиолетовых до темно-фиолетовых, очень редко белые (Гейдеман, 1954; Определитель высших..., 1972; Воробьев и др., 1974; Алексеев и др., 1989). Цветки обоеполые, но встречаются с недоразвитыми пыльниками (Абрамова, 1996).

Прицветники нередко темно-пурпурные, красноватые или лиловатые, широко яйцевидные или почти округлые, с сердцевидным основанием, нижние вдруг сильно заостренные, остальные с коротким остроконечием, 0,8-1,2 см длиной, 1-1,5 см шириной, почти перепончато-сетчатые, волосистые с поверхности или чаще почти голые, с ресничками по краю, иногда голые (Борисова, 1954; Определитель высших..., 1962; Алексеев, 1989).

Чашечка сидячая или на короткой ножке, двугубая, жестковолосистая. Верхняя губа чашечки с тремя тупыми зубцами, нижняя губа двураздельная с шиловидными зубцами, покрытыми по краю длинными белыми волосками. Зев чашечки без волосков (Комаров, 1930; Ефимова, 1972; Арктическая флора..., 1980; Горчаковский, 1994).

Данный вид проявляет изменчивость по величине и окраске цветка, по форме и опушению листа, по форме чашечки (Говорухин, 1937).

Венчик двугубый, в полтора-два раза длиннее чашечки размером 8-15 мм с прямой трубкой (Флора Сибири..., 1997). Данный признак является систематическим и применяется для межвидовой дифференциации с близкородственным видом *P. grandiflora*.

Плод состоит из четырех орешкообразных плодиков – эремы (Закамская и др., 2004). Эремы светло-коричневые, реже коричневые, округло-яйцевидные, трехгранные, длиной 1,5-2 мм, гладкие, блестящие, с широкой гранью на спинке, с двумя параллельными валиками, к основанию переходящими в небольшой клиновидный придаток, где располагается плодовой рубчик (Абрамова, 1996; Губанов и др., 2004). Вес эремов орешков не превышает 0,75 г (Абрамова, 1996). Цветет все лето до глубокой осени с июня до октября, плоды созревают, начиная с июля.

Черноголовка крупноцветковая *P. grandiflora* – многолетнее травянистое растение с ползучим корневищем и редким белым, мягким опушением (Киселева и др., 2010). *P. grandiflora* – древнесредиземноморский лесостепной вид (Плаксина, 2001). Побег растения прямостоячий и чаще всего неразветвленный, стебель желобчатый, при основании восходящий 15- 50 см высотой. Вегетативные побеги представляют розетку листьев, генеративные – удлиненные побеги с 2-6 парами листьев (Приложение А. Рисунок А.2).

Листовая пластинка длиной 2,5-8 см и шириной 1-3,5 см, слабо опушенная. По форме листья продолговатые или яйцевидно продолговатые, цельнокрайние или реже, преимущественно у основания, по краю расставлено зубчатые, цельные, иногда перисто-рассеченные. Нижние листья на черешках почти равных пластинке, остальные – на более коротких, самая верхняя пара листьев – сидячая. Верхушечные листья *P. grandiflora* почковидно-сердцевидные, оканчиваются острием, с белой пленкой, бахромчатые (Крылов, 1937; Скворцов, 2004).

Соцветие черноголовки крупноцветковой плотное, цилиндрическое, цветки пятичленные, 20-25 мм длиной, от темно-фиолетового до красно-фиолетового

цвета, редко розовые или белые, собраны обычно по шесть цветков в ложные мутовки, которые объединены в верхушечные головчатые колосья (Киселева и др., 2010).

Чашечка двугубая, трубчато-колокольчатая, зубчики килеватые. Верхняя губа чашечки явно коротко трехзубчатая, зубцы ее широко и коротко треугольные, с остроконечием, боковые зубцы несколько длиннее среднего, коротко-бахромчатые. Нижняя губа чашечки двураздельная до трети всей длины, с продолговато ланцетными зубцами.

Венчик крупный, лилово-темно-синий, 18-25 мм длиной, в 2-3 раза длиннее чашечки. Трубка венчика несколько изогнутая и стянутая в зеве. Верхняя губа прямая, шлемовидная, сверху почти килеватая, а нижняя губа трехлопостная, с округлой зубчатой средней долей и мелкими закругленными боковыми лопастями.

Плоды у черноголовки крупноцветковой удлинённые, около 2 мм длиной и 1,5 мм шириной, тупые на верхушке, у основания с острым сероватым рубчиком, с поверхности голые и слегка бугорчатые, на спинке и по краю с бороздкой, менее выраженной с брюшной стороны (Борисова, 1954). Цветет в июне-августе, плоды созревают, начиная с июля.

Итак, оба изученных вида по морфологическим признакам сходны только на первый взгляд. Исходя из приведенной характеристики, главные отличия видов касаются количественных признаков (габитус растений, параметры вегетативных и генеративных органов). В определителях для различия двух видов используют следующие признаки: размеры венчика, форма зубцов верхней губы чашечки, расстояние первой пары листьев до соцветия (Горчаковский, 1994; Рябинина, Князев, 2009).

2.1.2. Ареал видов рода *Prunella* L.

По разным классификациям род *Prunella* насчитывает от 5 до 15 видов, а также гибриды. Перечислим только основные из них: *Prunella asiatica* Nakai

(Баркалов, 2009), *P. albanica* Penzes, *P. hyssopifolia* L. (*Prunella hyssopifolia* L., 2016), *P. lanciniata* (L.), *P. orientalis* Bornm. (Ahmed. 2008), *P. prunelliformis* (Maxim.) Makino, *P. grandiflora*, *P. vulgaris*. В России произрастает четыре вида – *Prunella asiatica* Nakai, *P. lanciniata*, *P. grandiflora*, *P. vulgaris*. В литературе также отмечают вариации данных видов – *P. vulgaris* var. *Aleutica*, *P. vulgaris* var. *lilacina*, *P. grandiflora* var. *Lagovskyi* (Шамилов и др., 2013). *P. grandiflora* и *P. vulgaris* произрастают в Средней полосе России и имеют общий гибрид *Prunella* × *surrecta* Dumort, место произрастания которого Центральная и Южная Европа. В целом ареал рода *Prunella* довольно широк и охватывает Европу, Северную Африку, Северную Америку и Азию (Флора СССР..., 1955).

Черноголовка обыкновенная – бореальный голарктический вид (Гроссгейм, 1946; Борисова, 1954). Описан из Европы (Флора Сибири., 1997). *P. vulgaris* распространена в Европе и Азии. Также произрастает в Корее, Японии, Западном Тибете, Северной Индии, Северном Иране, Гималаях, Северной Америке, Северной Африке, Австралии (Борисова, 1954). На Кавказе растение распространено до верхнего горного пояса (Гроссгейм, 1946). В Украине и Белоруссии черноголовка обыкновенная растет почти повсеместно.

На территории России *P. vulgaris* распространена практически по всей лесной и лесостепной зоне (Крылов, 1937; Борисова, 1954). В умеренной зоне Северного полушария произрастает от низменностей до горного пояса на лугах, травянистых склонах, в светлых лесах и в канавах, по берегам рек, дорогам и в кустарниковых зарослях (Цвелев, 1981, 2000). На Среднем и Южном Урале представляет собой элемент таежного низкотравья. На территории Среднего и Южного Урала встречается почти повсеместно и образует ценопопуляции, входящие в состав лесных и луговых фитоценозов (Куликов, 2010).

Черноголовка обыкновенная – чаще мезофит (Абрамова, 1996). По факторам влажности почвы и солевому режиму почв *P. vulgaris* является мезовалентным видом, по факторам кислотности почв, богатства почв азотом и освещенности – эвривалентным (Закамская, Скочилова, 2010).

По отношению к свету черноголовка обыкновенная – полусветовое растение. Она часто растет на полном свету, но иногда – при некотором затемнении. Черноголовка обыкновенная чувствительна к недостатку почвенной влаги, в условиях лесостепи ведет себя как полуэфемероид (Абрамова, 1996).

Черноголовка крупноцветковая – юго-западно-азиатский неморально-лесостепной вид (Куликов, 2010). На Среднем Урале проходит северная граница произрастания данного вида в Красноуфимском районе в подзоне северной лесостепи. Данный вид приурочен к светлым широколиственным, березовым, смешанным лесам и луговым сообществам.

Черноголовка крупноцветковая произрастает на Кавказе (Грузия), в Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье, Малой Азии, Иране и в Крыму (Флора Саратовской..., 1988), в Северной Африке (Сорные растения..., 1935).

В России *P. grandiflora* распространена в южной половине европейской части и в Предкавказье. В Средней части России встречается во всех областях чернозёмной полосы и во многих областях нечерноземья, но здесь только на известняках и на песчаных участках (Губанов и др., 2004).

Черноголовка крупноцветковая предпочитает светлые леса, кустарники, луга, каменистые склоны, на Кавказе растет на опушках до среднего горного пояса (Губанов и др., 2004). В связи с воздействием лимитирующих факторов, таких как: усиление антропогенной нагрузки (нарушение местообитаний вида), сбор населением (как декоративное растение), интенсивный выпас, естественные смены растительных сообществ, черноголовка крупноцветковая в России входит во многие Красные книги субъектов Российской Федерации: Белгородской, Волгоградской, Калужской, Курской, Липецкой, Московской, Пензенской, Рязанской, Саратовской и Тульской областей (Киселева и др., 2010).

Кроме того, *P. grandiflora* растёт на нескольких особо охраняемых природных территориях России: в Смоленской, Саратовской, Курской, Липецкой, Рязанской областях, в Государственном природном заповеднике «Приволжская лесостепь» Пензенской области, в Центрально-Черноземном государственном

природном биосферном заповеднике имени профессора В.В. Алехина Курской области и других ООПТ России (*Prunella grandiflora* (L.)..., 2016).

Анализ информации об ареалах обитания черноголовок показал существенные различия изучаемых видов.

2.2 Полевые исследования и камеральная обработка материала

2.2.1. Физико-географическая характеристика района исследования

Исследования проводились на территории Среднего, Южного Урала и затронули местообитания видов рода *Prunella*, занимающие географическое положение между 54 и 57 ° с.ш., 57 и 63° в.д. Было изучено 13 ценопопуляций *P. vulgaris* и 7 ценопопуляций *P. grandiflora* в различных ботанико-географических районах Среднего и Южного Урала. *P. vulgaris* произрастает в зоне Предуралья, Урала и Зауралья. *P. grandiflora* встречается только в Предуралье. Местообитания обоих видов отмечены на Среднем и Южном Урале.

Сбор растений *P. grandiflora* проводился в следующих районах: Западно-Южноуральская область Южного Урала (Илек), Средне-Предуральская область Среднего Урала (Александровские сопки, Мокрая, Свердловское, Кутушево, Илек, Средний Мунчуг, Еныпаево) (названия районов даны по Чикишеву, 1968).

P. grandiflora произрастает в лесостепной зоне Предуралья: Кунгурская островная лесостепь (Еныпаево), Красноуфимская лесостепь (Александровские сопки, Мокрая, Свердловское), Месягутовская островная лесостепь (Кутушево, Илек, Средний Мунчуг) (названия соответствуют делению, предложенному в работах Горчаковского, 1967; Горчаковский и др., 1975; Никоновой и др., 1987) (Рисунок 2).

Сбор растений *P. vulgaris* проводился в следующих районах Предуралья, Урала и Зауралья: Западно-Сибирская равнина – провинция Тавдино-Туринская южнотаежная (Байкалово), Восточно-Среднеуральская область Среднего Урала (Северка, Хрустальная), Средне-Зауральская область Среднего Урала (Биостанция

УрГУ), Южно-Зауральская область Южного Урала (Иткуль), Западно-Южноуральская область Южного Урала (Орловка), Западно-Среднеуральская область Среднего Урала (Усть-Утка), Средне-Предуральская область Среднего Урала (Кургатово, Алтынное, Гусельниково, Киселево, Большие ключи, Нижний Иргинск)(названия районов даны по Чикишеву, 1968) (Рисунок 1).

Уральские горы являются препятствием для передвижения воздушных масс с запада на восток. Это определяет климатические различия, в первую очередь, по количеству осадков и температуре воздуха на территории Предуралья и Зауралья. По степени континентальности климат Предуралья можно охарактеризовать как умеренно континентальный, а климат Зауралья – континентальный. С нарастанием континентальности связана средняя месячная температура, которая наиболее изменчива в Зауралье. Кроме того, продолжительность солнечного сияния и солнечной радиации в Зауралье выше, чем на той же широте в Предуралье. Если рассматривать особенности выпадения осадков и влажности, то здесь наблюдается обратная закономерность: к западу от Уральских гор в течение всего года выпадает больше осадков и выше относительная влажность, чем на тех же широтах к востоку от них. Так, в среднем Предуралье за июль в среднем выпадает 65–80 мм осадков, на возвышенностях Среднего Урала – свыше 100 мм, в среднем Зауралье – 60–75 мм (Кувшинова, 1968).

При сравнении территории Среднего и Южного Урала, нужно отметить, что распределение температур воздуха на Среднем Урале совсем иное, чем на Южном. Небольшая высота Уральских гор на большей части Среднего Урала выравнивает температуры Предуралья и Зауралья, в отличие от Южного Урала. В Предуралье наступление лета на несколько дней раньше по сравнению с Зауральем.

Климат Среднего Урала более умеренный, менее влажный и не столь различный для западного и восточного склонов (Комар, 1959). Зима на Среднем Урале холодная и снежная, высота снежного покрова от 0,8 до 0,5 м, а продолжительность зимнего периода – от 185 до 170 дней. Сумма средних

суточных выше 10° в Зауралье и Предуралье колеблется от 1500 до 1800°, в горных районах равна 1400°. В течение года на юге Зауралья осадков выпадает не более 400 мм, до 700 мм в северной части западного склона и горного Урала. Почвы Среднего Урала горные подзолистые и горно-дерново-подзолистые, на западном склоне – перегнойно-карбонатные (Чижишев, 1966; Сторожева, 1987; Мухин и др., 2003).

Климат Южного Урала по сравнению с соседними территориями более холодный и довольно влажный. Высотная зональность наиболее выражена на территории Южного Урала по сравнению с другими частями Урала. Высота снежного покрова уменьшается к югу от 0,8 до 0,4 м, а продолжительность зимнего периода составляет 170–200 дней. Сумма средних суточных температур выше 10° – от 1600 до 2300°. Годовое количество осадков от 250 до 800 мм в высокогорной части. Почвы Южного Урала в основном светло-серые лесные, на севере сменяются дерново-подзолистыми, на юге – типичными черноземами, среди которых небольшой участок занимают солончаки и солонцы (Чижишев, 1968).

Помимо научных работ о природно-климатических условиях исследованных районов, нами были получены метеорологические данные с метеостанций Свердловской, Челябинской, Пермской областей и Республики Башкортостан за период с 2011 по 2014 гг. по запросу у Департамента Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды по Уральскому федеральному округу «Департамент Росгидромета по УФО». Следует отметить, что для точек, расположенных на небольшом расстоянии друг от друга, метеоданные совпадают (Таблица 1).

Одной из существенных особенностей климата Свердловской области является неодинаковое распределение дождей в течение лета, что особенно характерно для Зауралья.

Таблица 1– Метеорологические условия
в точках сбора видов рода *Prunella* (2011–2014 гг.)

№	Ценопопуляции	Сумма осадков за вегетационный сезон, мм	Сумма эффективных температур, °С эффективного тепла
1	2	3	4
2011 г.			
1	Александровские сопки, Мокрая, Свердловское, Нижний Иргинск, Кургатово	14,95	1500
2012 г.			
2	Александровские сопки, Мокрая, Свердловское, Нижний Иргинск, Кургатово	17,18	1846
3	Илек, Орловка	16,88	1957
4	Сысерть	17,83	1943
5	Средний Мунчуг, Кутушево	18	*
2013 г.			
6	Байкалово (Шаламы)	15,95	1539
7	Большие Ключи, Гусельниково, Киселево	15,68	1618
8	Алтынное, Еныпаево	15,99	1544
2014 г.			
9	Хрустальная, Северка	15,65	1451
10	Усть-Утка (Река Чусовая)	13,475	1137
11	Иткуль	14,475	*

Примечание: *Данные недоступны

Наиболее теплым является июль: от 16,2 до 16,5° в горных районах, до 18–18,4°С на юго-западе и юго-востоке области (Степанов, 1958).

Средняя температура июля на большей части Челябинской области составляет 17–18°, максимум осадков приходится на июль (Кирин, 1964).

Климат на территории Башкирии континентальный, самый теплый месяц в году – июль. Июльские изотермы (18, 19°) имеют почти меридиональное направление. Температуры на севере сравнимы с более южными районами (Агроклиматические ресурсы..., 1976).

В Пермском крае июльские температуры воздуха меняются от 14,8° до 18,7°. На юге максимум осадков приходится на июль, на севере – на август. (ООПТ природные..., 2002).

По показателям метеостанций (Свердловской, Челябинской, Пермской областей и Республики Башкортостан) исследованные местообитания ценопопуляций *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в незначительной степени отличаются по сумме эффективных температур и сумме осадков за вегетационный сезон (Таблица 1). Описанные в главе природно-климатические особенности нашли отражение при анализе полученных биохимических данных.

2.2.2. Характеристика местообитаний ценопопуляций

***Prunella vulgaris* L. и *Prunella grandiflora* L.**

Анализ гербарных коллекций Института экологий растений и животных (ИЭРИЖ) УрО РАН (г. Екатеринбург), Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург), собственных сборов и литературных данных (Куликов, 2005) позволил установить распространение видов *P. vulgaris*, *P. grandiflora* на территории Среднего и Южного Урала (Рисунок 1, 2).

Можно отметить, что *P. vulgaris* распространена повсеместно на Среднем и Южном Урале, в отличие от *P. grandiflora*. Некоторые исследователи отмечают, что на исследованной территории *P. vulgaris* встречается во всех поясах растительности – лесном, лесостепном, степном и высокогорном (Горчаковский, 1994; Куликов 2010).

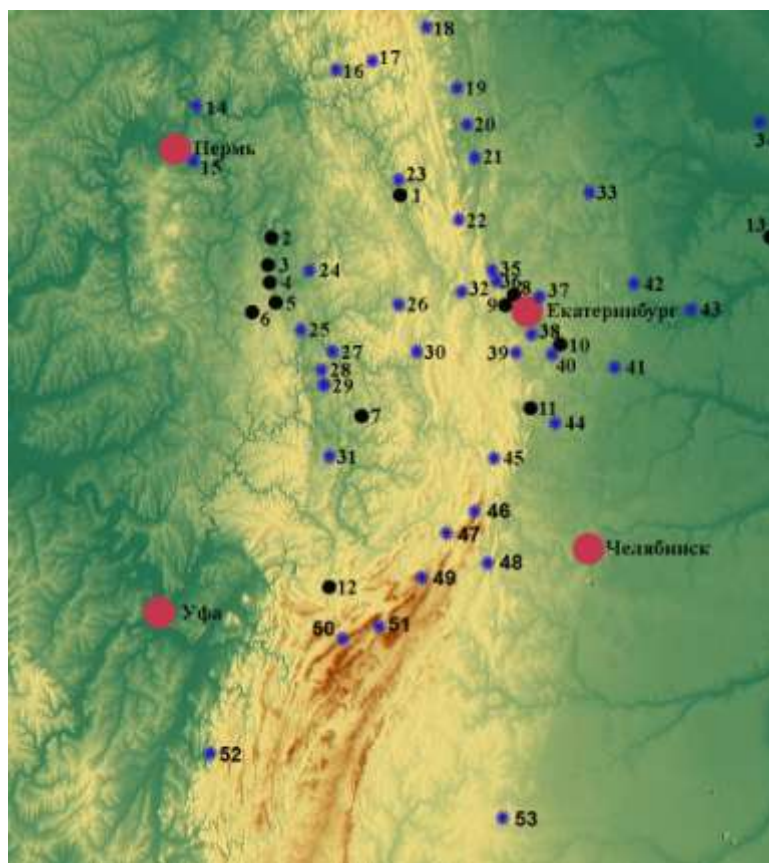


Рисунок 1 – Карта распространения *P. vulgaris* на территории Среднего и Южного Урала (масштаб 1 : 3 500 000)

- ★ местонахождение особей *P. vulgaris* по литературным данным и данным гербариев;
- местонахождение особей *P. vulgaris* по собственным данным.

Примечание – **1** – д. Усть-Утка, **2** – д. Гусельниково, **3** – д. Киселево, **4** – д. Большие Ключи, **5** – с. Нижний Иргинск, **6** – окр. с. Алтынное, **7** – д. Кургатово, **8** – окр. с. Северка, **9** – окр. с. Хрустальная, **10** – окр. г. Сысерти, **11** – окр. оз. Иткуль, **12** – окр. с. Орловка, **13** – окр. с. Байкалово, **14** – с. Красн. Слудка, **15** – окр. г. Пермь, **16** – с. Пашия, **17** – с. Вижай, **18** – окр. г. Качканар, **19** – окр. г. Верхняя Тура, **20** – ст. Лая, **21** – окр. г. Нижний Тагил, **22** – с. Карпушиха, **23** – д. Висимо-Уткинск, **24** – д. Березовка, **25** – д. Подгорная, **26** – с. Бисерть, **27** – д. Бишково, **28** – с. Черлак, **29** – с. Средний Бугалыш, **30** – ст. Бажуково, **31** – с. Лемазы, **32** – с. Билимбай, **33** – с. Леневское, **34** – окр. г. Туринск, **35** – окр. оз. Таватуй, **36** – с. Сагра, **37** – окр. г. Екатеринбурга (Каменные палатки), **38** – д. Бол. Сидельниково, **39** – с. Мраморское, **40** – д. Кашино, **41** – с. Щербаково, **42** – г. Сухой лог, **43** – окр. с. Обуховское, **44** – окр. с. Тюбук, **45** – окр. с. Кизил, **46** – хр. Таганай, **47** – между г. Сатка и г. Златоуст, **48** – окр. г. Миасс, **49** – оз. Зюраткуль, **50** – ст. Двойниши, **51** – с. Тюлюк, **52** – Макаровский лесхоз, **53** – ст. Анненское.

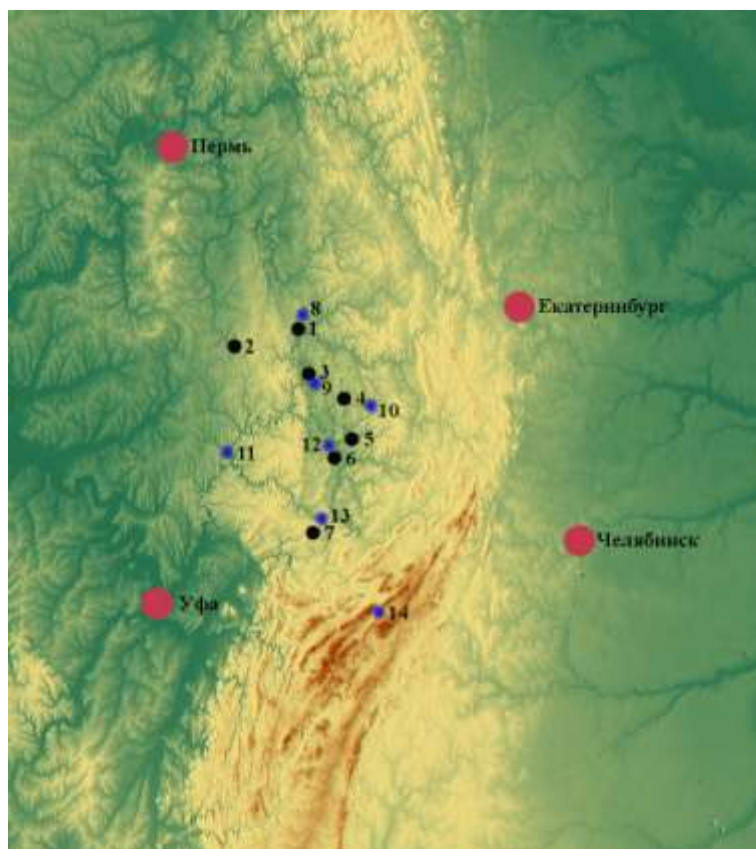


Рисунок 2 – Карта распространения *P. grandiflora* на территории Среднего и Южного Урала (масштаб 1 : 3 500 000)

- ✱ местонахождение особей *P. grandiflora* по литературным данным и данным гербариев;
- местонахождение особей *P. grandiflora* по собственным данным.

Примечание – **1, 8** – окр. д. Александровская (Александровские сопки), **2** – окр. с. Еныпаево, **3** – окр. с. Мокрое, **4** – окр. с. Свердловское, **5** – г. Средний Мунчуг, **6** – д. Кутушево, **7** – с. Илек, **9** – с. Усть-Бугалыш, **10** – с. Кургатово, **11** – с. Караидель, **12** – д. Лемез-Тамак, **13** – окр. г. Янгантау, **14** – с. Тюлюк.

Большинство местонахождений *P. vulgaris* приурочены к лесному и лесостепному поясу. В степных сообществах *P. vulgaris* встречается изредка (Куликов, 2010).

P. grandiflora приурочена к лесостепному поясу, все местонахождения вида на территории Среднего и Южного Урала отмечены в Красноуфимской, Месягутовской и Кунгурской лесостепи. Красноуфимская лесостепь располагается на западных предгорьях Среднего Урала в пределах бореально-лесной зоны. В Европейской части России – это самый северный остров лесостепной растительности. Красноуфимская лесостепь представляет собой

равнинную территорию, на которой встречаются горы и сопки до 450 м над ур. м., сложенные карбонатными горными породами. Значительная часть данной территории представлена остепнёнными лугами, зарослями степных кустарников, менее 5 % занимают степные участки (Куликов, 2010).

Участок Месягутовской лесостепи расположен в западной части Челябинской области, на границе с Республикой Башкортостан, по долинам рр. Ай и Юрюзань, на севере граничит с Красноуфимской лесостепью. В отношении рельефа район представляет собой всхолмленную равнину со средними высотами 300-400 м над ур. м. с отдельными поднятиями до 500 м. Растительный покров составляют березовые, осиновые, сосново-березовые и дубово-березовые леса. На северных склонах, в логах и понижениях описаны злаково-разнотравные луговые степи (с малым обилием *Stipa pennata* и нередким преобладанием *Filipendula vulgaris*) и остепнённые луга на оподзоленных черноземах и серых лесных почвах в долинах рек. На каменистых склонах южных экспозиций распространены кустарниковые (со *Spirea crenata*, *Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*) и петрофитные овсецово - полынные степи (*Helictotrichon desertorum*, *Stipa capillata*, *Melica transsilvanica*, *Centaurea sibirica* и др.) (Куликов, 2010). Кунгурская островная лесостепь расположена в междуречье Ирени и Сылвы, северный предел распространения участков ковыльных и каменистых степей. В отношении рельефа всхолмленная равнина с высотами 200-250 м над ур. м. Островки лесов образуют березовые и осиновые с примесью липы, сосновые с примесью ивы леса (Крашенинников, 1949). Нахождение *P. grandiflora* в поселках Тюлюк, Кургатово, указанных в материалах гербариев, нами не подтвердились.

В ходе экспедиционных исследований в период с 2011 по 2014 гг. на территории Среднего и Южного Урала в различных частях ареала было изучено 20 ценопопуляций рода *Prunella*. Для исследования отбирали нормально развитые растения, без видимых признаков поражения насекомыми или грибковыми заболеваниями. Характеристики мест сбора исследуемых образцов приведены ниже.

1. *P. grandiflora*

ЦП 1 – Александровские сопки, Свердловская область, Красноуфимский район, южный склон сопки. Координаты: h - 334 м над ур. моря; N 56°43'14.8"; E 057°47'08.5"

ЦП 2 – Мокрая, Свердловская область, Красноуфимский район, к северу от д. Марийский – Усть-Маш, центральная часть юго-восточного склона горы Мокрая. Координаты: h - 325 м над ур. моря; N 56°19'51"; E 057°53'56.6"

ЦП 3 – Еныпаево, Пермская область, близ реки Ирень и д. Еныпаево, юго-восточный склон горы. Координаты: h - 205 м над ур. моря; N 56°34'36.5"; E 057°55'18.5"

ЦП 4 – Свердловское, Свердловская область, юго-восток Красноуфимского района, берёзовый лес на юго-западном склоне горы, северо-восточнее посёлка Свердловское. Координаты: h - 318 м над ур. моря; N 56°11'47.8"; E 058°22'50.2"

ЦП 5 – Средний Мунчуг, Республика Башкортостан, Мечетлинский район, у села Большеустыркинское, берёзовый лес на юго-западном склоне горы Средний Мунчуг. Координаты: h - 374 м над ур. моря; N 55°54'38.3"; E 058°26'26.5"

ЦП 6 – Илек, Челябинская область, Ашинский район, берёзовый лес вблизи села Илек. Координаты: h - 469 м над ур. моря; N 55°13'44"; E 58°0'5"

ЦП 7 – Кутушево, Республика Башкортостан, Мечетлинский район, юго-восточный склон горы близ села Кутушево, опушка берёзового леса. Координаты: h - 327 м над ур. моря; N 55°20'56.7"; E 058°29'11.1"

2. *P. vulgaris*

ЦП 1 – Кургатово, Республика Башкортостан, Мечетлинский район, к западу от с. Кургатово, правый берег реки Ока. Координаты: h - 261 м над ур. моря; N 56°11'39.8"; E 058°22'20.2"

ЦП 2 – Большие Ключи, Пермская область, северный склон, близ д. Большие Ключи. Координаты: h - 240 м над ур. моря; N 57°01'05.7"; E 057°025'40.1"

ЦП 3 – Усть-Утка (Река Чусовая), Свердловская область, природный парк «Река Чусовая», д. Усть-Утка. Координаты: h - 278 м над ур. моря; N 57°37'51.1"; E 059°03'05.5"

ЦП 4 – Нижний Иргинск, Свердловская область, северо-западная часть Красноуфимского района, около д. Нижний Иргинск. Координаты: h - 345 м над ур. моря; N 56°52'33.1"; E 057°27'00.5"

ЦП 5 – Хрустальная, Свердловская область, Первоуральский район, сосновый лес близ станции Хрустальная. Координаты: h - 241 м над ур. моря; N 56°50'58.6"; E 060°10'13.8"

ЦП 6 – Сысерть (Биостанция УрФУ), Свердловская область, Сысертский район, сосновый лес близ биостанции УрГУ. Координаты: h - 250 м над ур. моря; N 56°36'4" E 61°3'25"

ЦП 7 – Орловка, Челябинская область, Усть-Катавский округ, сосновый лес у поселка Орловка, берег реки Катав. Координаты: h - 394 м над ур. моря; N 54°52'17"; E 58°5'22"

ЦП 8 – Киселево, Пермская область, луг близ д. Киселево. Координаты: h - 233 м над ур. моря; N 57°07'02.6"; E 057°20'28.0"

ЦП 9 – Байкалово (Шаламы), Свердловская область, Байкаловский район, березовый лес близ д. Шаламы. Координаты: h - 197 м над ур. моря; N 57°20'50.2"; E 063°39'45.6"

ЦП 10 – Гусельниково, Пермская область, луг в окрестностях д. Гусельниково. Координаты: h - 234 м над ур. моря; N 57°19'39.71"; E 57°24'3.65"

ЦП 11 – Северка, Свердловская область, березовый лес у с. Северка. Координаты: h - 292 м над ур. моря; N 56°52'36.5"; E 060°18'41.8"

ЦП 12 – Иткуль, Челябинская область, березовый лес у оз. Иткуль. Координаты: h - 276 м над ур. моря; N 56°9'24.59"; E 060°34'11.32"

ЦП 13 – Алтынное, Пермская область, елово-лиственничная посадка близ с. Алтынного. Координаты: h - 324 м над ур. моря; N 56°48'25.5"; E 057°09'02.5"

2.3. Эколого-ценотический анализ

В каждом из местообитаний согласно общепринятой методике сбора и гербаризации материала производили отбор растений (Вакар, 1964). Описание растительности проводилось в исследуемых районах на площадках размером 10x10 м (Корчагин, 1964; Миркин, Розенберг, 1978). Обилие видов в фитоценозах указывали в процентах. Все выполненные описания сводились в общую таблицу для сортировки по типам сообществ (Приложение В). В результате выполнения иерархического агломеративного кластерного анализа по методу связывания Уорда (Ward, 1963) на основе рассчитанных вторичных матриц была построена дендрограмма с использованием коэффициента Сокала/Снита No 4 (Sokal, Sneath, 1963).

Виды растений использованы нами в качестве индикаторов условий местообитаний, что позволяет отказаться от прямых измерений и имеет ряд преимуществ: экономит временные и денежные затраты; отражает среднесуточные экологические показатели местообитаний (усредняются суточные, сезонные и многолетние флуктуации); позволяет оценить абиотические и антропогенные изменения среды как комплекс факторов. Следует также отметить, что из всех компонентов экосистемы растительный покров является наиболее чутко реагирующим на изменения внешней среды (Работнов, 1979). При фитоиндикации по растительным сообществам для получения количественной характеристики среды в последние десятилетия используют экологические шкалы (Ценофонд лесов..., 2015).

Научная литература содержит немало работ, посвященных верификации экологических шкал и их применению при анализе экологических условий различных сообществ (Дмитриев, Савченко, 1981; Заугольнова и др., 1987; Заугольнова и др., 1998; Широких, 2009; Зубкова, 2011). На сегодняшний день известно более 25 опубликованных экологических шкал, которые содержат балловые оценки экологических свойств видов по различным факторам среды. В

практике отечественной геоботаники наиболее востребованы шкалы Л.Г. Раменского, Д.Н. Цыганова, И.А. Цаценкина, Э. Ландольта, Г. Элленберга и т.д.

П.С. Широких и В.Б. Мартыненко (Широких, 2009) провели верификацию шкал Э. Ландольта, Г. Элленберга и Д.Н. Цыганова на территории Южно-Уральского региона косвенным методом. Сравнительный анализ балловых оценок экологических факторов, полученных по данным шкалам, показал, что все три шкалы пригодны для фитоиндикации. Тем не менее, шкалы Д.Н. Цыганова имеют самую высокую репрезентативность по количеству видов.

В связи с вышеизложенным, в нашей работе использованы шкалы Д.Н. Цыганова (1983), разработанные для Европейской части России и Урала, включая Северный Урал, для смешанных и хвойно-широколиственных лесов. В местообитаниях *P. vulgaris*, *P. grandiflora* оценивали следующие экологические факторы: влажность почвы (Hd), трофность почвы (Tr), содержание в почве доступного азота (Nt), кислотность почвы (Rc) и затененность местообитания (Lc).

Оценка экологического фактора (B) в баллах вычислялась по общепринятой методике (Зубкова и др., 2008; Широких, 2009)

$$B = \frac{\sum_{i=1}^N x_i y_i}{\sum_{i=1}^N x_i} ,$$

где x_i – обилие i -го вида в описании;

y_i – средний балл фактора i -го вида по экологической шкале;

N – число видов, включенных в геоботаническое описание.

2.4. Морфологический анализ видов

Для морфологического анализа в каждой точке сбора проводили отбор растений *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в фенофазе цветения. Собранные растения из вышеуказанных ценопопуляций гербаризировали. При описании морфологических параметров использовали общепринятую терминологию

(Биологический энциклопедический..., 1995; Энциклопедический словарь..., 1999; Жмылев и др., 2005).

Всего было исследовано 685 растений *P. vulgaris* и 317 растений *P. grandiflora*, на которых изучали признаки вегетативной и генеративной сферы. С каждого растения измерялось 2 листа, расположенные супротивно в средней части стебля. Таким образом, было измерено 2000 листьев: 1370 листьев *P. vulgaris* и 634 листа *P. grandiflora*. Количество проанализированных растений для каждой ценопопуляции приведено в приложении С, D.

Измерения метрических показателей проводили на гербарных образцах данных видов, которые хранятся в гербарии Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук. На каждом побеге измеряли его общую высоту (см), диаметр стебля (см), общее число узлов, общее число листьев на побеге, а также параметры соцветия – длину (см) и ширину (см). Для характеристики формы соцветия использовали отношение длины к ширине.

Листья *P. vulgaris* и *P. grandiflora* сканировали, после чего изображения импортировали в программу Simagis (Siams MesoPlant), с помощью которой измеряли следующие параметры: общую площадь листа (кв. см), периметр листа (см), длину и наибольшую ширину листа (см), фактор формы, среднюю высоту зубчиков (см), среднюю ширину основания зубчиков (см), суммарную длину жилок (см), общую длину жилок в расчете на 1 кв. см. Измерения параметров ширины черешка (мм) и ширины основной жилки (мм) проводили в программе Corel Draw X3. Вычисляли отношение длины листа к ширине листа, а также отношение ширины листа к ширине черешка, умноженное на десять для удобства визуализации данных.

Для оценки изменчивости морфологических признаков был использован коэффициент вариации, предложенный С.А. Мамаевым (1985). Уровень изменчивости считается очень низким при $CV \leq 7\%$, низким — при $CV = 8-12\%$, средним — при $CV = 13-20\%$, высоким — при $CV = 21-40\%$ и очень высоким — при $CV > 40\%$.

2.5. Определение состава фенольных соединений

Подготовка образцов растений на анализ

Качественный состав фенолкарбоновых кислот *P. vulgaris* и *P. grandiflora* определяли в листьях из разных эколого - ценологических условий, собранных во время массового цветения в 2011 г. Сравнительный анализ содержания суммы фенольных соединений и розмариновой кислоты в *P. vulgaris* и *P. grandiflora* проводили в листьях, собранных в природе и в условиях интродукции в фазу цветения в 2011 г. Изучение динамики накопления розмариновой кислоты в подземных и надземных органах *P. vulgaris* и *P. grandiflora* проводили в естественных условиях произрастания в различные фенофазы в 2012 г. Содержание розмариновой кислоты в листьях, собранных во всех исследуемых ценопопуляциях *P. vulgaris* и *P. grandiflora*, определяли в период с 2011 по 2014 года. Листья собирали со среднего яруса растений. Анализировали среднюю пробу из каждой ценопопуляции, состоящую из 30-40 растений в естественных условиях произрастания, 15-20 – в условиях интродукции. Образцы в условиях интродукции собирали на второй год жизни.

Сушку растений осуществляли в хорошо проветриваемых помещениях. Высушенное сырье измельчали до размера частиц, проходящих сквозь сито с отверстиями 1 мм. Анализ проб проводили в трех биологических повторностях. Навеску 0,1 г экстрагировали 10 мл 96 % метанола в круглодонной колбе при нагревании с обратным холодильником на водяной бане в течение 1 часа. После охлаждения экстракт фильтровали.

Методика количественного определения суммы фенольных соединений в листьях *P. vulgaris* и *P. grandiflora* спектрофотометрическим методом

Содержание фенольных соединений в экстрактах растений определяли с помощью реактива Фолина-Чокальтеу (Tsao et al., 2005). Оптическую плотность всех образцов измеряли при 765 нм на фотоэлектрическом фотометре КФК-3.

Результаты выражали как эквивалент галловой кислоты в г на 100 грамм сухого веса.

Определение фенолкарбоновых кислот в листьях *P. vulgaris* и *P. grandiflora* методом высокоэффективной жидкостной хроматографией (ВЭЖХ)

При определении фенолкарбоновых кислот использовали хроматографическую систему производства «Кнауер» (Германия): насос Smartline 1000, детектор UV-VIS Smartline 2500, инжектор 20 мкл, колонка MicrosorbTM – 100 А C18, 7 мкм (250×4 мм) (Varian, США).

Использовали растворители марки «чда» производства ОАО «Реактив», Россия. Для ВЭЖХ применяли стандарты кофейной, сиреневой, *n* – кумаровой, феруловой и розмариновой кислот «Sigma-Aldrich» (Германия).

Условия разделения фенолкарбоновых кислот: элюент состоял из воды дистиллированной – ацетонитрила – фосфорной кислоты (85:15:0,05), скорость элюирования 0,7 мл/мин. Детектировали при 256 нм.

Определение фенольных соединений и фенолкарбоновых кислот проведено совместно с сотрудниками лаборатории биохимии и биотехнологии растений Института биологии Коми (г. Сыктывкар) к.х.н. Алексеевой Л.И. и к.б.н. Володиной С.О.

2.6. Методы статистического анализа

По факторам трофности и увлажненности рассчитаны доверительные интервалы для исследуемых ценопопуляций *P. vulgaris* и *P. grandiflora*. Для описания морфологических признаков растений рассчитывали: среднее арифметическое и его ошибку, минимальное и максимальное значение признаков, коэффициент вариации. При сравнении и анализе выборок использовали непараметрический критерий с достоверностью $p < 0,05$ (U - критерий Манна - Уитни). Для оценки взаимосвязи морфологических признаков с экологическими

факторами использовали метод главных компонент и регрессионный анализ данных (Лоули, Максвелл, 1967; Зайцев, 1984; Шмидт, 1984). Чтобы оценить достоверность различий по совокупности морфологических признаков *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в различных типах сообществ был применен дискриминантный анализ (Халафян, 2008). Статистические характеристики получали с помощью стандартных программ «EXCEL», «STATISTICA 6.0».

**ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО–ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ ВИДОВ
PRUNELLA VULGARIS L. И *PRUNELLA GRANDIFLORA* L.**

На основе 20 описаний (7 из которых с *P. grandiflora*, 13 с *P. vulgaris*) было построено 2 дендрограммы сходства рассматриваемых сообществ по каждому из исследованных видов (Приложение В).

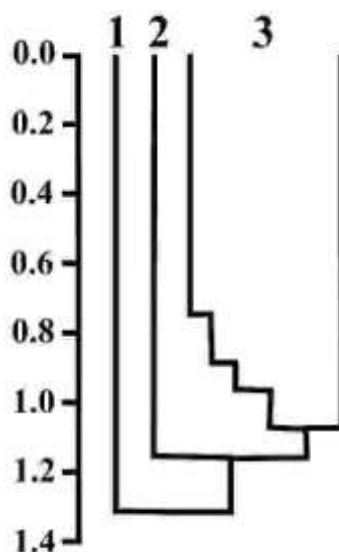


Рисунок 3 – Дендрограмма сходства типов сообществ с участием *P. grandiflora* 1-3 – номера кластеров (типов сообществ), которые обсуждаются в тексте. Метод связывания Уорда (Ward, 1963), коэффициент Сокала/Снита No 4 (Sokal, Sneath, 1963).

Дендрограмма (Рисунок 3) типов сообществ с участием *P. grandiflora* разделяется на две ветви на уровне связывания 1,3. 1-й кластер представлен одним описанием, выполненном в Красноуфимском районе Свердловской области, гора Мокрая. Сообщество представлено лесным лугом с единичными деревьями *Betula pendula*. На площади 100 м² насчитывается 54 вида. В травостое доминируют: *Prunella grandiflora* (со средним проективным покрытием 15 %), *Trifolium medium* (10 %), *Inula hirta* (8 %) и *Gentiana cruciata* (8 %). Содоминантами выступают *Fragaria vesca* (4 %), *Origanum vulgare* (3 %), *Galium boreale* (3 %), *Fragaria viridis* (3 %), *Centaurea scabiosa* (3 %), *Knautia arvensis* (3 %), *Amoria montana* (3 %) и *Galium mollugo* (3 %).

На уровне связывания 1,2 от второй ветви отделилось одно описание (2-й кластер), представленное сомкнутым березовым лесом. Сообщество описано в 2 км северо-восточнее поселка Свердловское Красноуфимского района Свердловской области, на юго-западном склоне сопки (крутизна склона 30°). Древесный ярус образован *Betula pendula* (проективное покрытие 45 %) с незначительной примесью *Populus tremula*. Травостой хорошо развит (проективное покрытие 90 %), высотой 60–70 см, насчитывает 44 вида на 100 м². В травостое доминирует *Rubus saxatilis* (10 %), *Festuca pratensis* (8 %), *Calamagrostis epigeios* (7 %), *Brachypodium pinnatum* (7 %). Проективное покрытие *P. grandiflora* составляет 3 %. Вид в данной точке находится на границе своего ареала и образует локальную сокращающуюся популяцию.

3-й кластер объединяет разреженные березовые леса (*Betula pendula*), граничащие с луговыми опушечными сообществами. Проективное покрытие древостоя составляет до 30 %. Высота основного полога – 12-14 м при диаметре стволов 25-30 см с незначительной примесью осины (*Populus tremula*). Ценозы насчитывают от 44 до 80 видов на 100 м². Травостой хорошо развит (проективное покрытие 80-95 %), высотой 60-70 см. В сложении травостоя преобладают: *Achillea millefolium* (со средним покрытием 3 %), *Calamagrostis epigeios* (2 %), *Cerasus fruticosa* (2 %), *Galium verum* (3 %), *G. boreale* (3 %), *Filipendula vulgaris* (5 %), *Inula hirta* (2 %), *Origanum vulgare* (3 %), *Prunella grandiflora* (9 %), *Rubus saxatilis* (2 %), *Sanguisorba officinalis* (2 %), *Seseli libanotis* (4 %), *Stachys officinalis* (2 %), *Polygonatum odoratum* (2 %), *Vicia cracca* (2 %). Проективное покрытие *P. grandiflora* варьирует от 4 до 12 %. Обилие *P. grandiflora* в данных местообитаниях нельзя отметить как максимально высокое, но места произрастания для данного вида являются наиболее характерными.

Экологическая амплитуда *P. grandiflora* приведена разными авторами. В работе Д.Н. Цыганова (1983) *P. grandiflora* на территории европейской части России и Урала произрастает на почвах с увлажнением от сухостепного до влажно-лесолугового (ступени 5-13 из 23), с богатством-засолением – от небогатых до довольно богатых (ступени 1-7 из 11), от слабокислых до

слабощелочных (ступени 7-11 из 13), в безазотных до достаточно обеспеченных азотом почвах (ступени 1-7 из 11). По фактору затененности предпочитает местообитания от открытых пространств до тенистых лесов (ступени 1-6 из 9). Для *P. grandiflora* показано, что вид выживает в диапазоне от умеренных зим (субкриотермная 1-я) до очень теплых зим (субтермофильная 2-я), от морских до континентальных условий, по аридности-гумидности – от мезоаридных до гумидных условий (Цыганов, 1983). Согласно шкалам Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) *P. grandiflora* может встречаться на почвах с увлажнением от сухостепного до влажнолугового (35-67, 40-63, 52-60 ступени (из 120) шкалы увлажнения), на территориях как с очень слабым выпасом, так и с полусбоем растительного покрова.

P. grandiflora на территории Центральной Европы произрастает на сухих (ступень 2 из 5), щелочных (ступень 4 из 5) и бедных азотом (ступень 2 из 5) почвах, со средним содержанием гумуса и довольно хорошей аэрацией (Landolt, 1977). По отношению к свету растение полусветовое, часто произрастающее на полном свету, иногда в некотором затенении (Ellenberg, 1974).

По шкале Д.Н. Цыганова (1983) нами были оценены следующие экологические факторы: трофность почвы, влажность почвы, содержание в почве доступного азота, кислотность почвы и затененность местообитания.

В исследованных районах *P. grandiflora* приурочена к местам полуоткрытых пространств и светлых лесов (от 2,9 до 3,6 баллов) с увлажнением от влажно-степного до сухолесолугового (от 9,0 до 10,8 баллов), произрастает на почвах очень бедных и бедных азотом (от 3,7 до 4,5 баллов), небогатых (от 5,4 до 6,3 баллов), имеющих кислую и слабокислую среду (баллы от 6,0 до 6,7) (Таблица 2).

Дендрограмма типов сообществ с участием *P. vulgaris* (Рисунок 4) на уровне связывания 1,7 разделилась на две ветви. Первая ветвь объединила березовые леса и луговые сообщества близ березовых лесов; вторая – сосновые, елово-сосновые леса и елово-лиственничную лесопосадку. Каждая из двух ветвей разделилась на 2 кластера (типа сообществ).

Таблица 2 – Сравнительная экологическая характеристика местообитаний

P. grandiflora

Местообитание	Влажность почвы, балл	Содержание почвы доступного азота, балл	Кислотность почвы (величина pH), балл	Затененность местообитания, балл	Трофность почвы, балл
Мокрая	9,0	3,7	6,7	3,1	6,3
Свердловское	10,8	4,5	6,0	3,6	5,5
Средний Мунчуг	9,2	3,8	6,4	2,9	5,5
Кутушево	10,0	4,2	6,2	3,4	5,9
Еныпаево	9,2	3,9	6,3	3,0	5,6
Илек	9,7	4,0	6,3	3,1	5,4
Александровские сопки	9,1	3,9	6,5	3,0	5,7

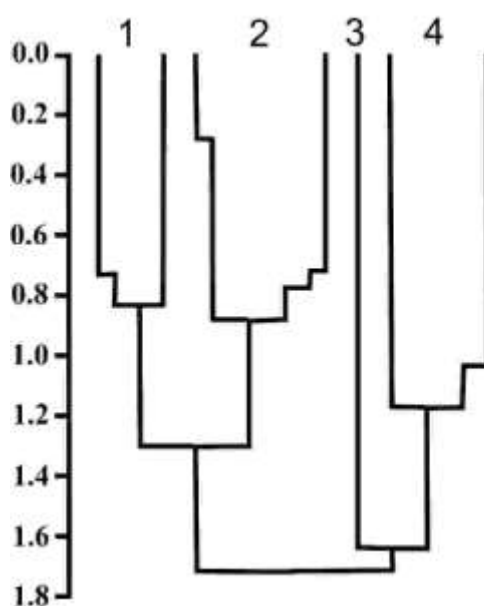


Рисунок 4 – Дендрограмма сходства типов сообществ с участием *P. vulgaris* 1–4 – номера кластеров (типов сообществ), которые обсуждаются в тексте. Метод связывания Уорда (Ward, 1963), коэффициент Сокала/Снита No 4 (Sokal, Sneath, 1963)

1-й кластер объединяет сообщества березовых лесов. Древесный ярус представлен *Betula pubescens* с незначительной примесью *Populus tremula* и

Sorbus aucuparia. Проективное покрытие древостоя от 30 до 40 %, высотой 10-12 м с диаметром стволов 15-25 см. Кустарниковый ярус развит слабо и образован *Salix caprea*. Травостой густой (80-85 %). Доминантом выступает *Prunella vulgaris* (7-8 %), содоминируют: *Deschampsia cespitosa* (3 %), *Festuca pratensis* (3 %), *Fragaria viridis* (3 %), *Origanum vulgare* (3 %), *Phleum pratense* (5 %), *Pimpinella saxifraga* (3 %), *Stachys officinalis* (2 %), *Trifolium medium* (4 %), *Vaccinium myrtillus* (2 %). Рельеф исследуемого района полого-увалистый со средними высотами 400-500 м над ур. м.

2-й кластер представлен луговыми сообществами на опушках березовых лесов. Характеризуются включением единичных деревьев *Betula pendula*, *Betula pubescens*, *Sorbus aucuparia* и *Populus tremula*. Ценозы насчитывают от 45 до 53 видов на 100 м². Сообщества с проективным покрытием до 85 % травяного яруса. Доминируют *Prunella vulgaris* (7-8 %), содоминируют: *Bromopsis inermis* (3 %), *Dactylis glomerata* (4 %), *Festuca pratensis* (2 %), *Filipendula vulgaris* (2 %), *Fragaria viridis* (3 %), *Leucanthemum vulgare* (3 %), *Phleum pratense* (5 %), *Trifolium medium* (3 %).

3-й кластер представлен одним описанием из Пермской области, близ села Алтынного – елово-лиственничной лесопосадкой с примесью *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. Сомкнутость древостоя составляет 50 %. Проективное покрытие травянистого яруса – 60 %. На площадке в 100 м² отмечен 41 вид. В травостое преобладают: *Artemisia vulgaris* (5 %), *Chamaenerion angustifolium* (7 %), *Dryopteris carthusiana* (5 %), *Dryopteris filix-mas* (5 %), *Fragaria viridis* (5 %). Проективное покрытие *Prunella vulgaris* составляет 5 %.

4-й кластер объединяет сосновые и елово-сосновые леса. Ценозы насчитывают от 64 до 77 видов на 100 м². Сомкнутость древесного яруса составляет от 45 до 50 %, проективное покрытие травостоя – от 75 до 90 %. В древесном ярусе преобладает *Pinus sylvestris* (30–50 %) высотой 12-14 м с диаметром стволов 15-25 см. Сodomинируют *Picea abies* (3-20 %), *Betula pendula* (1-5 %), единично отмечаются *Padus avium* и *Sorbus aucuparia*. В травостое доминантом выступает *Prunella vulgaris* (7-12 %), содоминируют: *Agrostis tenuis*

(3 %), *Calamagrostis arundinacea* (5 %), *C. epigeios* (2 %), *Galium boreale* (4 %), *Geranium sylvaticum* (2 %), *Rubus saxatilis* (4 %), *Vaccinium myrtillus* (4 %).

По литературным данным, *P. vulgaris* по отношению к условиям увлажнения может выступать в роли мезофита (Рысина, 1973), гигрофита (Рычин, 1948), гигромезофита и ксеромезофита (Селедец, 2011). Е.С. Закамской и Е.А. Скачиловой (2010) проведено изучение экологических характеристик местообитаний *P. vulgaris* в 10 ценопопуляциях на территории Кировской области и Марий Эл. Авторами установлено, что *P. vulgaris* произрастает в местообитаниях от сухолесолуговых до влажнолесолуговых, по кислотности – от кислых до нейтральных, по трофности почв – от небогатых до довольно богатых, по богатству азота в почвах – от бедных до достаточно обеспеченных азотом почв, по освещенности – от открытых пространств до светлых лесов. Авторами отмечено, что *P. vulgaris* является мезовалентным видом по фактору влажности и солевому режиму почв, по факторам кислотности почв, обеспеченности азотом и освещенности – эвривалентным.

На территории Центральной Европы (Германия) *P. vulgaris* произрастает в средне-влажных местообитаниях (ступень 5 из 12), с почвами – от слабокислых до слабощелочных (ступень 7 из 9) (Ellenberg, 1974), по доступности азота – от среднебедных до среднебогатых, с достаточным содержанием гумуса и аэрацией (Landolt, 1977). По отношению к свету, растение светлюбивое, часто произрастающее на свету, но иногда и при затенении (ступень 4 из 5) по шкалам Э. Ландольта и 7 (из 9) – Г. Элленберга).

На территории Европейской части России по данным Л.Г. Раменского с соавторами (1956) *P. vulgaris* произрастает на почвах с увлажнением от лугово-степного до болотно-лугового. Черноголовка обыкновенная предпочитает влажные луга (ступени 77-88 из 120) и довольно богатые почвы (ступени 7-13 из 30), в меньшем обилии вид встречается на сухих лугах (ступени 53-63 из 120) и бедных почвах (ступени 4-6 из 30). По фактору пастбищной дигрессии (ПД) может произрастать в условиях как с очень слабым выпасом, так и со сбоем.

Согласно экологическим шкалам И.А. Цаценкина (1967), *P. vulgaris* в Средней Азии, на Алтае и Урале произрастает на почвах с увлажнением от сухолуговых до сырлуговых, но чаще от свежелуговых до сырлуговых, с трофностью почвы от небогатых (мезотрофных) до довольно богатых почв. Автором были внесены некоторые частичные изменения в экологические шкалы Л.Г. Раменского с соавторами (1956). Так, например, дополнительно к ранее использовавшимся шкалам введена шкала высотности. *P. vulgaris* предпочитает местообитания от субальпийского до верхнего горного пояса. Отмечено обилие *P. vulgaris* как умеренное (0,3-2,5 %) и массовое (0,1-0,2 %). Влияние выпаса на вид не сказывается или очень слабое (сенокосная стадия).

На территории Дальнего Востока в шкалах В.П. Селедца (2011) *P. vulgaris* отмечена как сорное растение с малым обилием 0,1-0,2 %. Показано, что вид может произрастать на почвах с увлажнением от сухолугово-лесного до сырлугово-лесного, с трофностью почвы от небогатых (мезотрофных) до богатых, со слабым (рекреационный сбой не выражен) и значительным антропогенным воздействием.

Д.Н. Цыганов (1983), используя амплитудные шкалы по увлажнению почв (Hd), трофности почв (Tr), переменной увлажненности почв (fH), кислотности (Rc), богатству почв азотом (Nt), освещенности-затенения (Lc), континентальности (Kn), термо-, омбро -, криоклиматическим показателям (Tm, Om, Cr), установил экологические особенности фитоценозов с участием изучаемых видов для Европейской части России и Урала (Рисунок 5). *P. vulgaris* может встречаться на почвах с увлажнением от среднестепного до болотного (ступени 7-19 из 23), с богатством-засоленностью от особо бедных до слабозасоленных почв (ступени 1-11 из 19), как в безазотных, так и богатых азотом почвах (ступени 1-9 из 11), от сильнокислых до слабощелочных (ступени 3-11 из 13). По фактору затененности вид предпочитает как открытые пространства, так и тенистые леса (ступени 1-6 из 9). Показано, что вид выживает в диапазоне от суровых (гиперкриотермная 1-я) до очень теплых зим (субтермофильная 2-я), по континентальности – от

океанических до ультраконтинентальных условий, по аридности-гумидности – от аридных до гумидных условий.

С использованием шкал Д.Н. Цыганова (1983) мы определили положение *P. vulgaris*, охарактеризованного серией описаний. В исследуемых фитоценозах вид приурочен к местам полуоткрытым или светло-лесным (от 2,6 до 4,3) с увлажнением от сублесолугового до влажно-лесолугового (от 9,9 до 12,8), по шкале трофности произрастает на небогатых или довольно богатых почвах (от 5,4 до 6,6), очень бедных и бедных азотом (от 4,2 до 5,1), имеющих кислую и слабокислую среду (рН от 5,8 до 6,7) (Таблица 3).

Таблица 3 – Сравнительная экологическая характеристика местообитаний

P. vulgaris

Местообитание	Влажность почвы, балл	Содержание в почве доступного азота, балл	Кислотность почвы (величина рН), балл	Затененность местообитания, балл	Трофность почвы, балл
Орловка	12,8	4,9	6,7	4,0	5,6
Хрустальная	12,7	5,1	6,4	4,0	5,4
Нижний Иргинск	12,4	5,0	6,7	4,3	5,4
Сысерть	12,6	4,8	6,7	4,2	5,4
Алтынное	12,2	4,2	6,2	4,1	5,6
Байкалово (Шаламы)	12,1	5,0	6,3	3,4	6,0
Иткуль	11,8	4,2	6,2	3,5	5,8
Северка	12,0	4,8	6,6	3,5	6,0
Усть-Утка (Река Чусовая)	10,9	5,1	6,6	3,2	6,6
Гусельниково	9,9	4,2	6,0	3,0	6,0
Кургатово	10,2	4,8	6,3	2,9	6,3
Большие Ключи	10,0	4,3	6,7	2,6	6,2
Киселево	9,9	4,3	5,8	2,9	5,9

Полученные нами данные для видов (*P. vulgaris* и *P. grandiflora*) по экологическим шкалам позволяют сравнить с ранее установленными Д.Н. Цыгановым (1983) для Европейской части России и Урала (Рисунок 5). Оказалось, что изученные виды в пределах Среднего и Южного Урала характеризуются сравнительно узким диапазоном экологического пространства по рассмотренным экологическим шкалам. Практически по всем факторам амплитуда экологического пространства исследуемых видов рода *Prunella* на охваченной территории занимает срединную часть в амплитуде экологического пространства вида и не выходит за пределы диапазона экологического ареала видов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983).

По совокупности почвенных условий вид *P. vulgaris* наиболее полно реализует свои возможности по отношению к фактору увлажнения почв и менее – по богатству азота в почве. *P. grandiflora* по совокупности почвенных условий наиболее полно реализует свои возможности по отношению к фактору увлажнения почв и менее – по кислотности. При этом, по кислотности почвы вид занимает крайнее положение – 6-6,7 баллов (7-11 по шкале Д.Н. Цыганова), что, вероятно, обусловлено нахождением *P. grandiflora* на северной границе ареала. *P. vulgaris* на Среднем и Южном Урале произрастает в местообитаниях от хорошо затененных до слабо освещенных, на почвах с достаточным увлажнением и содержанием азота. Тем временем, как *P. grandiflora* предпочитает более сухие и освещенные местообитания, с менее богатыми почвами и пониженным содержанием азота.

С использованием экологических шкал мы можем определить положение на осях экологических факторов конкретных сообществ, представленных геоботаническими описаниями (Королюк и др., 2005). Распределение типов сообществ по осям увлажнения и трофности почв показано на рисунке 6. Большая часть сообществ с участием *P. grandiflora* сгруппировалась ниже уровня трофности почв в 5,8 баллов и влажностью меньше 9,8.

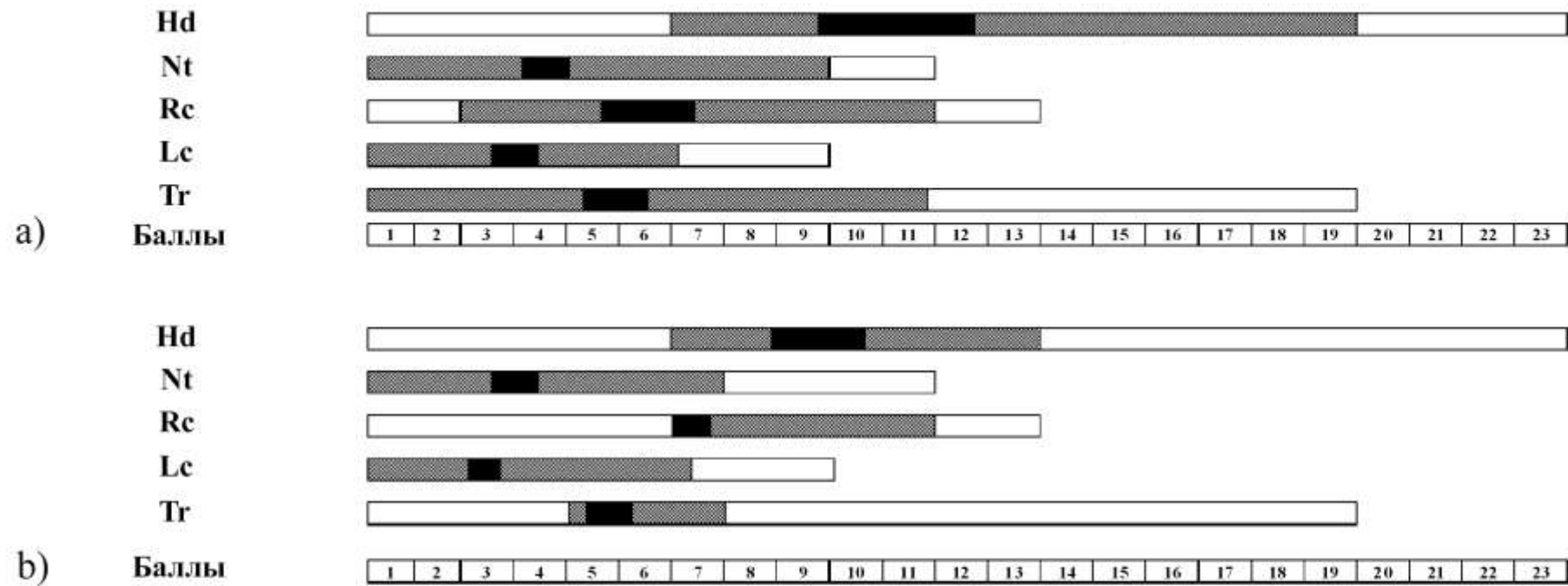


Рисунок 5 – Характеристика экологической амплитуды *P. vulgaris* (a) и *P. grandiflora* (b) по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Значение шкал Цыганова	Амплитуда экологического пространства вида	Амплитуда экологического пространства изученных ценопопуляций
------------------------	--	---

Примечание – **Hd** (влажность), **Nt** (доступность азота в почве), **Rc** (кислотность почвы), **Lc** (освещенность), **Tr** (трофность почвы)

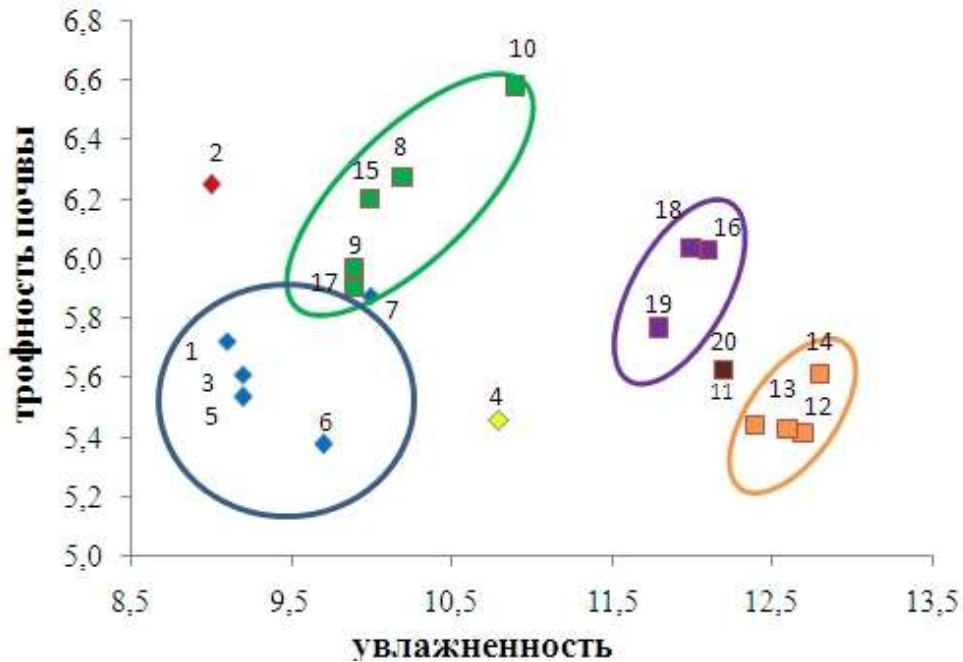


Рисунок 6 – Ординация растительных сообществ с участием *P. vulgaris* и *P. grandiflora* 1 – Александровские сопки; 2 – Мокрая; 3 – Еныпаево; 4 – Свердловское; 5 – Средний Мунчуг; 6 – Илек; 7 – Кутушево; 8 – Кургатово; 9 – Большие ключи; 10 – Усть –Утка; 11 – Нижний Иргинск; 12 – Хрустальная; 13 – Сысерть; 14 – Орловка; 15 – Киселево; 16 – Байкалово; 17 – Гусельниково; 18 – Северка; 19 – Иткуль; 20 – Алтынное.

Примечание – Фитоценозы с участием *P. grandiflora*: ◆ – разреженный березовый (*Betula pendula*) лес; ♦ – луговое сообщество; ◇ – сомкнутый березовый (*Betula pendula*) лес; Фитоценозы с участием *P. vulgaris*: ■ – луговые сообщества; ■ – березовые (*Betula pubescens*) леса; ■ – сосновые и сосново-еловые (*Pinus sylvestris*) леса; ■ – искусственная елово-лиственничная посадка.

Данные местообитания характеризуются как полуоткрытые (от 2,9 до 3,4 баллов), лугово-степные (от 9,1 до 10 баллов), с небогатыми (5,4-5,9 баллов), бедными азотом (от 3,8 до 4,2 баллов), слабокислыми и кислыми (от 6,2 до 6,5 баллов) почвами. Сообщества представлены разреженными березовыми лесами. Исключение составляет лишь описание 7 (Кутушево), приуроченное к более увлажненным и засоленным местообитаниям. Что объясняется отсутствием в

данном сообществе ксеро-мезофитных видов: *Aster alpinus*, *Galium boreale*, *Galium verum*, *Silene baschkirorum*, *Stipa pennata*. В описании 2 (Мокрая) с участием черноголовки крупноцветковой отмечены минимальный балл по влажности и содержанию в почве доступного азота, максимальный – по кислотности почвы и трофности почвы, представлено луговым сообществом. Возможно, что именно комплекс вышеперечисленных условий способствует сохранению высокого обилия *P. grandiflora* в данной популяции. Описание 4 (Свердловское) представлено сомкнутым березовым лесом, образованным *Betula pendula* с незначительной примесью *Populus tremula*. Здесь черноголовка крупноцветковая произрастает в наиболее влажных и затененных условиях, с высоким содержанием азота в почве и с наиболее кислыми и небогатыми почвами. В данной точке отмечено невысокое обилие *P. grandiflora*, что предположительно связано с комплексом факторов, действующих прямо противоположно от экологических факторов в популяции Мокрая.

Фитоценозы с участием *P. vulgaris* разделились на три группы, которые в большей степени дифференцируются по оси увлажненности: луговые сообщества (9,9-10,2), березовые (*Betula pubescens*) леса (11,8-12,1), сосновые, елово-сосновые (*Pinus sylvestris*) леса (12,4-12,8) и искусственная елово-лиственничная лесопосадка (12,2). Луговые фитоценозы характеризуются как наиболее открытые для света (2,6-3,2), почвы наиболее сухие (9,9-10,9), слабокислые (5,8-6,7), бедные азотом (баллы 4,2-5,1), от небогатых до довольно богатых (5,9-6,6). Экологическая группа растений с участием *P. vulgaris* определена Д.Н. Цыгановым как сублесолуговая и сухолесолуговая (баллы 9,9-10,9). В березовых лесах для черноголовки обыкновенной получены следующие диапазоны баллов: по влажности – от 11,8 до 12,1, затененности – от 3,4 до 3,5. Данные местообитания *P. vulgaris* отмечены по шкале Д.Н. Цыганова как полуоткрытые сухолесолуговые пространства со слабокислыми (6,2-6,6) и бедными азотом (4,2-5,0), небогатыми по трофности почвами (5,8-6,0). Сосновые и елово-сосновые леса характеризуются по шкале Д.Н. Цыганова как разреженно-лесная экологическая группа растений. Данные местообитания черноголовки обыкновенной отмечены

нами как наиболее затененные (4,0-4,3) и влажные (12,4-12,8), с небогатыми (5,4-5,6), слабокислыми (6,4-6,7) и бедными азотом почвами (4,8-5,1). По трофности почвы дифференциация описаний менее выражена, но сохраняет тот же тренд, что и увлажненность.

Ординация растительных сообществ с участием *P. vulgaris* и *P. grandiflora* показала неоднородность условий произрастания видов на территории Среднего и Южного Урала. Благодаря экологической толерантности *P. vulgaris* встречается в разных условиях местообитания. *P. grandiflora* чаще встречается в разреженных березовых (*Betula pendula*) лесах, реже – на лугах и в сомкнутых березовых (*Betula pendula*) лесах.

Как видно из рисунка 7, доверительные интервалы рассматриваемых видов *P. vulgaris* и *P. grandiflora* не пересекаются ни по одной оси, что означает, что виды достоверно различаются по своему положению на градиентах увлажнения и трофности почвы. Можно говорить, что *P. grandiflora* занимает условия, которые закономерно суше и беднее, чем местообитания *P. vulgaris*.

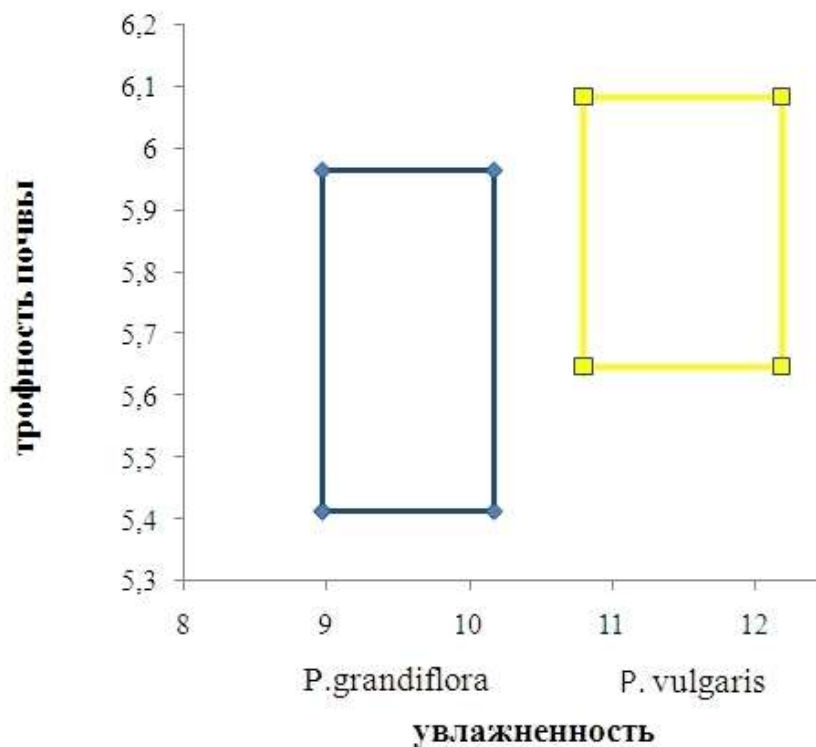


Рисунок 7 – Доверительные интервалы видов *P.vulgaris* и *P.grandiflora* по факторам трофности почвы и увлажненности

На территории Среднего и Южного Урала *P. vulgaris* встречается в сосновых (*Pinus sylvestris*), елово-сосновых (*Pinus sylvestris*), березовых (*Betula pubescens*) лесах, на лугах и в искусственных елово-лиственничных посадках. Ценопопуляции *P. grandiflora* отмечены в составе березовых (*Betula pendula*) лесов, реже встречается на лугах, что, вероятно, связано с положением данного вида на границе своего ареала.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ *PRUNELLA VULGARIS* L. И *PRUNELLA GRANDIFLORA* L. НА СРЕДНЕМ И ЮЖНОМ УРАЛЕ

4.1. Межвидовые морфологические различия

Исследования проводили на типичных особях *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в фенофазе цветения, собранных на Южном и Среднем Урале в 2011–2014 гг. в различных типах сообществ. Иллюстрации видов представлены в приложении (Приложение А). У растений измеряли метрические показатели листьев и побега. По результатам исследований составили подробные описания внешнего облика растений изученных видов в табличной (Таблица 4, 5) и словесной форме.

Надземная часть генеративных особей *P. vulgaris* достигает высоты от 8,80 до 44,20 см. Вегетативные побеги несут от 3 до 13 листьев, число узлов от 3 до 7, а диаметр стебля в основании составляет от 0,07 до 0,29 см. Листорасположение супротивное, средние и нижние листья черешковые, верхние – короткочерешковые или сидячие. Ширина черешка среднего листа 0,36–1,25 мм. Листья простые, светло-зеленые: длина листовых пластинок среднего листа варьирует от 1,46 до 5,48 см, а ширина от 0,74 до 3,18 см. Среднее значение площади листа равно $4,47 \pm 0,13$ кв. см, периметра – $10,79 \pm 0,15$ см. Жилкование перистопетлевидное, ширина главной жилки в основании составляет от 0,20 до 0,90 мм. Показатели зубчиков листа: высота зубчиков меняется от 0,02 до 0,18 см, ширина основания зубчика – 0,16 до 0,68 см (Таблица 4, 5).

Верхушечное соцветие *P. vulgaris* колосовидное цилиндрической формы, может иметь как квадратную (соотношение длины соцветия к его ширине 1:1), так и вытянутую форму (соотношение длины соцветия к его ширине 3:1). Длина соцветия составляет от 0,6 до 4,30 см, ширина – от 0,60 до 2,30 см (Таблица 5).

Таблица 4 – Основные морфометрические параметры средних стеблевых листьев у видов *P. vulgaris*, *P. grandiflora*

Стат. показатели /морфометрические признаки	S, кв. см	P, см	DL_L, см	Sh_L, см	Sr_h_zub, см	Sr_sh_zub, см	Summa_G, см	DI_G, см	Sh_ch, мм	Sh_G, мм
<i>P. vulgaris</i>										
X±ΔX	4,47±0,1 3	10,79±0,15	1,76±0,03	3,18±0,04	0,07±0,00	0,34±0,00	9,55±0,29	2,18±0,03	0,70±0,01	0,49±0,01
min	1,14	5,33	0,74	1,46	0,02	0,16	1,67	0,88	0,36	0,20
max	10,67	17,31	3,18	5,48	0,18	0,68	29,61	4,15	1,25	0,90
<i>P. grandiflora</i>										
X±ΔX	7,91±0,2 5	15,52±0,27	2,15±0,04	4,92±0,08	0,04±0,00	0,45±0,01	15,10±0,34	2,26±0,06	1,14±0,02	0,69±0,01
min	1,02	5,80	0,61	1,87	0,01	0,20	4,20	0,70	0,60	0,40
max	20,60	27,29	3,97	8,83	0,12	0,75	32,14	10,13	2,51	1,28

Примечание – X±ΔX – среднее±ошибка среднего; min – минимальное значение в выборке, max – максимальное значение в выборке; S – площадь листа, P – периметр листа, DL_L – длина листа, Sh_L – ширина листа, Sr_h_zub – средняя высота зубчика, Sr_sh_zub – средняя ширина основания зубчика, Summa_G – суммарная длина жилок, DI_G – длина жилок на 1 кв. см, Sh_ch – ширина черешка, Sh_G – ширина центральной жилки.

Таблица 5 – Морфометрические параметры побега у видов *P. vulgaris*, *P. grandiflora*

Стат. показатели /морфометрические признаки	H, см	N_uzlov, шт.	N_1, шт.	D_st, см	Dl_socv, см	Sh_socv, см	Dl_socv/Sh_socv
<i>P. vulgaris</i>							
X±ΔX	22,26±0,36	4,86±0,03	7,66±0,08	0,14±0,00	2,16±0,03	1,38±0,01	1,57±0,02
мин	8,80	3,00	3,00	0,07	0,60	0,60	0,69
макс	44,20	7,00	13,00	0,29	4,30	2,30	3,00
<i>P. grandiflora</i>							
X±ΔX	33,11±0,69	6,18±0,09	8,57±0,16	0,17±0,00	2,40±0,06	2,15±0,05	1,12±0,03
мин	16,00	3,00	5,00	0,10	0,90	1,00	0,45
макс	57,50	8,00	14,00	0,28	4,80	4,00	2,33

Примечание – X±ΔX – среднее±ошибка среднего; min – минимальное значение в выборке, max – максимальное значение в выборке; H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_1 — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Надземная часть генеративных особей *P. grandiflora* достигает высоты от 16 до 57,5 см. Вегетативные побеги несут от 5 до 14 листьев, число узлов 3-8, диаметр стебля в основании составляет от 0,1 до 0,28 см. Ширина черешка среднего листа 0,60- 2,51 мм (Таблица 5). Листья простые, от светло-зеленых до темно-зеленых: длина листовых пластинок среднего листа варьирует от 1,87 до 8,83 см, а ширина – 0,61 до 3,97см. Среднее значение площади листа равно $7,91 \pm 0,25$ кв. см, периметра – $15,52 \pm 0,27$ см. Жилкование перистопетлевидное, ширина главной жилки в ее основании составляет от 0,40 до 1,28 мм. Показатели зубчиков: высота зубчиков меняется от 0,01 до 0,12 см, ширина основания зубчика 0,20 до 0,75 см (Таблица 4).

Соцветие *P. grandiflora* – головчатый колос, длина которого составляет от 0,90 до 4,80 см, ширина – от 0,60 до 2,30 см (Таблица 5).

Итак, по сравнению с *P. vulgaris* растения вида *P. grandiflora* имеют более высокие побеги, более крупные листья и, соответственно, большую суммарную длину жилок на листе. Черноголовка обыкновенная отличается от черноголовки крупноцветковой и по форме соцветия: у крупноцветковой оно более крупное, соотношение длины соцветия к ширине 1:1, т.е. более квадратное, чем у обыкновенной. Можно отметить, вид *P. grandiflora* является наиболее декоративным по количественным показателям побега и листа.

4.2. Закономерности изменчивости морфологических признаков листовой пластинки

Для оценки внутривидовой изменчивости *P. vulgaris* и *P. grandiflora* были рассчитаны коэффициенты вариации (CV) по 13 количественным признакам в разнотипных сообществах. Уровень изменчивости морфологических признаков определялся нами по шкале С.А. Мамаева (1975). Показано, что большинство признаков листа у *P. vulgaris* можно отнести к категории с низким, средним уровнем изменчивости в отличие от *P. grandiflora*, у которой общий характер варьирования признаков листа на уровне среднего и повышенный (Рисунок 8, 9).

Из 13 количественных признаков вариативность у 6 признаков листа *P. vulgaris* отмечена как низкая (периметр листа, фактор формы, средняя ширина основания зубчика, длина листа и ширина листа, отношение длины листа к его ширине) (Рисунок 8). Наиболее изменчивым признакам листа *P. vulgaris* является суммарная длина жилок на листе. Остальные 6 признаков имеют коэффициент вариации со средним уровнем изменчивости (площадь листа, средняя высота зубчика, ширина основной жилки, длина жилок на 1 кв. см., ширина черешка, отношение ширины листа к ширине черешка).

Анализ изменчивости листа *P. grandiflora* показал, что 8 признаков относятся к категории со средним уровнем изменчивости (периметр, фактор формы, ширина основной жилки, ширина черешка, длина и ширина листа, отношение длины листа к его ширине) (Рисунок 9). Высокий уровень изменчивости (выше 20 %) получили для следующих признаков листа: площадь листа, средняя высота зубчика, суммарная длина жилок на листе, длина жилок на 1 кв. см, отношение ширины листа к ширине черешка.

Для обоих видов в категории с низким и средним уровнем изменчивости отмечены периметр листа, средняя ширина основания зубчика, отношение длины листа к его ширине, фактор формы, длина листа и ширина листа, что говорит в пользу консервативности данных показателей (Болотник, 2015а).

Сравнительная характеристика средних значений CV по 13 параметрам листа у *P. vulgaris* в различных условиях произрастания показала одинаковые диапазоны: в сосновых лесах составляет от 14,70 до 32,6 %, в луговых сообществах – от 12,49 до 35,77 %, в березовых лесах – от 11,68 до 29,96 % (Рисунок 10).

Исходные данные по коэффициентам вариации и средним значениям признаков в ценопопуляциях *P. vulgaris*, *P. grandiflora* представлены в приложении С.

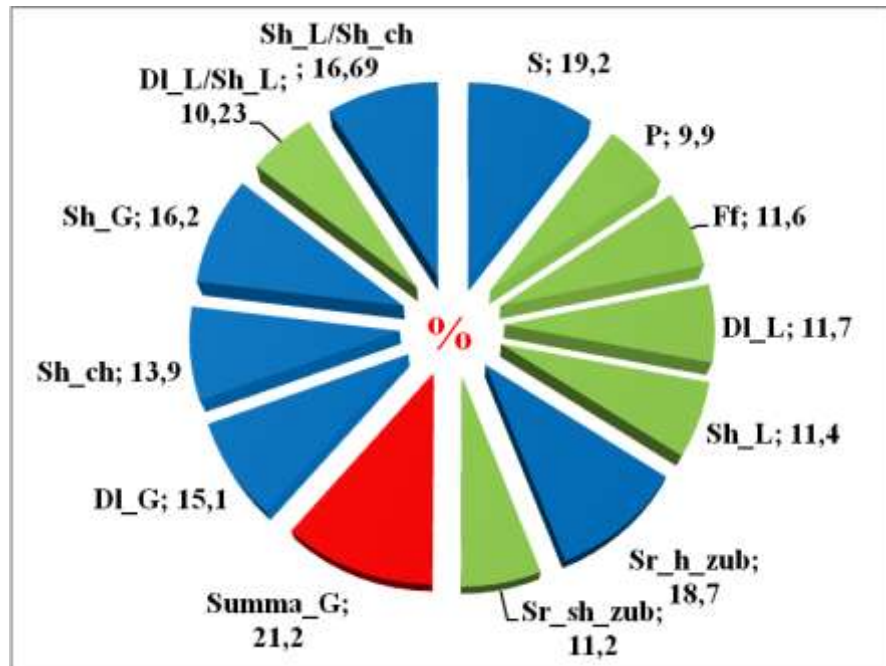


Рисунок 8 – Средние значения CV по параметрам листа *P. vulgaris* (%)

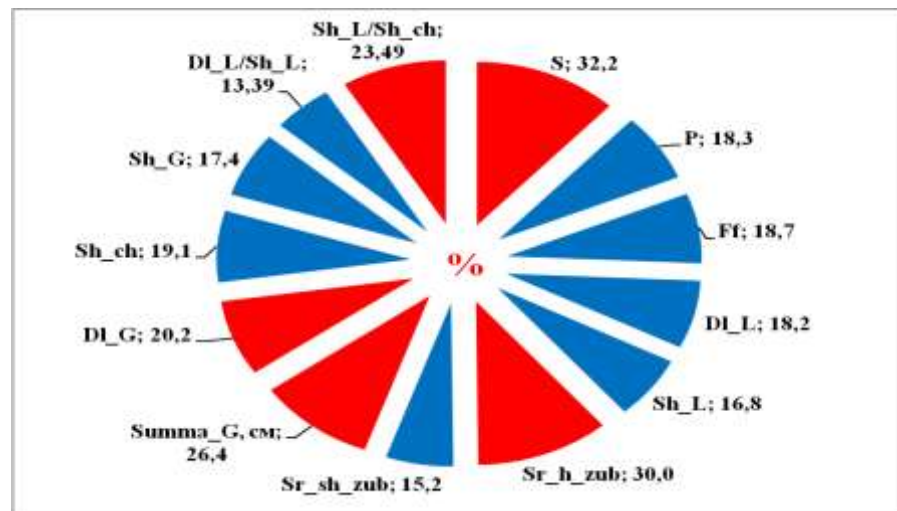


Рисунок 9 – Средние значения CV по параметрам листа *P. grandiflora* (%)

- Низкий уровень изменчивости 8 % – 12 %
- Средний уровень изменчивости 13 % – 20 %
- Высокий уровень изменчивости 21 – 40 %

S – площадь листа, P — периметр листа, Ff – фактор формы, DL_L — длина листа, Sh_L — ширина листа, Sr_h_zub — средняя высота зубчика, Sr_sh_zub — средняя ширина основания зубчика, Summa_G — суммарная длина жилок на листе, DI_G — длина жилок на 1 кв. см, Sh_ch — ширина черешка, Sh_G — ширина центральной жилки, DL_L / Sh_L — отношение длины листа к ширине листа, Sh_L / Sh_ch — отношение ширины листа к ширине черешка ($\times 10$)

По большинству средних значений CV в ценопопуляции максимальная вариативность листа *P. vulgaris* отмечена в сосновых лесах, минимальная – в луговых сообществах. Менее зависимы от типа сообщества следующие признаки листа: фактор формы листа, ширина черешка.

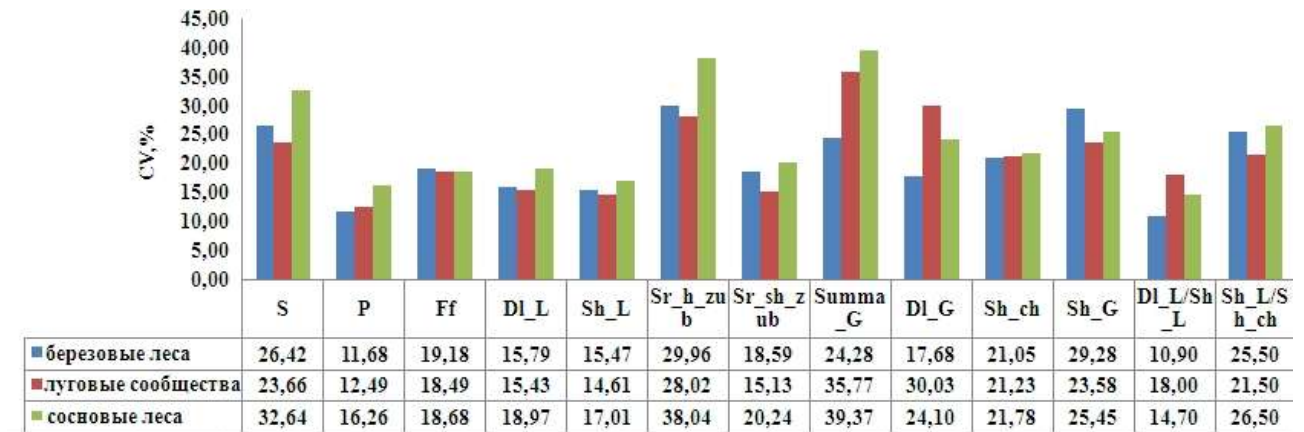


Рисунок 10 – Значения коэффициентов вариации параметров листа у *P. vulgaris* в различных типах сообществ: S – площадь листа, P – периметр листа, Ff – фактор формы, DL_L – длина листа, Sh_L – ширина листа, Sr_h_zub – средняя высота зубчика, Sr_sh_zub – средняя ширина основания зубчика, Summa_G – суммарная длина жилок на листе, Dl_G – длина жилок на 1 кв. см, Sh_ch – ширина черешка, Sh_G – ширина центральной жилки, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L / Sh_ch – отношение ширины листа к ширине черешка

Анализ средних значений коэффициентов вариации признаков листа *P. vulgaris* показал, что независимо от типа сообщества большинство признаков распределяются на трех уровнях изменчивости: низком, среднем и высоком (Таблица 6). Минимальные значения коэффициента вариации выявлены для периметра листа и отношения длины к ширине. Со средним уровнем изменчивости отмечены признаки длины и ширины листа, отношения длины листа к ширине листа, фактора формы, средней ширины основания зубчика, отношения ширины листа к ширине черешка. Наиболее изменчивыми во всех изученных типах сообществ являются площадь листа, ширина черешка, средняя высота зубчика и показатели жилок (суммарная длина жилок на листе, ширина

основной жилки и длина жилок на 1 кв. см.) Независимо от типа сообщества произрастания *P.vulgaris* 10 признаков из 13 имеют одинаковый уровень изменчивости.

Таблица 6 – Экологическая изменчивость признаков листа *P.vulgaris*

Тип сообщества/ изменчивость	Очень низкая < 7	Низкая 8 - 12	Средняя 13 - 20	Высокая 21 - 40	Очень высокая >40
Березовые леса	-	P, DL_L / Sh_L (2)	Ff, DL_L, Sh_L, Sr_sh_zub, Dl_G ,Sh_L /Sh_ch (6)	S, Sr_h_zub, Summa_G, Sh_ch, Sh_G (5)	-
Луговые сообщества	-	P (1)	Ff, DL_L, Sh_L, Sr_sh_zub, DL_L / Sh_L, Sh_L /Sh_ch (6)	S, Sr_h_zub, Summa_G, Dl_G, Sh_ch, Sh_G (6)	-
Сосновые леса	-		P, Ff, DL_L, Sh_L Sr_sh_zub, DL_L / Sh_L, Sh_L /Sh_ch (7)	S, Sr_h_zub, Summa_G, Dl_G, Sh_ch, Sh_G (6)	-

Сравнительная характеристика средних значений CV по 13 параметрам листа у *P. grandiflora* в различных условиях произрастания показала следующие диапазоны: в разреженных березовых лесах составляет от 16,22 до 38,18 %, в луговых сообществах – от 18,36 до 42,07 %, в сомкнутых березовых лесах – от 9,58 до 31,49 % (Рисунок 11). У *P. grandiflora* по большинству признаков листа CV выше у растений из луговых сообществ, в отличие от растений из березовых лесов: площадь, периметр, длина листа, ширина листа, средняя высота зубчиков, суммарная длина жилок листа, длина жилок на 1 кв. см и средняя ширина основания зубчиков листа (Рисунок 11). Самые низкие CV отмечены для признаков листьев растений из сомкнутых березовых лесов, за исключением признака суммарной длины жилок на листе.

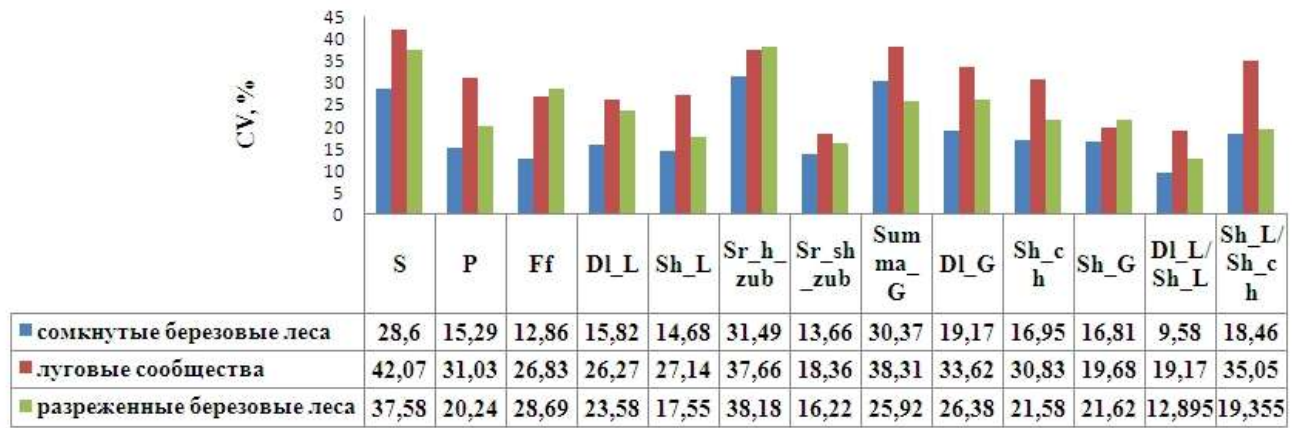


Рисунок 11 – Значения коэффициентов вариации параметров листа у *P. grandiflora* в различных типах сообществ: S – площадь листа, P – периметр листа, Ff – фактор формы, DL_L – длина листа, Sh_L – ширина листа, Sr_h_zub – средняя высота зубчика, Sr_sh_zub – средняя ширина основания зубчика Summa_G – суммарная длина жилок на листе, DL_G – длина жилок на 1 кв. см, Sh_ch – ширина черешка, Sh_G – ширина центральной жилки, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L / Sh_ch – отношение ширины листа к ширине черешка ($\times 10$)

Анализ средних значений коэффициентов вариации признаков листа *P. grandiflora* показал, что изученные морфологические признаки распределяются на четырех уровнях изменчивости: низком, среднем, высоком и очень высоком (Таблица 7). Единичные признаки относятся к категории с низким (отношение длины к ширине листа) и очень высоким (площадь) уровнем изменчивости. У *P. grandiflora* в сомкнутых (9 из 13) и в разреженных (10 из 13) березовых лесах CV по большинству признаков листа соответствует среднему уровню изменчивости, в луговых сообществах (9 из 13) – высокому уровню изменчивости. Итак, на границе распространения вида в луговых сообществах *P. grandiflora* проявляет средний, высокий и очень высокий уровень изменчивости признаков листа, в отличие от растений из березовых лесов. Для них отмечен низкий, средний и высокий уровень изменчивости, а также один низковариабельный признак – отношение длины листа к его ширине.

Таблица 7 – Экологическая изменчивость признаков листа *P. grandiflora*

Тип сообщества/ изменчивость	Очень низкая < 7	Низкая 8 - 12	Средняя 13 - 20	Высокая 21 - 40	Очень высокая >40
Сомкнутые березовые леса	-	DL_L / Sh_L (1)	P, Ff, DL_L, Sh_L, Sr_sh_zub, Dl_G, Sh_ch, Sh_G, Sh_L /Sh_ch (9)	S, Sr_h_zub, Summa_G (3)	-
Луговые сообщества	-		Sr_sh_zub, Sh_G, DL_L / Sh_L (3)	P, Ff, DL _L, Sh_L, Sr_h_zub, Summa_G, Dl_G, Sh_ch, Sh_L /Sh_ch (9)	S (1)
Разреженные березовые леса	-		Ff, Sr_sh_zub, Sh_ch, Sh_G, P, Sh_L, DL_L, DL _L / Sh_L, Dl_G, Sh_L /Sh_ch (10)	S, Sr_h_zub, Summa_G (3)	-

В разных типах сообществ у видов рода *Prunella* параметры листьев отличаются по среднему значению (Рисунок 12-15). В лесных сообществах у *P. vulgaris* большинство параметров листа имеют значения выше, чем в луговых (площадь, периметр, длина листа и его ширина, фактор формы, отношение ширины листа к ширине черешка, средняя ширина основания зубчика, ширина черешка, ширина жилки, суммарная длина жилок на листе) (Рисунок 12, 13).

Величины средней высоты зубчика листа, отношения длины к ширине листа и длина жилок на 1 кв. см менее зависимы от типов сообществ. Средние значения длины и ширины листа, отношения ширины листа к ширине черешка, средней ширины основания зубчика, ширины черешка и центральной жилки *P. vulgaris* в сосновых и березовых лесах близки.

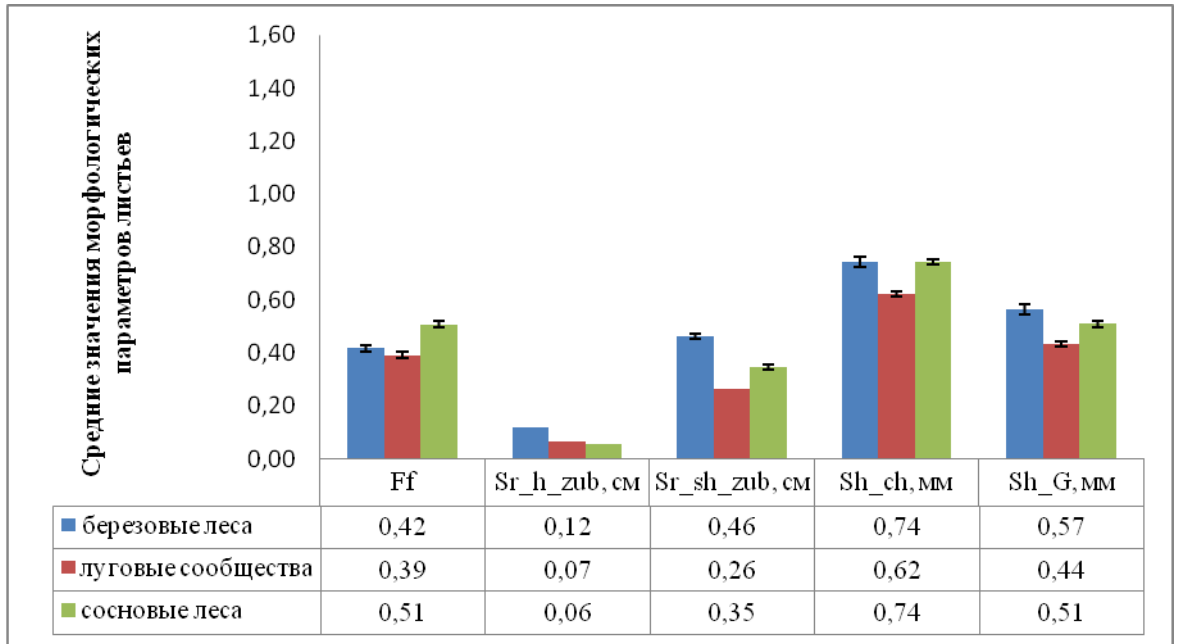


Рисунок 12 – Средние значения морфологических параметров листьев в зависимости от типа сообщества у *P. vulgaris* по параметрам: Ff – фактор формы, Sr_h_zub — средняя высота зубчика, Sr_sh_zub — средняя ширина основания зубчика, Sh_ch — ширина черешка, Sh_G — ширина центральной жилки.

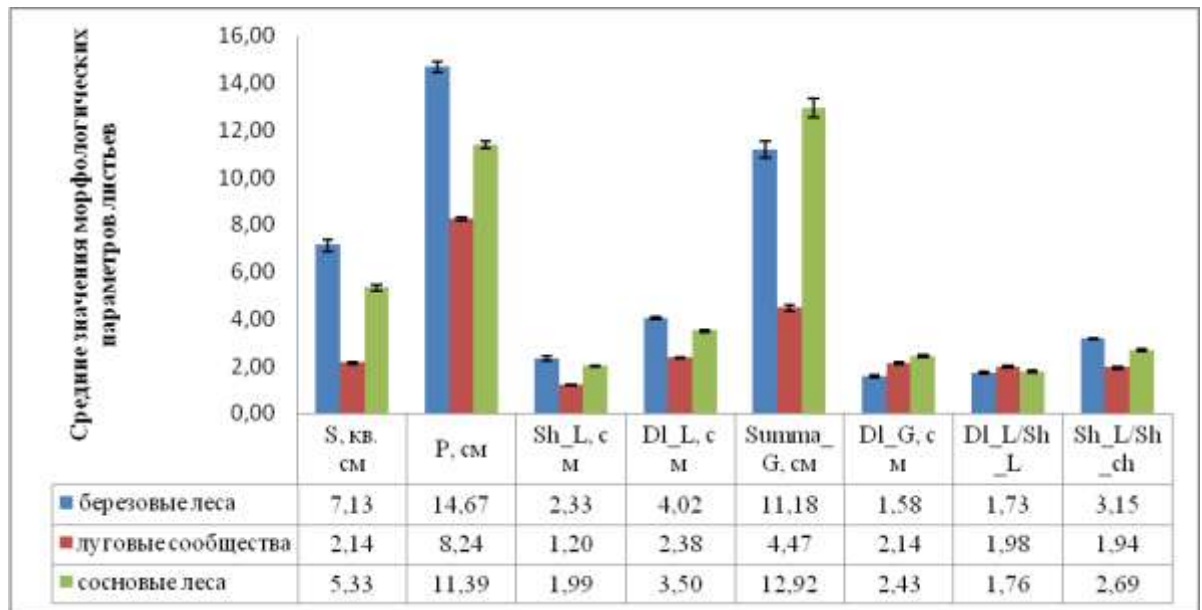


Рисунок 13 – Средние значения морфологических параметров листьев в зависимости от типа сообщества у *P. vulgaris* по параметрам: S – площадь листа, P – периметр листа, DL_L — длина листа, Sh_L — ширина листа, Summa_G — суммарная длина жилок на листе, DL_G — длина жилок на 1 кв. см, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L / Sh_ch — отношение ширины листа к ширине черешка ($\times 10$)

Тенденция к сокращению размерных признаков листа в луговых сообществах справедлива и для *P. grandiflora* (Рисунок 14, 15). В луговых сообществах у *P. grandiflora* средние значения площади листа, периметра листа, длины и ширины листа в два раза ниже, чем в лесных сообществах. У *P. grandiflora* параметр средней высоты зубчика менее зависим от типа сообщества ее произрастания, аналогично данным по *P. vulgaris*. В луговых сообществах у растений отмечены максимальные показатели для ширины черешка и длины жилок на 1 кв. см.

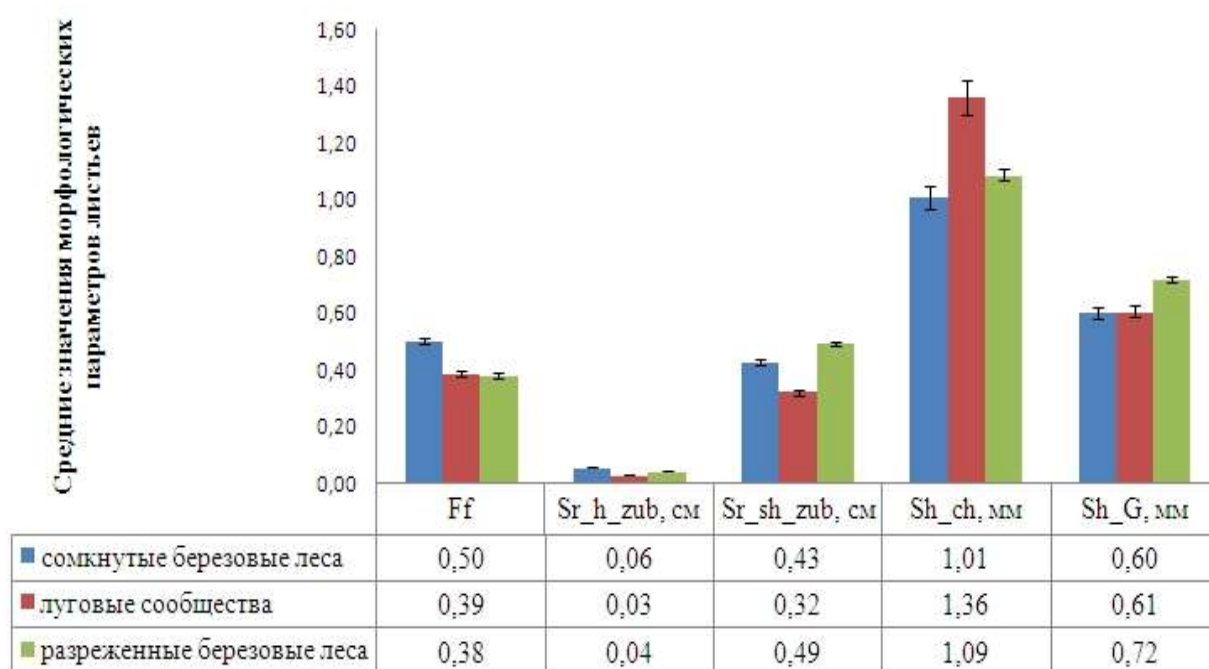


Рисунок 14 – Средние значения морфологических параметров листьев в зависимости от типа сообщества у *P. grandiflora* по параметрам: Ff – фактор формы, Sr_h_zub — средняя высота зубчика, Sr_sh_zub — средняя ширина основания зубчика, Sh_ch — ширина черешка, Sh_G — ширина центральной жилки.

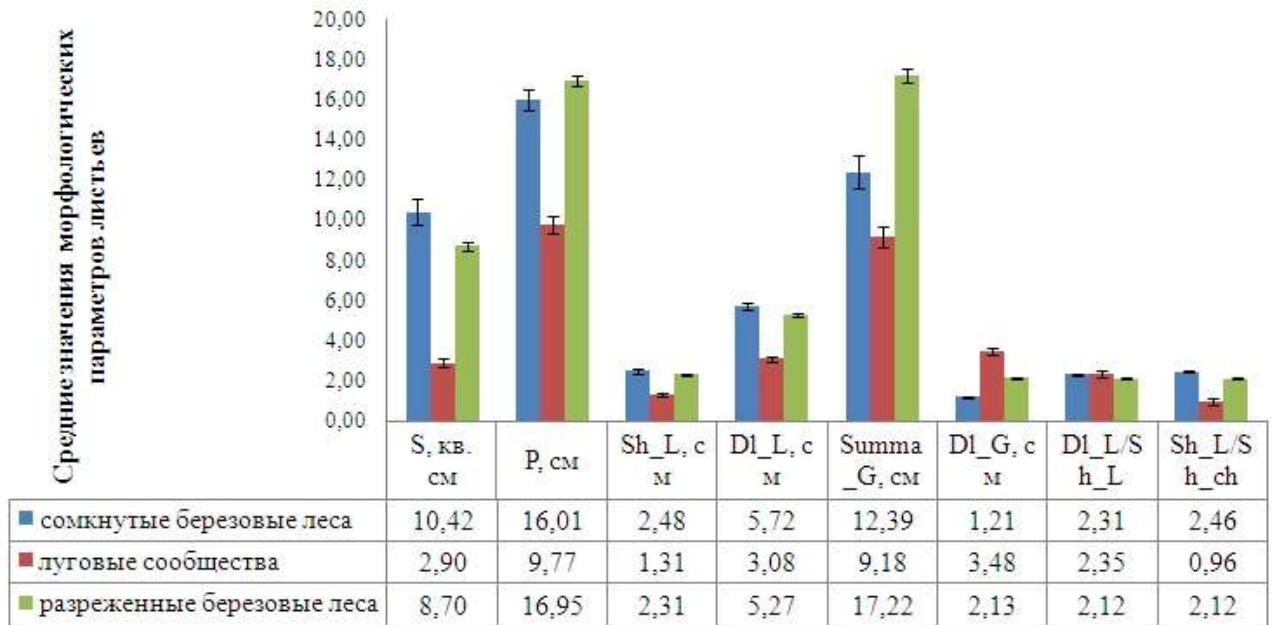


Рисунок 15 – Средние значения морфологических параметров листьев в зависимости от типа сообщества у *P. grandiflora* по параметрам: S – площадь листа, P – периметр листа, DL_L – длина листа, Sh_L – ширина листа, Summa_G – суммарная длина жилок на листе, Dl_G – длина жилок на 1 кв. см, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L / Sh_ch – отношение ширины листа к ширине черешка ($\times 10$)

Наиболее развитые вегетативные органы имеют растения лесных ценопопуляций *P. vulgaris* и *P. grandiflora*. Листовые пластинки у них крупные, а также выше величины суммарной длины жилок на листе, фактора формы, длины и ширины листа, периметра, отношения ширины листа к ширине черешка и средней ширины основания зубчика по сравнению с растениями, взятыми из других местообитаний (Приложение С). Средние значения площади листа, периметра листа, ширины листа, длины листа, суммарной длины жилок в луговых сообществах произрастания *Prunella* в 2-3 раза ниже, чем в лесных сообществах (Рисунок 12-15). Из полученных результатов видно, что у *P. vulgaris* наиболее подвержены количественному изменению в зависимости от условий произрастания следующие признаки: площадь листа, периметр листа, суммарная длина жилок на листе, ширина черешка; у *P. grandiflora* – площадь листа, периметр листа, суммарная длина жилок на листе, средняя ширина основания

зубчика, длина и ширина листа, ширина черешка. У обоих видов менее зависимы от типа сообщества отношение длины к ширине листа.

Для проверки гипотезы о зависимости морфологических параметров видов рода *Prunella* от экологических условий произрастания данные были подвержены сортировке и статистической обработке. Анализ средних значений свидетельствует о существенном отличии лесных ценопопуляций от луговых. Чтобы оценить достоверность различий по типам сообществ, был применен дискриминантный анализ по совокупности признаков.

Результаты, полученные в ходе дискриминантного анализа для вида *P. vulgaris* и *P. grandiflora*, представлены на рисунке 16 и 17 соответственно. Из диаграмм следует, что у *P. vulgaris* дискриминантная функция 1 главным образом дифференцирует растения *P. vulgaris* в березовых и сосновых лесах (Рисунок 16). Дискриминантная функция 1 имеет отрицательные коэффициенты для параметра периметр, фактора формы и положительный коэффициент – для площади листа. Таким образом, чем больше площадь листа и меньше периметр и фактор формы листа, тем более вероятно, что это растения из березовых лесов. Дискриминантная функция 2 дает основную дискриминацию между растениями луговых и лесных сообществ. Однако дискриминация здесь не настолько отчетлива, как это имеет место для дискриминантной функции 1. Дискриминация по первой функции более сильная, чем по второй. Чем меньше средняя высота зубчиков и больше суммарная длина жилок на листе, тем вероятнее, что это растения *P. vulgaris* из сосновых лесов. Чем меньше основные линейные параметры, тем вероятнее, что это растения луговых сообществ.

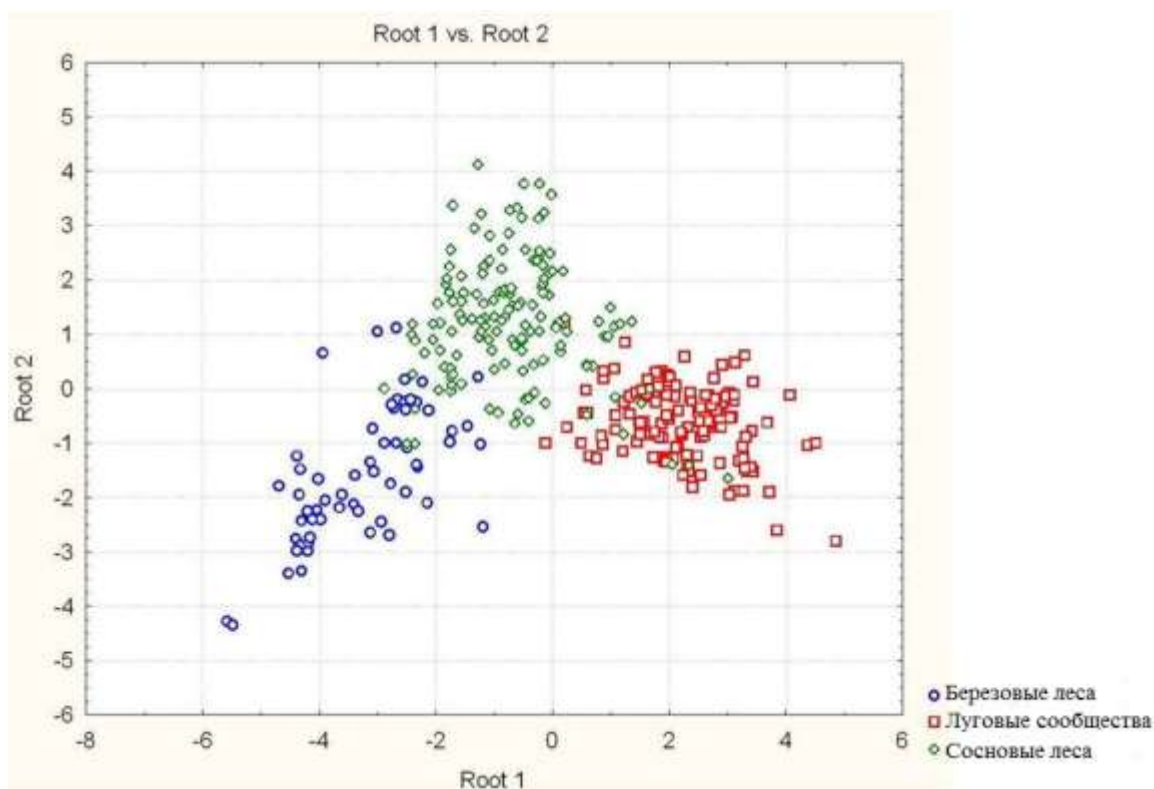


Рисунок 16 – Результаты дискриминантного анализа по совокупности морфологических признаков листа для вида *P. vulgaris*

Из диаграммы для *P. grandiflora* (Рисунок 17) следует, что дискриминация по функции 1 и функции 2 равносильна. У *P. grandiflora* функция 1 главным образом дискриминирует растения *P. grandiflora* в сомкнутых березовых лесах и луговых сообществах. Дискриминантная функция 1 имеет отрицательные коэффициенты для периметра, фактора формы и длины листа, положительный коэффициент – для параметра площадь листа. Чем меньше периметр листа, фактор формы, длина листа и больше площадь, тем вероятнее, что эти растения произрастают в сомкнутых березовых лесах. Функция 2 дает основную дискриминацию между растениями *P. grandiflora* разреженных и сомкнутых березовых лесов. По дискриминантной функции 2 отрицательный коэффициент получили для площади листа, а положительный коэффициент – для ширины черешка листа. Чем меньше площадь листа и больше ширина черешка, тем вероятнее, что это растения *P. grandiflora* из луговых сообществ, а не из разреженных березовых лесов. Растения *P. grandiflora* из разреженных березовых

лесов занимают промежуточное положение и наиболее схожи с *P. grandiflora* в луговых сообществах.

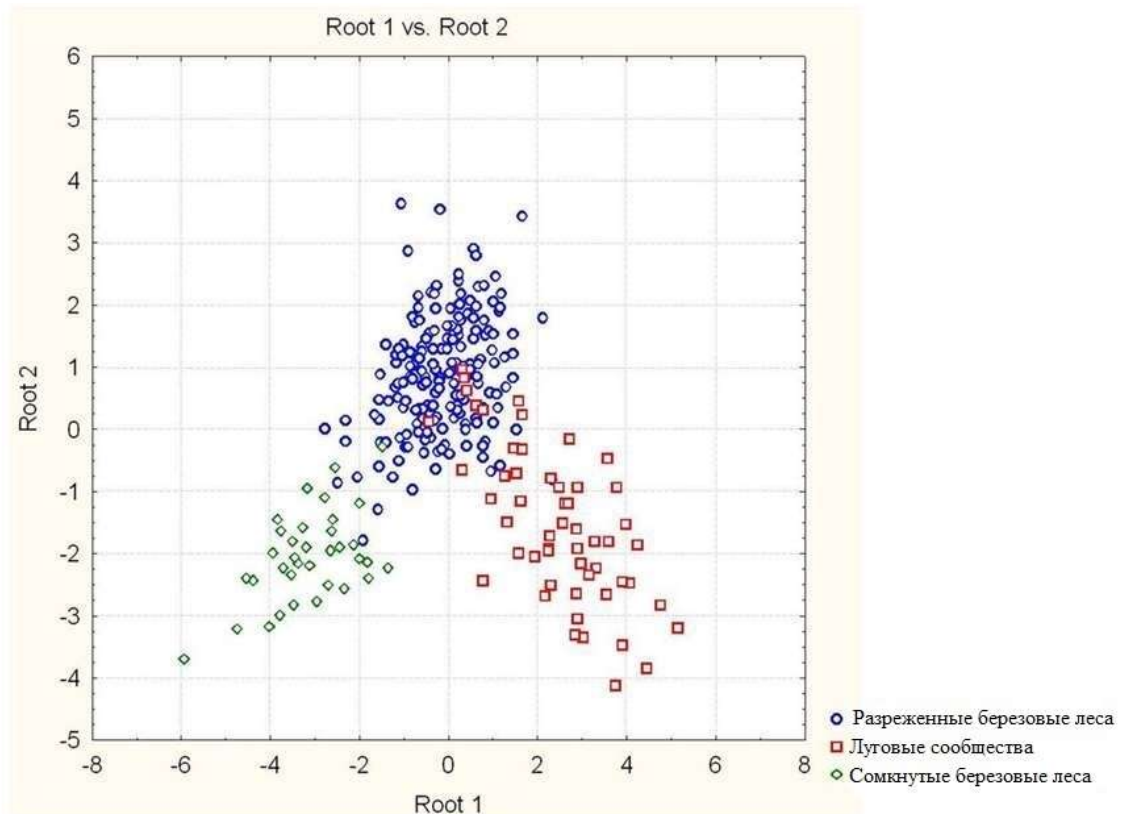


Рисунок 17 – Результаты дискриминантного анализа по совокупности морфологических признаков листа для вида *P. grandiflora*

Дискриминантный анализ показал, что у *P. vulgaris* по параметрам средних стеблевых листьев дифференцируются растения, собранные из 3-х типов сообществ: березовых, сосновых и луговых сообществ. У *P. grandiflora* по листьям отличимы экземпляры, собранные на лугах и в лесных фитоценозах.

При изучении изменчивости природных ценопопуляций растений необходимо учитывать не только тип сообщества, но и их географическое положение. Точки сбора материала охватили территорию западного и восточного макросклона Уральских гор, Предуралья и Зауралья и низкогорий Среднего Урала (Рисунок 1, 2). Все изученные выборки относятся к разным ценопопуляциям. Таким образом, собранный материал позволил оценить дифференциацию между выборками, принимая во внимание географический тренд.

Для изучения географической дифференциации ценопопуляций были выбраны крайние точки с учетом типа сообщества и географического положения, что позволило нивелировать влияние экологических условий произрастания. Для вида *P. grandiflora* были выбраны разреженные березовые леса в крайних точках на севере и юге Предуралья – Александровские сопки и Илек соответственно (расстояние между ними 180 км). Сравнение исследуемых выборок с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни показало достоверные различия по 11 из 13 признаков листа, за исключением периметра листа и средней высоты зубчика листа (Таблица 8).

Таблица 8 – Морфологическая дифференциация листьев ценопопуляций *P. grandiflora* в широтном градиенте

Ценопопуляция	Расстояние от Александровских сопки, км	Количество отличительных параметров	Отличия ценопопуляций от самой северной точки по морфологическим признакам листа (Александровские сопки) ($p < 0,05$)
Кутушево	100	9	Площадь листа, фактор формы, ширина листа, средняя ширина основания зубчика, суммарная длина жилок на листе, длина жилок на 1 кв. см, ширина черешка, ширина центральной жилки, отношение длины листа к ширине
Илек	155	11	Площадь листа, фактор формы, длина и ширина листа, средняя ширина основания зубчика, суммарная длина жилок на листе, длина жилок на 1 кв. см, ширина черешка, ширина центральной жилки, отношение длины листа к ширине, отношение ширины листа к ширине черешка

Ценопопуляция Кутушево относится к зоне Башкирского Предуралья и находится на расстоянии 100 км от Александровских сопок. Попарное сравнение выборок из данных ценопопуляций показало достоверное отличие по 9 морфологическим признакам. Таким образом, количество значимых признаков для дифференциации ценопопуляций по признакам листа с севера на юг увеличивается.

Дальнейший анализ строился на изучении конкретных морфологических признаков листа в широтном направлении в названных выше разреженных березовых лесах *P. grandiflora* (Рисунок 18).

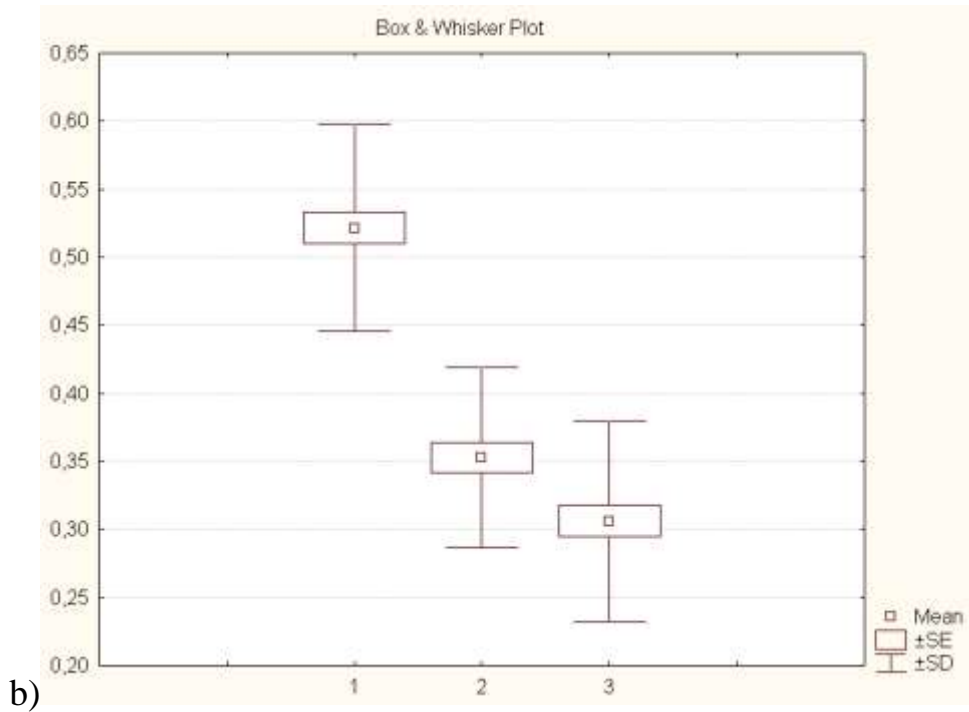
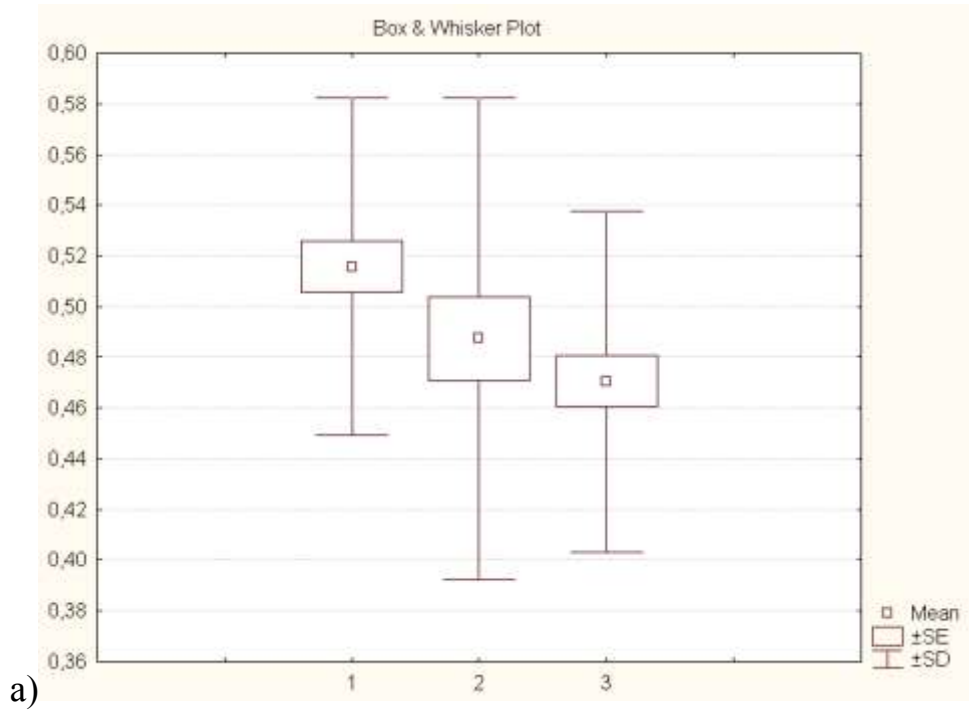
С этой целью для исследования были отобраны низковариабельные признаки листа, выделенные нами ранее: длина листа, ширина листа, фактор формы, ширина основания зубчика. Проведенный анализ позволил получить ряд важных результатов. В частности, между крайними точками получены достоверные отличия по всем четырем признакам (Рисунок 18).



Рисунок 18 – Фотографии листьев *P. grandiflora* из разных ценопопуляций, расположенных с севера на юг

По ширине листа и фактору формы отмечены достоверные отличия во всех ценопопуляциях, по остальным признакам получена тенденция к некоторому уменьшению фактора формы, длины листа и средней ширины основания зубчика листа у *P. grandiflora* с севера на юг (Рисунок 19). Таким образом, нами

установлено, что листья *P. grandiflora* с севера на юг меняют форму – от яйцевидно-продолговатой к ланцетной форме и как следствие изменяется форма зубчиков – их основание становится более широким.



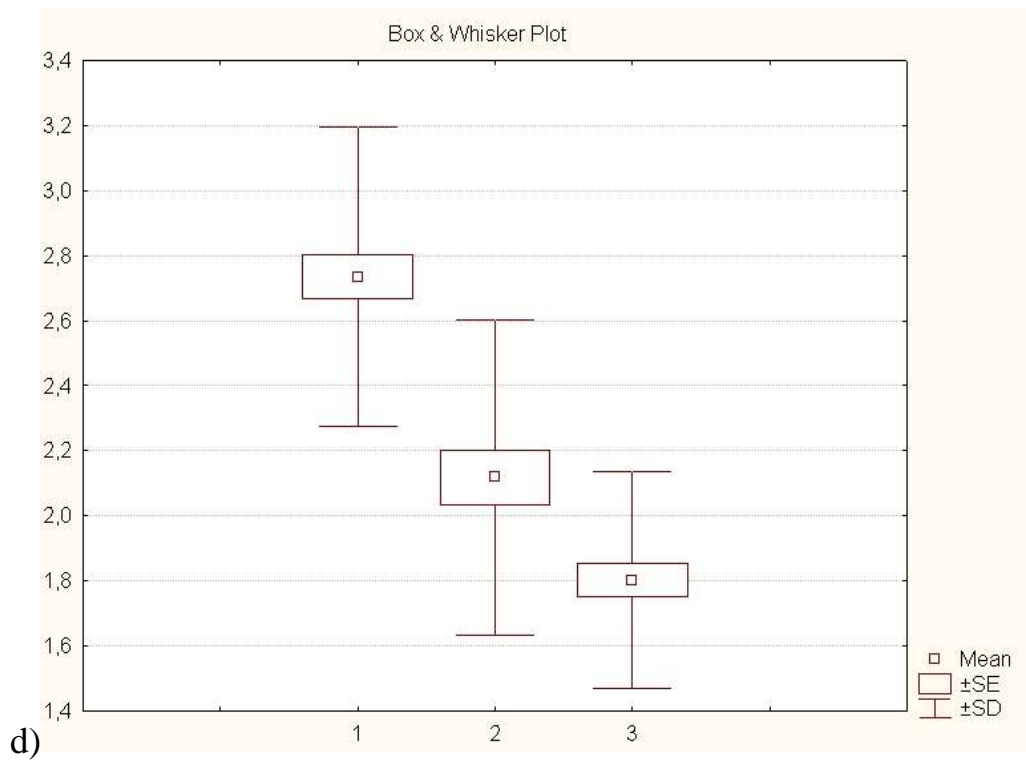
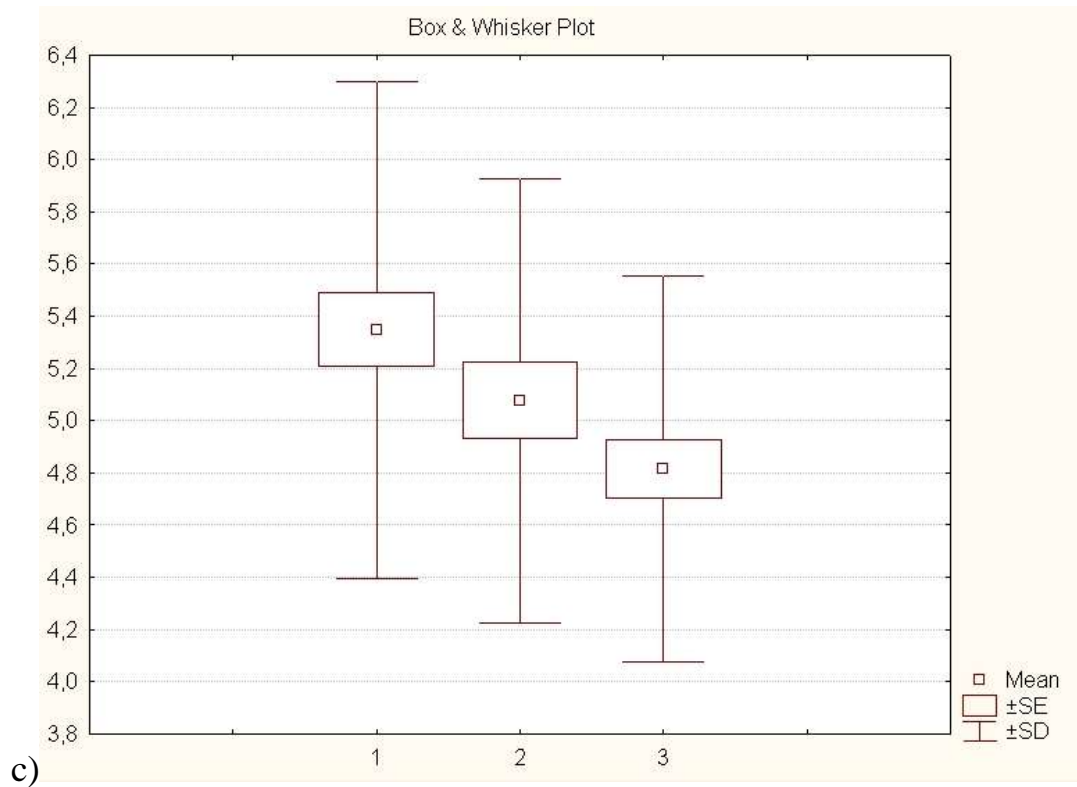


Рисунок 19 – Изменение фактора ширины основания зубчика формы (a), фактора формы (b), длины листа (c) и ширины листа (d), в широтном ряду у *P. grandiflora* : 1 – Александровские сопки; 2 – Кутушево; 3 – Илек.

Специфика географического положения исследованных ценопопуляций *P. vulgaris* не позволяет линейно выстроить точки в ряд с севера на юг, так как они неравномерно сгруппированы на территории Зауралья и Предуралья (Рисунок 1, 2). В связи с этим, морфологический анализ географической дифференциации проведен среди ценопопуляций *P. vulgaris* в луговых сообществах на территории Предуралья по крайним и близлежащим точкам. Крайние точки находятся на расстоянии 180 км (Усть-Утка (р. Чусовая) и Кургатово). Сравнение этих выборок с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни показало достоверные различия по 4 из 13 признаков листа: по всем параметрам жилок и по отношению ширины листа к ширине черешка (Таблица 9).

Сравнение листьев *P. vulgaris* из самой южной точки (Кургатово) с более северными, близко расположенными друг к другу ценопопуляциями (Ключи, Киселево, Гусельниково), демонстрирует сходство по большинству признаков листа (Таблица 9). Существенных различий по средним значениям признаков листьев у *P. vulgaris* отмечено не было. Это отличие данного вида от *P. grandiflora* мы связываем с тем, что анализируемые ценопопуляции *P. grandiflora* находятся на границе ареала, тогда как вид *P. vulgaris* на Среднем и Южном Урале находится в центральной части своего ареала.

В целом, морфологические параметры листьев *P. vulgaris* и *P. grandiflora* демонстрируют высокую вариабельность, что соответствует представлению об экологической пластичности листа как органа. Тем не менее, найдены консервативные признаки, которые могут быть использованы в качестве маркерных для задач диагностики изученных видов в вегетативном состоянии, а также сравнения географически удаленных ценопопуляций. Например, у *P. vulgaris* и *P. grandiflora* минимальные значения CV по листу характерны для: периметра листа и отношения длины листа к его ширине.

Таблица 9 – Морфологическая дифференциация листьев *P. vulgaris* в луговых сообществах в широтном градиенте

Ценопопуляция	Расстояние от Кургатово, км	Количество отличительных параметров, шт.	Отличия ценопопуляций от южной точки (Кургатово) по морфологическим признакам листа ($p < 0,05$)
Усть - Утка	180	4	Суммарная длина жилок на листе, длина жилок на 1 кв. см, ширина центральной жилки, отношение ширины листа к ширине черешка
Гусельниково	150	4	Средняя высота зубчика, ширина черешка, отношение длины к ширине листа, отношение ширины листа к ширине черешка
Киселево	130	3	Суммарная длина жилок на листе, длина жилок на 1 кв. см, отношение ширины листа к ширине черешка
Большие Ключи	116	5	Ширина листа, средняя высота зубчика, суммарная длина жилок на листе, длина жилок на 1 кв. см, отношение ширины листа к ширине черешка

Установленные различия в организации листьев в разных типах сообществ демонстрируют различия особей в ценопопуляциях внутри ареала у *P. vulgaris* и на границе ареала – у *P. grandiflora*. Так, большинство признаков листа у *P. vulgaris* можно отнести к категориям с низким и средним уровнями изменчивости, в отличие от *P. grandiflora*, у которой варьирование признаков листа находится на уровне среднего и повышенного.

Следует отметить также, что в результате проведенного анализа подтверждена гипотеза о зависимости морфологических параметров листьев видов рода *Prunella* от экологических условий произрастания. В разных условиях

произрастания морфологические признаки листа у вида *P. vulgaris* варьируют сходным образом, в отличие от *P. grandiflora*, у которой отмечена низкая признакоспецифичность по уровням изменчивости. У вида *P. vulgaris* наиболее изменчивы признаки листьев растений в сосновых лесах, менее вариативные – в луговых сообществах. У *P. grandiflora* максимальная вариативность листа отмечена в луговых сообществах, минимальная – в березовых лесах. Обнаружена тенденция к сокращению размерных признаков листа в луговых сообществах произрастания *Prunella*, справедливая для обоих видов. У *P. vulgaris* в широтном градиенте не установлены различия по морфологическим признакам листьев, в отличие от *P. grandiflora*, для которой с севера на юг отмечена тенденция перехода от яйцевидно-продолговатой формы листа к ланцетной с более широкими основаниями зубчиков.

4.3. Закономерности изменчивости морфологических признаков побега и соцветия

Аналогично анализу варьирования морфологических признаков листа была произведена оценка характера изменчивости побегов у изученных видов рода *Prunella* по 7 признакам. У *P. vulgaris* CV отдельных признаков в исследованных группах сообществ варьировал в пределах от 5,62 % до 32,88 %, а у *P. grandiflora* – от 6,14 % до 30,62 % (Приложение D). По уровню изменчивости рассмотренные признаки у *P. vulgaris* распределились на две группы: низкий уровень изменчивости (ширина соцветия, число узлов), средний уровень изменчивости (диаметр стебля, число листьев, длина соцветия, отношение длины соцветия к ширине, высота побега) (Рисунок 20).

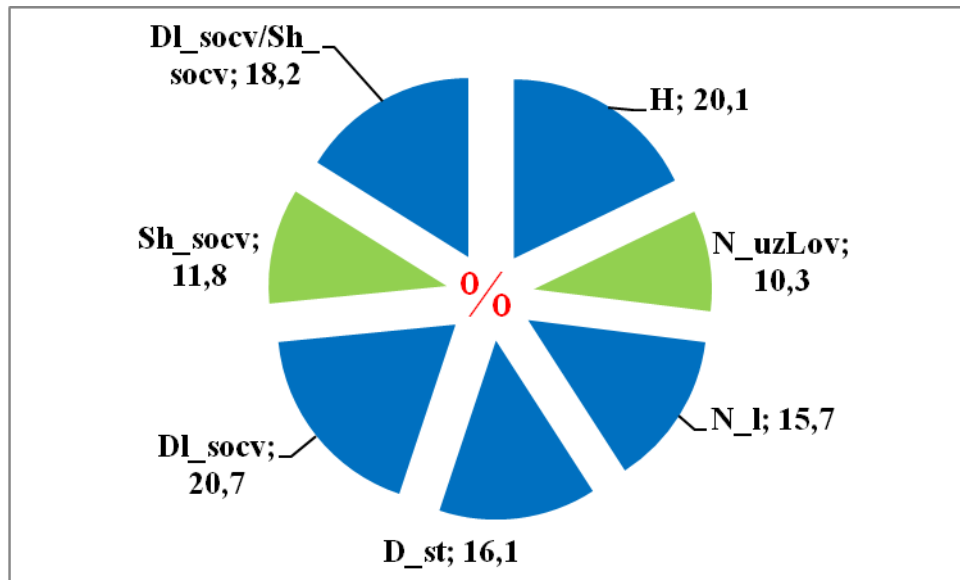


Рисунок 20 – Средние значения коэффициента вариации по параметрам побега и соцветия *P. vulgaris* (CV, %)

■ Низкий уровень изменчивости 8 % – 12 %

■ Средний уровень изменчивости 13 % – 20 %

Примечание – H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Большинство изученных признаков *P. grandiflora* соответствует среднему уровню изменчивости, за исключением признака число узлов, который относится к категории низковариабельных (Рисунок 21). Для *P. vulgaris* и *P. grandiflora* выявлены минимальные значения CV по следующим морфологическим параметрам: ширина соцветия и число узлов, что говорит в пользу консервативности данных показателей. Длина соцветия у обоих видов наиболее вариабельна.

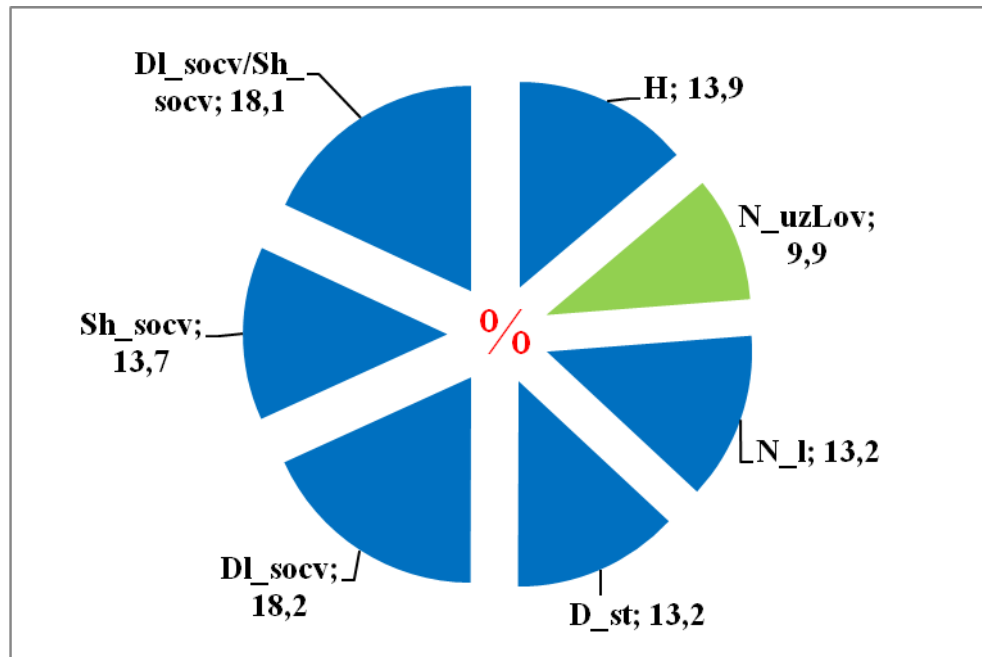


Рисунок 21 – Средние значения коэффициента вариации по параметрам побега и соцветия *P. grandiflora* (CV, %)

- Низкий уровень изменчивости 8 % – 12 %
- Средний уровень изменчивости 13 % – 20 %

Примечание – H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев, D_st — диаметр стебля, DI_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, DI_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Аналогично параметрам листьев, в разных типах сообществ у *P. vulgaris* отличается вариабельность признаков побега и соцветия. Сравнительная характеристика средних значений CV по 7 параметрам побега и соцветия у *P. vulgaris* в различных условиях произрастания показала следующие диапазоны: в сосновых лесах составляет от 14,45 до 32,88 %, в луговых сообществах – от 15,7 до 29,03 %, в березовых лесах – от 10,39 до 32,19 %. Исходные данные по коэффициентам вариации и средним значениям признаков побега и соцветия в ценопопуляциях *P. vulgaris*, *P. grandiflora* представлены в приложении D. По большинству средних значений CV в ценопопуляции максимальная вариативность побега и соцветия *P. vulgaris* отмечена в сосновых лесах,

минимальная – в луговых сообществах. В целом, у *P. vulgaris* в лесных сообществах по сравнению с луговыми сообществами CV выше для следующих признаков: высота, диаметр стебля, длина соцветия (Рисунок 22). Напротив, у *P. vulgaris* в луговых сообществах CV по признакам число узлов и число листьев превосходят аналогичные CV в лесных сообществах. Уровень изменчивости признака отношение длины соцветия к его ширине у *P. vulgaris* остается постоянным в разных типах изученных сообществ.

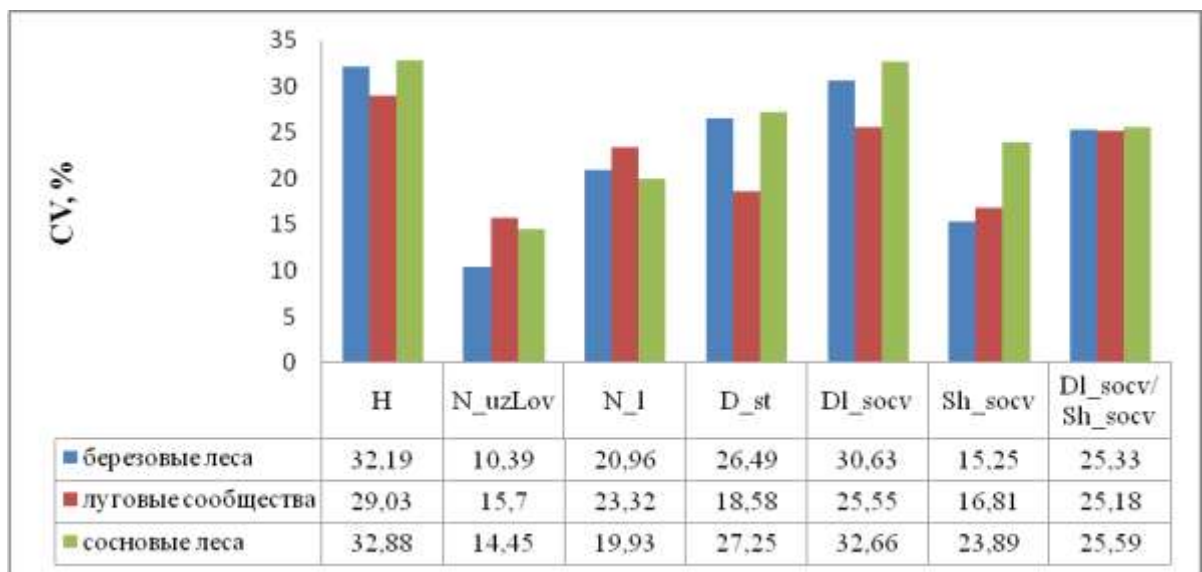


Рисунок 22 – Средние значения коэффициентов вариации по параметрам побега и соцветия в зависимости от типа сообщества у вида *P. vulgaris*: H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Анализ средних значений коэффициентов вариации признаков побега и соцветия *P. vulgaris* показал, что они распределяются на трех уровнях изменчивости: низком, среднем и высоком (Таблица 10). Минимальные значения коэффициента вариации выявлены для признака количество узлов. Значения коэффициента вариации со средним уровнем изменчивости отмечены для

признака количество листьев и ширина соцветия. Наиболее изменчивыми во всех изученных типах сообществ являются высота растения, длина соцветия и отношение длины соцветия к ширине. Независимо от произрастания *P. vulgaris* 4 признака из 7 имеют одинаковый уровень изменчивости: количество листьев, высота растения, длина соцветия, отношение длины к ширине соцветия.

Таблица 10 – Экологическая изменчивость признаков побега и соцветия
P. vulgaris

Тип сообщества/ Изменчивость	Очень низкая < 7	Низкая 8 - 12	Средняя 13 - 20	Высокая 21 - 40	Очень высокая >40
Березовые леса	-	N_uzlov (1)	N_1, Sh_socv (2)	H, D_st, Dl_socv, Dl_socv/Sh_socv (4)	-
Луговые сообщества	-		N_uzlov, N_1, D_st, Sh_socv (4)	H, Dl_socv, Dl_socv/Sh_socv (3)	-
Сосновые леса	-		N_uzlov, N_1 (2)	H, Dl_socv, D_st, Dl_socv/Sh_socv, Sh_socv (5)	-

Сравнительная характеристика средних значений CV по 7 параметрам побега и соцветия у *P. grandiflora* в различных условиях произрастания показала следующие диапазоны: в разреженных березовых лесах составляет от 13,08 до 29,54 %, в луговых сообществах – от 9,65 до 16,48 %, в сомкнутых березовых лесах – от 16,68 до 30,62 % (Рисунок 23). Средние значения CV по признакам побега и соцветия *P. grandiflora* в березовых лесах произрастания в 1,5 – 2 раза выше, чем в луговых сообществах. Максимальный уровень изменчивости по 5 из 7 признаков побега и соцветия отмечен для *P. grandiflora* в разреженных березовых лесах.

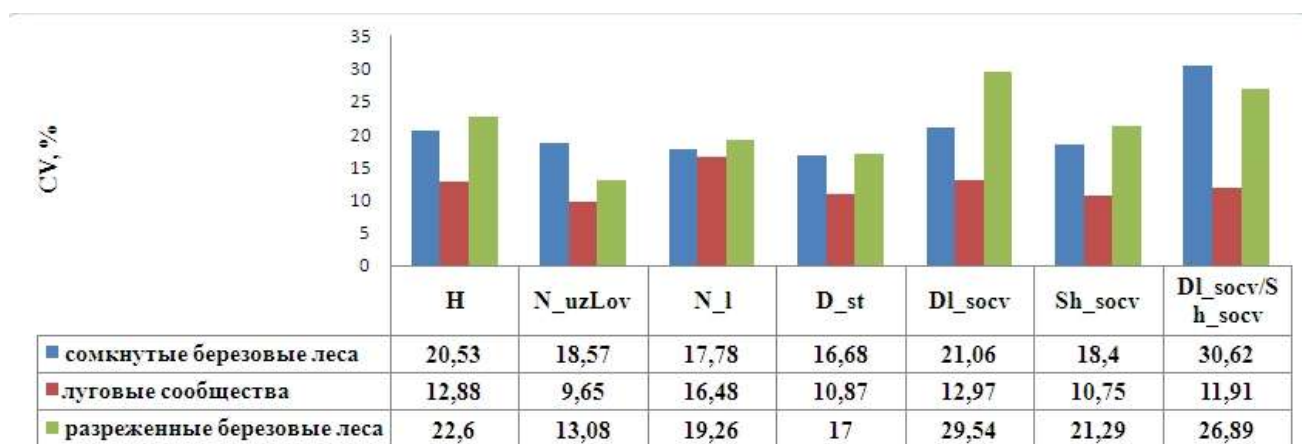


Рисунок 23 – Средние значения коэффициентов вариации по параметрам побега и соцветия в зависимости от типа сообщества у вида *P. grandiflora*: H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_1 — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Анализ средних значений коэффициентов вариации признаков побега и соцветия *P. grandiflora* показал, что они распределяются на трех уровнях изменчивости: низком, среднем и высоком (Таблица 11).

Таблица 11 – Экологическая изменчивость признаков побега и соцветия *P. grandiflora*

Тип сообщества/ изменчивость	Очень низкая < 7	Низкая 8 - 12	Средняя 13 - 20	Высокая 21 - 40	Очень высокая >40
Сомкнутые березовые леса	-		N_uzlov, N_1, D_st, Sh_socv (4)	H, Dl_socv Dl_socv/Sh_socv (3)	-
Луговые сообщества	-	N_uzlov D_st Dl_socv Sh_socv Dl_socv/S h_socv (5)	H, N_1 (2)		
Разреженные березовые леса	-	N_uzlov, N_1 (2)	H, D_st, Dl_socv, Dl_socv/Sh_socv, Sh_socv (5)		-

У *P. grandiflora* в луговых сообществах по большинству признаков побега и соцветия коэффициенты вариации соответствуют низкому уровню изменчивости, в сомкнутых березовых лесах – среднему и высокому уровню изменчивости, в разреженных березовых лесах – низкому и среднему (Таблица 11). У *P. grandiflora* в луговых сообществах коэффициент вариации по большинству признаков побега и соцветия (5 из 7 признаков) соответствует низкому уровню изменчивости, в березовых лесах – среднему уровню изменчивости. В луговых сообществах *P. grandiflora* проявляет низкий уровень изменчивости признаков побега и соцветия, в отличие от растений из березовых лесов. Для них отмечен низкий, средний и высокий уровень изменчивости признаков.

В разных типах сообществ у видов рода *Prunella* рассмотренные признаки, как правило, различаются по среднему значению, однако различия показывают не все признаки побега и соцветия. У *P. vulgaris* не зависят от типа сообщества счетные признаки число узлов и число листьев, а также – индексный показатель отношение длины соцветия к ширине и мерный признак диаметр стебля (Рисунок 24, 25).

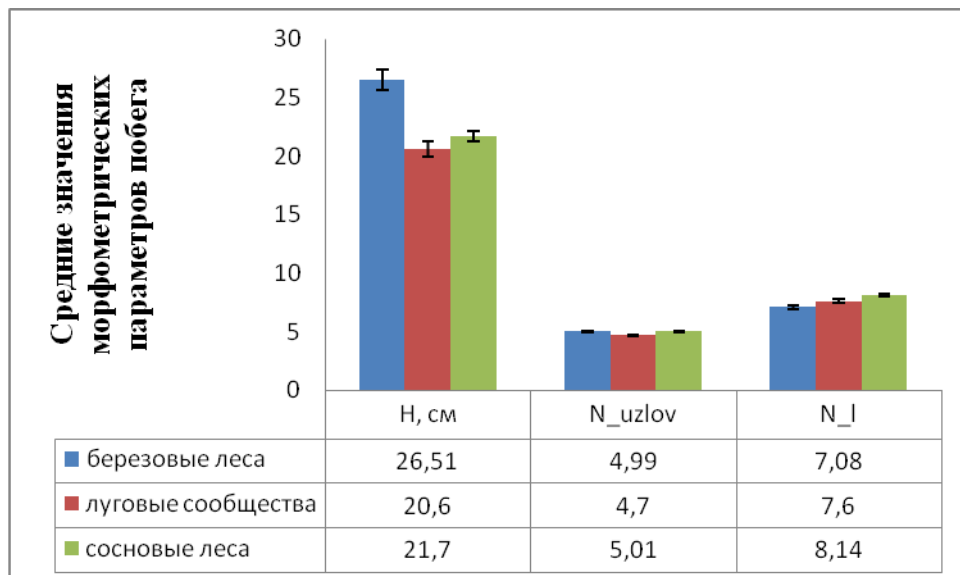


Рисунок 24 – Средние значения морфологических параметров побега в зависимости от типа сообщества у *P. vulgaris* по параметрам: H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев.

В ходе исследований было установлено, что у *P. vulgaris* высота побега, длина и ширина соцветия выше в березовых лесах (Рисунок 25). Если сравнивать ценопопуляции *P. vulgaris* в сосновых лесах и луговых сообществах по данным показателям, то выше средние значения у растений из сосновых лесов.

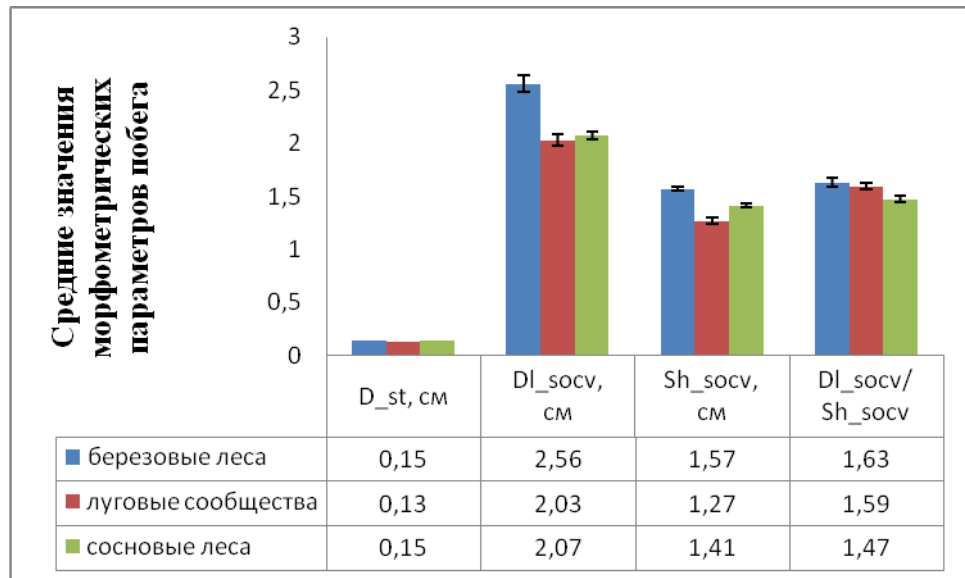


Рисунок 25 – Средние значения морфологических параметров побега и соцветия в зависимости от типа сообществ у *P. vulgaris* по параметрам: D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Аналогично *P. vulgaris*, у *P. grandiflora* счетные признаки побега и соцветия также слабо зависят от типа сообщества (Рисунок 26, 27). В луговых сообществах растения *P. grandiflora* при меньшей средней высоте побега имеют выше среднее значение диаметра стебля. Для них характерны более длинные и широкие соцветия по сравнению с особями *P. grandiflora* в березовых лесах. Все линейные показатели параметров соцветия и побега у *P. grandiflora* из разреженных березовых лесов демонстрируют более низкие значения по сравнению с растениями из других сообществ.

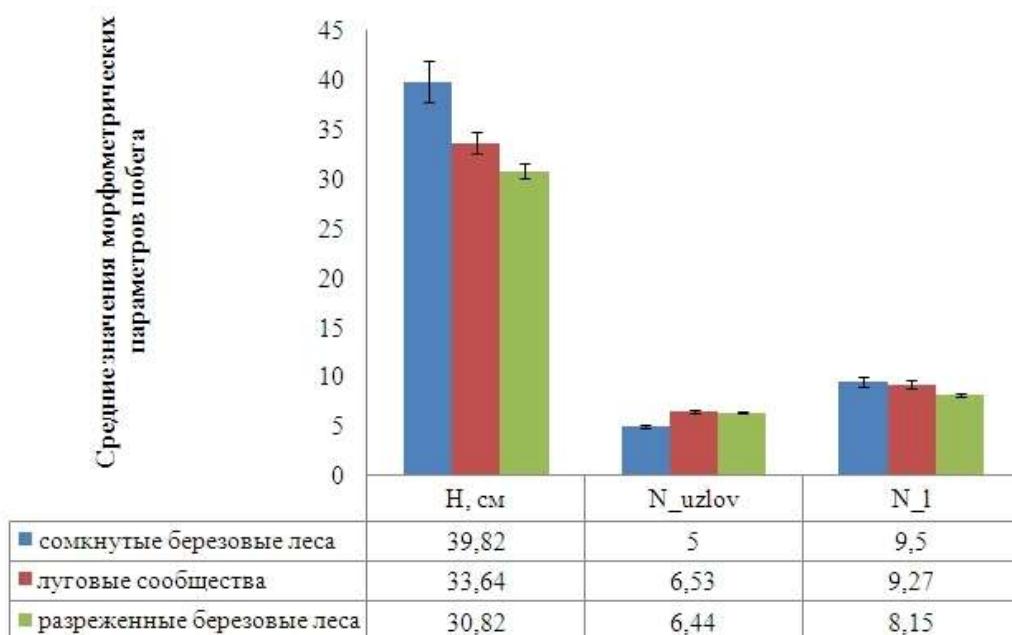


Рисунок 26 – Средние значения морфологических параметров побега в зависимости от типа сообщества у *P. grandiflora* по параметрам: H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев.

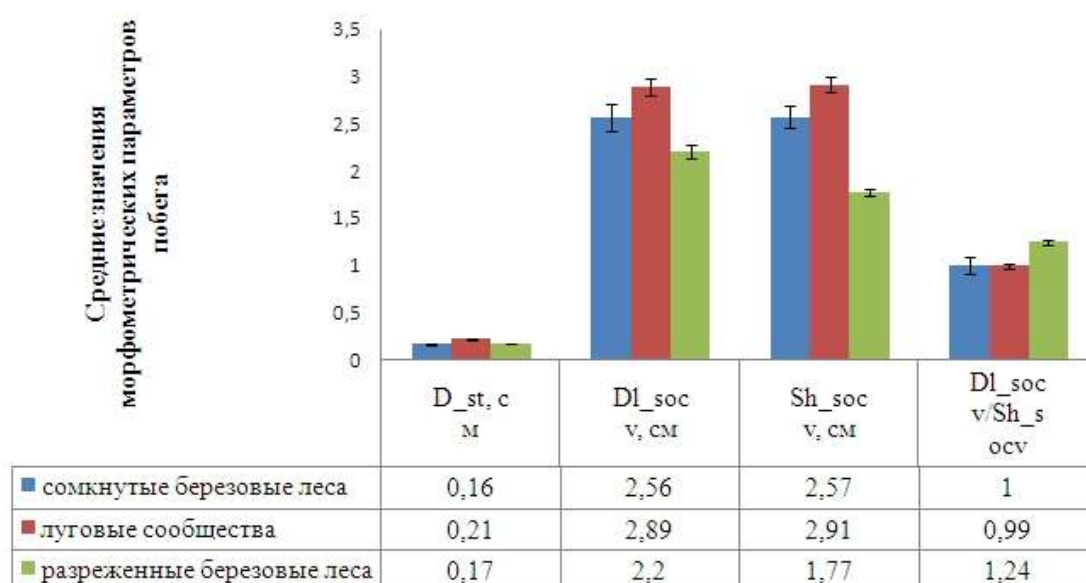


Рисунок 27 – Средние значения морфологических параметров побега и соцветия в зависимости от места произрастания у *P. grandiflora* по параметрам: D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Ранее нами по признакам листьев показаны достоверные отличия по типам сообществ у видов *P. vulgaris* и *P. grandiflora*. Для проверки гипотезы о зависимости морфологических параметров побегов и соцветий видов рода *Prunella* от экологических условий произрастания был проведен дискриминантный анализ по совокупности признаков.

Дискриминантный анализ по признакам побега и соцветия *P. vulgaris*, проведенный для ценопопуляций *P. vulgaris* в сосновых лесах, березовых лесах и луговых сообществах, не показал их разделения на три группы (Рисунок 28). В отличие от *P. vulgaris*, у *P. grandiflora* функция 1 дискриминирует главным образом растения *P. grandiflora* из разреженных и сомкнутых березовых лесов (Рисунок 29). Функция 2 дает основную дискриминацию между особями *P. grandiflora* в луговых и остальных сообществах. Однако дискриминация здесь не настолько отчетлива, как это имеет место для функции 1. Дискриминация по функции 1 более сильная, чем по функции 2. Функция 1 имеет отрицательный коэффициент для параметра число узлов и положительный коэффициент для параметра ширины соцветия. Таким образом, чем больше число узлов и чем меньше ширина соцветия, тем вероятнее, что это растения из разреженных березовых лесов. Для разделения растений луговых, сомкнутых и разреженных березовых лесов отличительными признаками являются отношение длины соцветия к ширине и длина соцветия. Чем меньше длина соцветия и чем больше отношение длины соцветия к ширине, тем менее вероятно, что эти растения взяты из луговых сообществ.

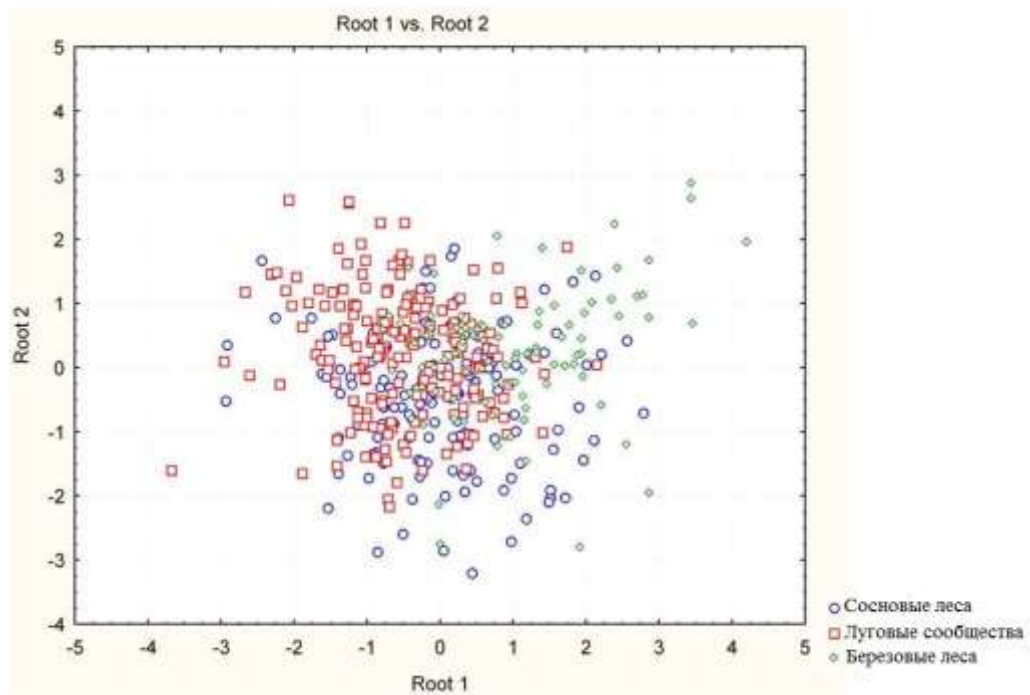


Рисунок 28 – Результаты дискриминантного анализа по совокупности морфологических признаков побега и соцветия для вида *P. vulgaris*

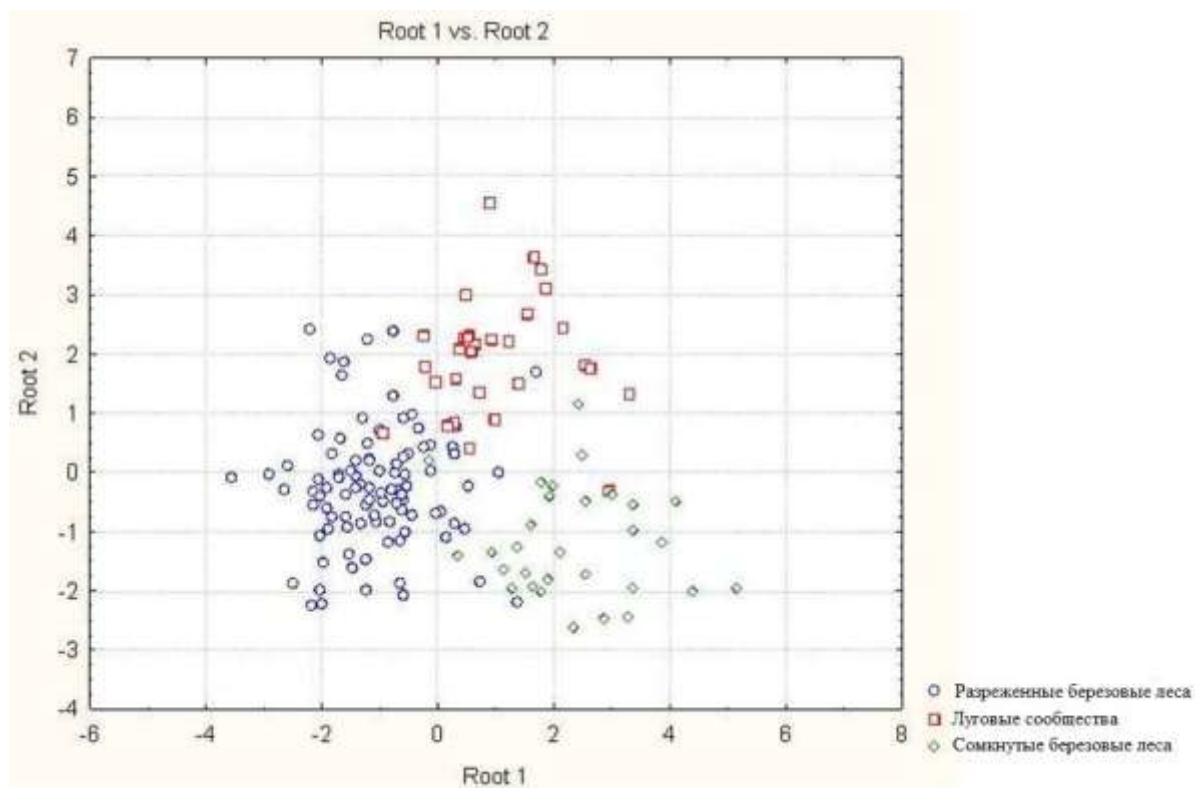


Рисунок – 29. Результаты дискриминантного анализа по совокупности морфологических признаков побега и соцветия для вида *P. grandiflora*

В естественных популяциях существует комплексное воздействие экологических факторов (климатических, эдафических, биотических и антропогенных), которые влияют на развитие и состав фитоценоза. У особей, растущих в разных условиях освещенности – в глубине леса или на опушке, в густом травостое и при одиночном произрастании, проявляются морфологические различия (Афанасьева, 2011). Изменение условий освещения сопровождается изменением и теплового режима. Температура в дневные часы на открытых участках обычно на 2-4° выше, чем под пологом леса (Шиманюк, 1955; Молчанов, 1961; Санников, 1992). Древесная растительность повышает количество влаги, поступающей в почву (Роде, 1963). В зависимости от влажности условий произрастания изменяется структура листа (Нестерович, Дерюгина, 1972). Таким образом, в соответствии с вариантами проявления экологических факторов в разных типах местообитаний у изученных видов изменяются характеристики строения листа как одно из наиболее пластичного органа растений.

Однако, такие объяснения слишком поверхностны и неконкретны. Для более глубокого понимания взаимосвязи морфологических признаков с экологическими факторами проведены расчеты методом главных компонент и регрессионный анализ данных. Результаты, полученные методом главных компонент, позволили выявить экологические факторы, определяющие уровень формирования метрических признаков у *P. vulgaris* и *P. grandiflora*. Нами выделены две главные компоненты для *P. vulgaris*, которые вместе определили 80 % дисперсии. Анализ факторной нагрузки по первой главной компоненте (дисперсия 46,7 %) позволил получить ее экологическую интерпретацию методом регрессионного анализа. Первая главная компонента определена как влияние влажности почвы ($\beta = 0,76$; $p = 0,004$), уровня освещенности ($\beta = 0,76$; $p = 0,004$; увеличение значения компоненты – увеличение размеров) и богатства почвы ($\beta = - 0,60$; $p = 0,03$; уменьшение значения компоненты – увеличение размеров), по второй главной компоненте связь с экологическими факторами оказалась не значимой ($p < 0,05$). Таким образом, чем выше влажность и ниже уровень трофности почвы, а также больше затененность, тем выше следующие

морфологические признаки: площадь, периметр, длина и ширина листа, отношение длины листа к его ширине, фактор формы, суммарная длина жилок на листе.

У *P. grandiflora* выделены две главные компоненты, которые определили 74,9 % дисперсии. Анализ факторной нагрузки по первой главной компоненте (дисперсия 45,2 %) позволил получить ее экологическую интерпретацию методом регрессионного анализа, по второй главной компоненте связь с экологическими факторами оказалась не значимой ($p < 0,05$). Первая главная компонента определена как влияние доступности почвенного азота ($\beta = - 0,83$; $p = 0,039$; уменьшение значения компоненты – увеличение размеров) и кислотности почвы ($\beta = 0,86$; $p = 0,027$; увеличение компонента – увеличение размеров). Таким образом, чем ниже кислотность почв и меньше в них содержание азота, тем выше следующие морфологические признаки: площадь, периметр, фактор формы листа, длина и ширина листа, отношение длины листа к его ширине, суммарная длина жилок на листе, средняя высота зубчика, средняя ширина основания зубчика, длина соцветия.

Для оценки различий между ценопопуляциями вычисляли расстояние Махаланобиса (Рао, 1968) по совокупности признаков соцветия, побега и листа. Рассмотрим особенности дифференциации ценопопуляций для видов *P. vulgaris* и *P. grandiflora*. Вычисленные расстояния Махаланобиса достоверны для всех сравниваемых выборок на уровне 0,05. На основании данных о величинах расстояний Махаланобиса по совокупности морфологических параметров построена кластерная дендрограмма сходства рассматриваемых ценопопуляций методом невзвешенного попарного среднего на основании Евклидовых дистанций (Рисунок 30).

Кластерный анализ показал, что ценопопуляции *P. vulgaris* (кластер I) выделились в отдельный кластер, отстоящий от ценопопуляций *P. grandiflora* (кластер II). Заметно, что внутри кластера I четко обособлены: подкластер I/1 – ценопопуляции *P. vulgaris* в луговых сообществах (8 – Кургатово, 9 – Большие Ключи, 10 – Усть Утка, 15 – Киселево, 17 – Гусельниково), подкластер I/2 –

P. vulgaris в березовых лесах (13 – Байкалово, 20 – Северка, 12 – Иткуль), подкластер I/3 – *P. vulgaris* в сосновых лесах (19 – Биостанция УрФУ, 16 – Нижний Иргинск, 18 – Хрустальная), Ценопопуляция Алтынное (11) по результатам анализа заняла пограничное положение между I/2, I/3 подкластерами.

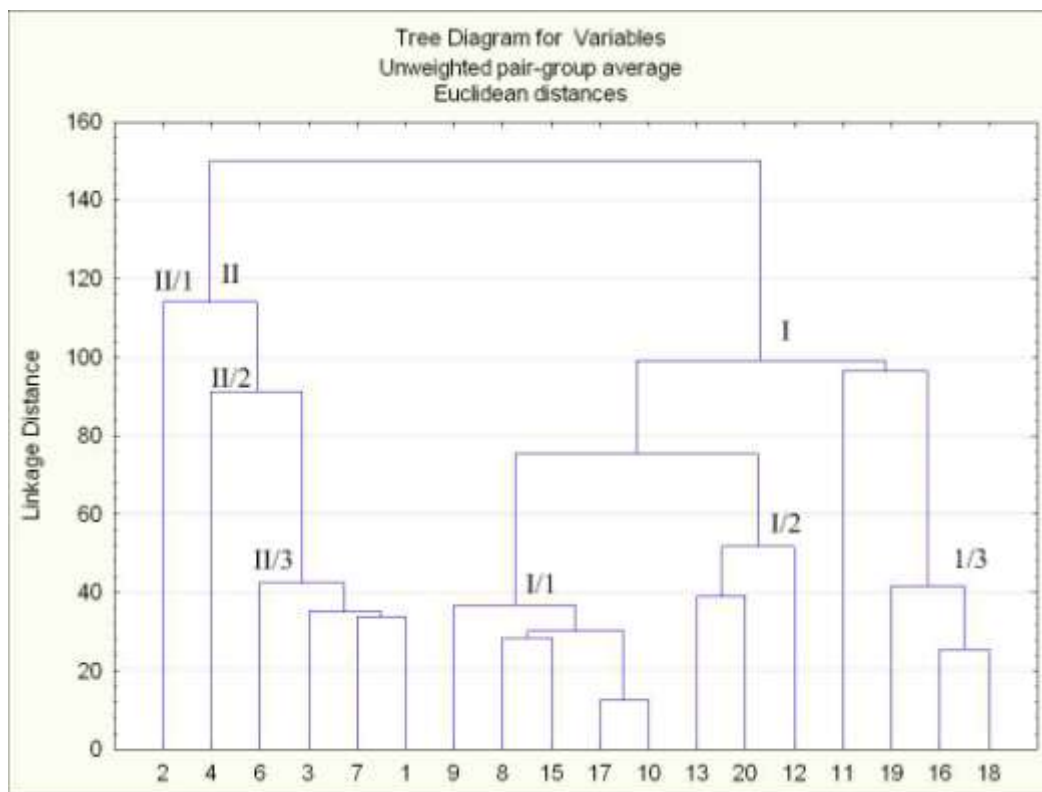


Рисунок 30 – Кластерный анализ по совокупности морфологических параметров на основе расстояний Махаланобиса

Внутри кластера II с участием *P. grandiflora* обособлены разреженные березовые леса (1 – Александровские сопки, 6 – Илек, 7 – Кутушево, 3 – Еныпаево). В отдельные ветви выделились ценопопуляции: Мокрая (4) и Свердловское (2). По-видимому, морфологические признаки двух последних ценопопуляций существенно отличаются от других в связи с условиями произрастания растений. В ценопопуляции Мокрая *P. grandiflora* произрастает на лугу, расположенном на опушке березового леса, а в ценопопуляции Свердловское – в сомкнутом березовом лесу.

Из сравнений расстояния Махаланобиса между разными ценопопуляциями *P. grandiflora* в обследованном регионе следует, что ценопопуляция Александровские сопки наиболее удалена от ценопопуляции Свердловское, что,

по-видимому, связано в первую очередь с разницей по кислотности почвы и доступности в почве азота.

Анализ ценопопуляций по комплексу признаков листа, побега и соцветия показал, что наиболее удалены друг от друга ценопопуляции Большие Ключи (9) – луговое сообщество и Северка (18), расположенная в сосновом лесу. Этот факт дополнительно подтверждает сделанный ранее вывод о существовании разницы во внешнем облике растений *P. vulgaris*, взятых из разных местообитаний.

Таким образом, изучение изменчивости *P. vulgaris* на территории Среднего и Южного Урала показало, что признаки вегетативной сферы и соцветия варьируют на низком и среднем уровне. В разных условиях произрастания морфологические признаки у вида *P. vulgaris* варьируют сходным образом. В характере изменчивости отмечена признакоспецифичность – независимо от типа сообщества 14 из 20 морфологических признаков листа, соцветия и побега имеют одинаковый уровень изменчивости. Исключение составляют признаки: периметр листа, отношение длины листа к его ширине, длина центральной жилки, количество узлов, ширина соцветия и диаметр стебля. Самыми пластичными признаками, которые реагируют на изменения условий среды, оказались площадь листа, средняя высота зубчика, суммарная длина жилок на листе, ширина центральной жилки, высота, длина соцветия и отношение длины соцветия к ширине. Установлены таксоноспецифические низковариабельные признаки *P. vulgaris*: периметр листа, отношение длины к ширине листа и количество узлов. У вида *P. vulgaris* по средним значениям коэффициентов вариации наиболее изменчивы признаки вегетативной и генеративной сферы растений из сосновых лесах, наименее – из луговых сообществ.

По морфометрическим признакам установлена дифференциация растений *P. vulgaris*, произрастающих в разных биотопах, обусловленная различиями в экологических условиях. Морфологические признаки листа *P. vulgaris* являются наиболее пластичными, вносят большой вклад в экологическую изменчивость. Обнаружена тенденция к сокращению размерных признаков вегетативной и генеративной сферы *P. vulgaris* в луговых сообществах, в березовых лесах

отмечено увеличение габитуса растений, в сосновых лесах – увеличиваются показатели жилок листа (суммарная длина жилок на листе, сумма жилок в расчете 1 кв. см). С помощью метода главных компонент и регрессионного анализа установлено, что *P. vulgaris* из березовых и сосновых лесов крупнее, чем растения, растущие на лугах, что связано с недостатком света, увеличением влажности и снижением богатства почвы. Изучение изменчивости *P. vulgaris* в широтном тренде ценопопуляций на исследуемом ареале не показало достоверных отличий.

Изучение изменчивости *P. grandiflora* на границе ареала (на территории Среднего и Южного Урала) показало, что признаки побега и соцветия варьируют на среднем уровне, а листа – на среднем и высоком уровне изменчивости. Независимо от типа сообщества 3 из 20 морфологических признаков листа и побега являются признакоспецифичными: количество листьев, средняя ширина основания зубчика и суммарная длина жилок на листе. Большинство морфологических признаков *P. grandiflora* варьирует в зависимости от типа сообщества. В березовых лесах у *P. grandiflora* большинство признаков вегетативной и генеративной сферы отмечены со средним уровнем изменчивости (13-15 из 20), в отличие от луговых сообществ, где 5 признаков побега – на низком уровне и большинство признаков листа (9 из 20) на высоком уровне изменчивости. Наиболее пластичным признаком, который реагирует на изменение условий среды во всех биотопах, оказалась суммарная длина жилок на листе и средняя высота зубчика. У *P. grandiflora* в луговых сообществах отмечена максимальная вариативность листа и минимальная изменчивость побега и соцветия. Обратная закономерность отмечена для *P. grandiflora* в березовых лесах.

Установлена дифференциация растений *P. grandiflora* по морфометрическим признакам, произрастающих в разных биотопах, обусловленная различиями в экологических условиях. Морфологические признаки листа *P. grandiflora* являются наиболее пластичными, вносят большой вклад в экологическую изменчивость. Обнаружена тенденция к увеличению

габитуса *P. grandiflora* в березовых лесах. В луговых сообществах *P. grandiflora* имеет крупное соцветие, высокие значения диаметра стебля и ширины черешка при меньших размерах листа и побега. В разреженных березовых лесах у *P. grandiflora* увеличиваются размерные показатели жилок и отношение длины соцветия к его ширине. Метод главных компонент и регрессионный анализ данных показал связь морфометрических признаков с кислотностью и уровнем доступного азота в почве. Растения *P. grandiflora* из березовых лесов имеют крупные надземные вегетативные органы и небольшие соцветия, а для особей, растущих на лугах, отмечена обратная закономерность. Географическая изменчивость *P. grandiflora* проявляется в широтном градиенте, а именно, с севера на юг происходит изменение формы листа от яйцевидно-продолговатой до ланцетной, и увеличению ширины основания зубчиков.

ГЛАВА 5. СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

PRUNELLA VULGARIS L. И PRUNELLA GRANDIFLORA L.

5.1. Состав и характер распределения фенолкарбоновых кислот в листьях

Одним из важных направлений изучения внутривидового разнообразия является оценка изменчивости биохимических признаков природных популяций растений (Куркин, 2004; Высочина, 2008). Результаты подобных исследований применяются для решения целого ряда теоретических вопросов систематики, микроэволюции и практических задач фармакогнозии (Алексеева и др., 1998; Высочина, 1999; Жирова и др., 2001; Храмова, Высочина, 2010; Карпова, Каракулов, 2011; Коцупий и др., 2012). Исследование влияния экологических факторов на природные популяции лекарственных растений, главным образом, на содержание в них биологически активных соединений особенно важны, поскольку позволяют выявить оптимальные районы и сообщества для заготовки качественного сырья (Гозин, 1972; Крылова, Тембаля, 1976; Крылова, Прокошева, 1979; Миронов, 1980; Миронов, 1983; Харборн, 1985; Гуляева, 2003; Филиппова, 2003; Маняхин и др., 2011; Васфилова и др., 2014). Исходя из этого, одной из задач исследования было проведение сравнительного биохимического анализа растений из разных экологических сообществ на территории Среднего и Южного Урала.

Проведенный нами хроматографический анализ исследуемых видов черноголовок подтвердил наличие в них фенольных соединений (Болотник и др., 2013). Качественный состав фенолкарбоновых кислот в листьях растений *P. vulgaris* и *P. grandiflora* исследовали методом обращенно-фазовой ВЭЖХ (Рисунок 31 - 35). Растения собраны на территории Среднего Урала в 2011 году в период цветения.

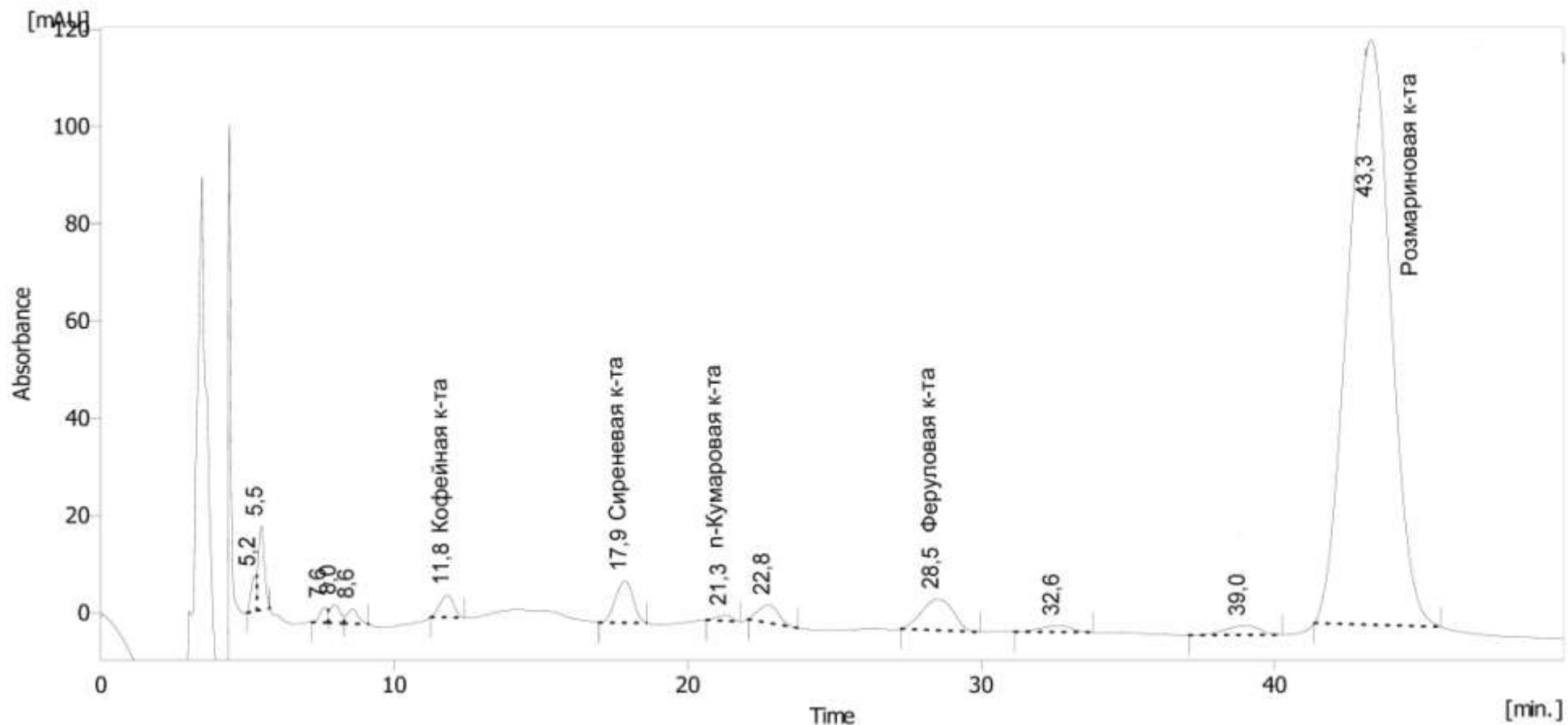


Рисунок 31 – Хроматограмма метанольного экстракта листьев *P. grandiflora* (Свердловское)

По оси абсцисс – время удерживания, t_R , мин; по оси ординат – оптическая плотность, е.о.п.

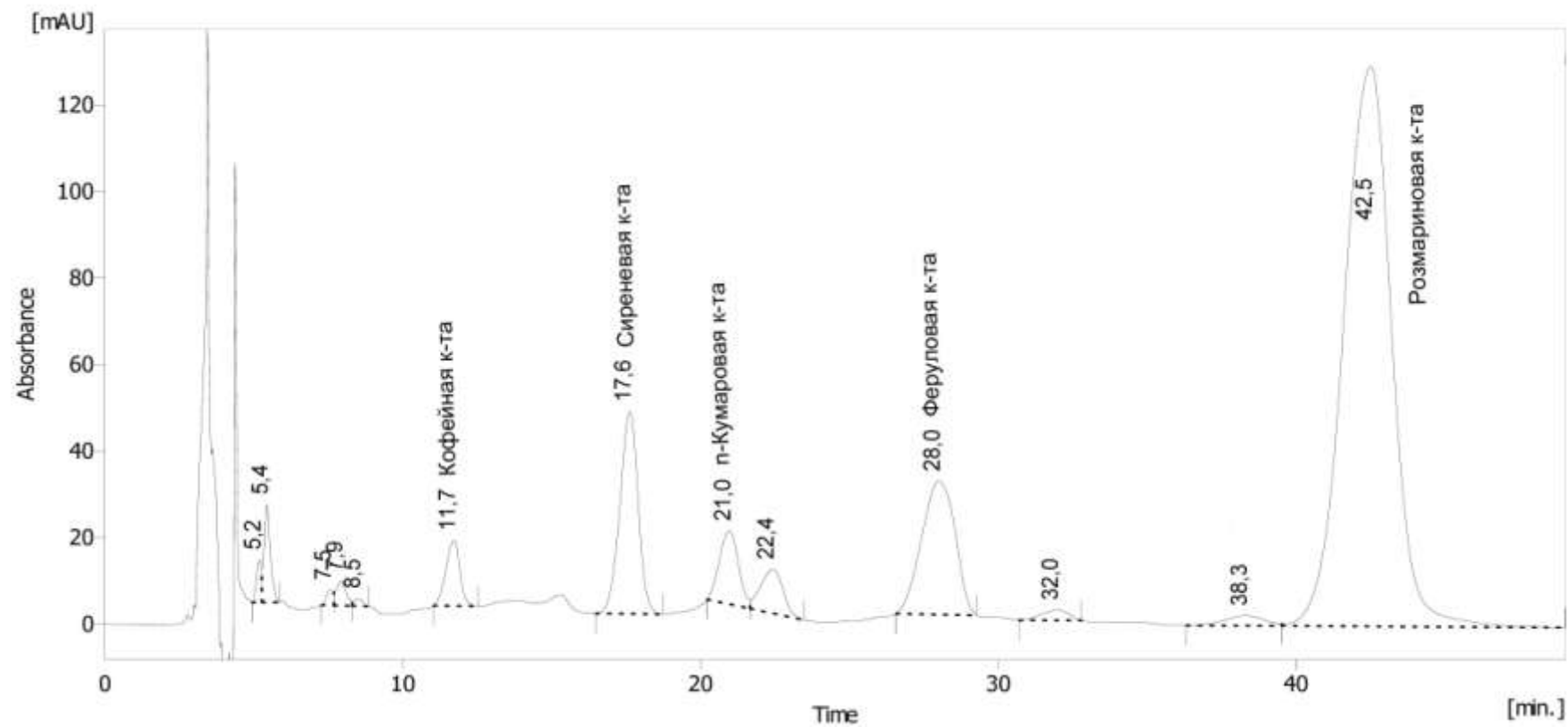


Рисунок 32 – Хроматограмма метанольного экстракта листьев *P. grandiflora* (Мокрая)

По оси абсцисс – время удерживания, tR, мин; по оси ординат – оптическая плотность, е.о.п.

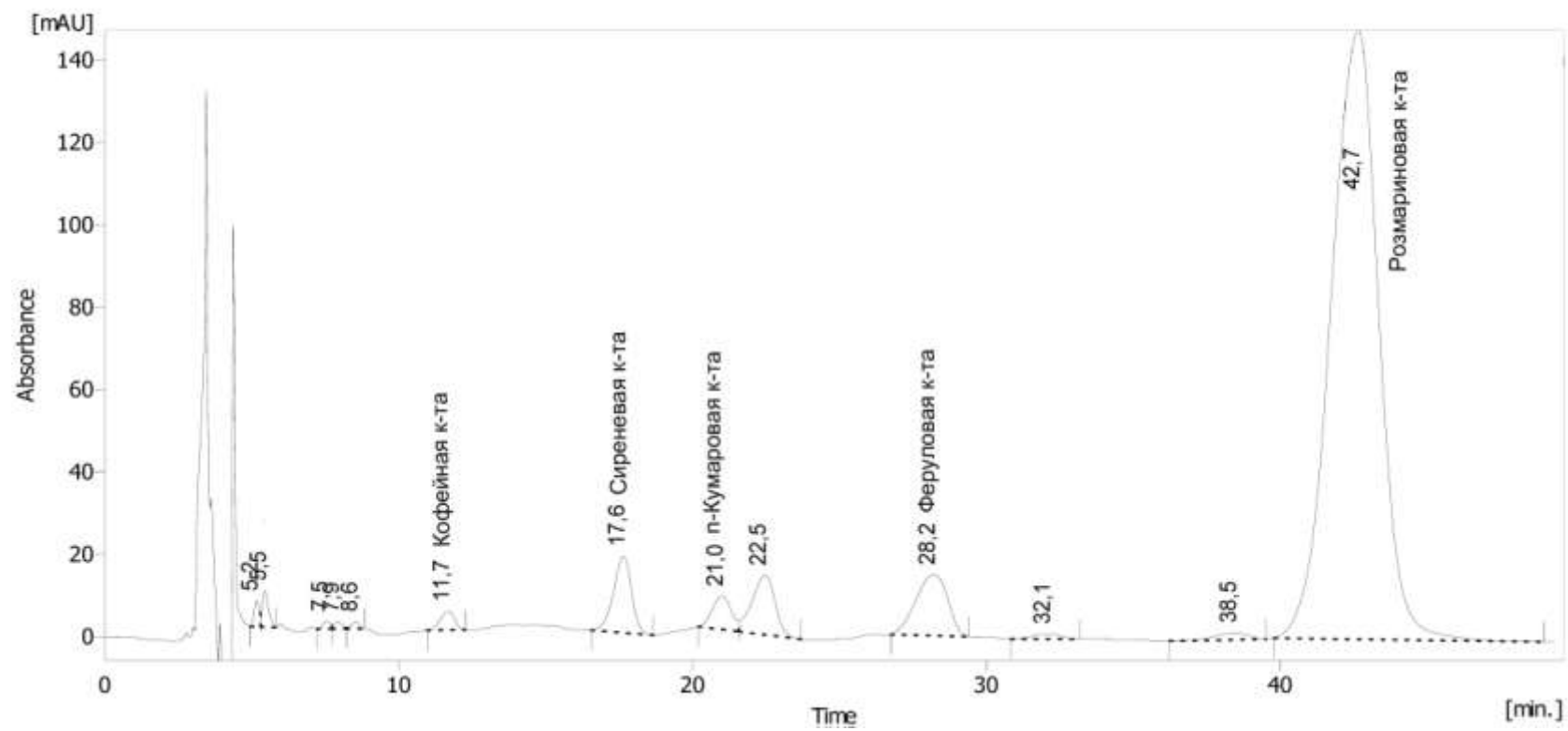


Рисунок 33 – Хроматограмма метанольного экстракта листьев *P. grandiflora* (Александровские сопки)

По оси абсцисс – время удерживания, t_R , мин; по оси ординат – оптическая плотность, е.о.п.

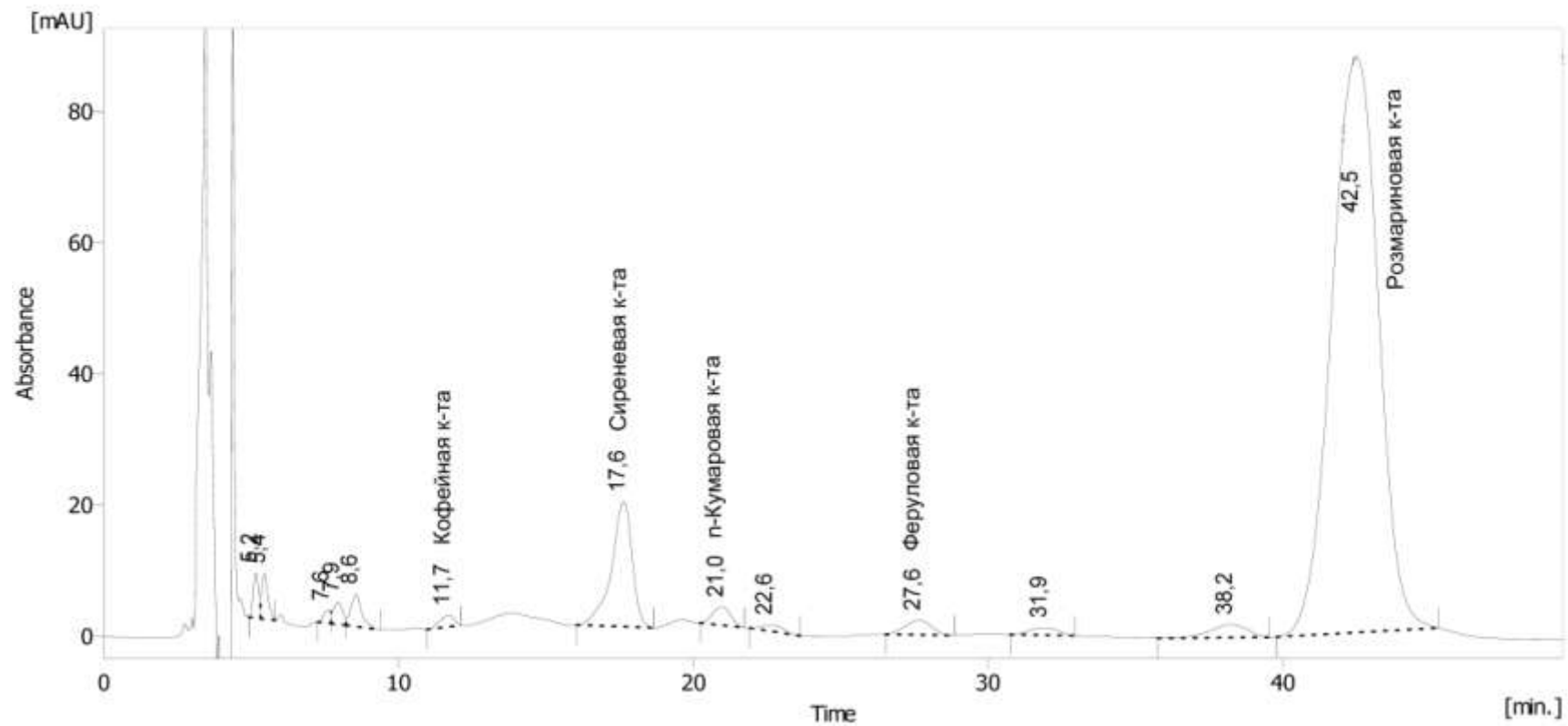


Рисунок 34 – Хроматограмма метанольного экстракта листьев *P. vulgaris* (Кургатово)

По оси абсцисс – время удерживания, tR, мин; по оси ординат – оптическая плотность, е.о.п.

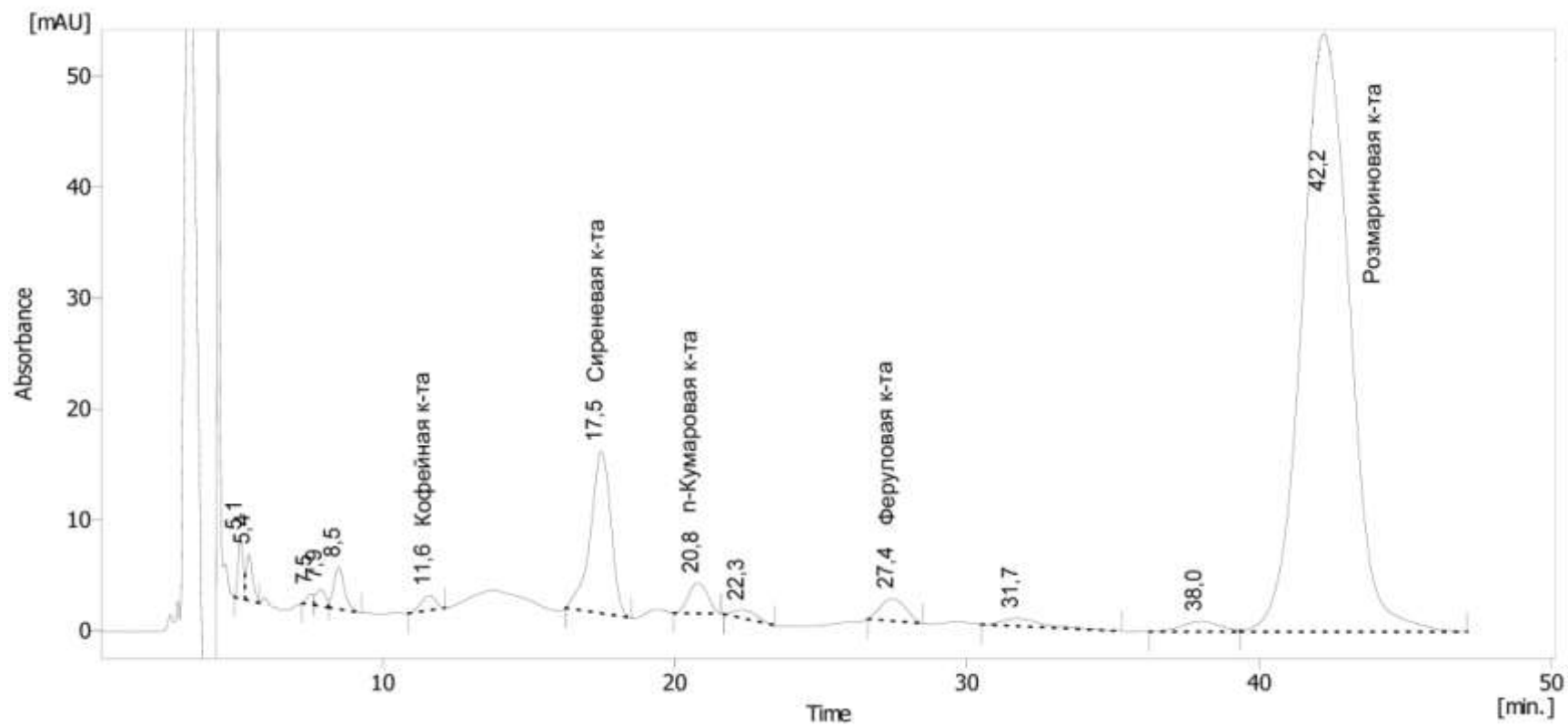


Рисунок 35 – Хроматограмма метанольного экстракта листьев *P. vulgaris* (Нижний Иргинск)

По оси абсцисс – время удерживания, t_R , мин; по оси ординат – оптическая плотность, е.о.п.

Проанализированы растения *P. grandiflora* из трех местообитаний в разных эколого-ценотических условиях – сомкнутый березовый лес (Свердловское), луговое сообщество (Мокрая) и разреженный березовый лес (Александровские сопки), а также *P. vulgaris* из двух местообитаний – елово-сосновый лес (Нижний Иргинск), луговое сообщество (Кургатово). При хроматографировании экстрактов листьев *P. grandiflora*, *P. vulgaris* установлено 5 пиков, соответствующих фенолкарбоновым кислотам, которые идентифицированы на основании сравнения значений времени удерживания (tR) веществ-свидетелей на хроматограмме: кофейная, сиреневая, *n*-кумаровая, феруловая и розмариновая (Таблица 12). По качественному составу фенолкарбоновых кислот у двух видов различий не обнаружено. Сиреневая кислота в листьях *P. vulgaris*, *P. grandiflora* была идентифицирована впервые (Болотник и др., 2012а).

Для анализа межпопуляционных различий были взяты *P. grandiflora* и *P. vulgaris* в луговых и лесных сообществах (Таблица 12). Содержание фенолкарбоновых кислот в листьях растений *P. grandiflora* в луговом сообществе составляет 66,4 мг/г, в сомкнутом березовом лесу – 46,8 мг/г; у *P. vulgaris* – 35,6 мг/г и 21,9 мг/г соответственно. Таким образом, сравнительный анализ показал, что листья растений *P. grandiflora* и *P. vulgaris* из луговых сообществ содержали фенолкарбоновых кислот больше, чем из лесных сообществ. *P. grandiflora* из разреженных березовых лесов содержит одинаковое количество фенолкарбоновых кислот (66,4 мг/г) с растениями из луговых сообществ (66,5 мг/г). Следует отметить, что по сумме фенолкарбоновых кислот в листьях вид *P. grandiflora* превосходит *P. vulgaris* примерно в 2 раза как в луговых, так и в лесных сообществах.

Соотношение индивидуальных фенолкарбоновых кислот и их содержание варьирует у видов черноголовки из разных местообитаний. Содержание розмариновой кислоты в *P. grandiflora* (41,77-52,39 мг/г) выше, чем в *P. vulgaris* (17,88-31,17 мг/г). Максимальные значения содержания фенолкарбоновых кислот отмечены для листьев *P. grandiflora* из Александровских сопки, а минимальные значения – для листьев растений *P. vulgaris* из Нижнего Иргинска.

Сравнительный анализ содержания фенолкарбоновых кислот у двух видов показал, что максимальное содержание кофейной, сиреневой и феруловой кислот отмечено у *P. grandiflora* в луговом сообществе Мокрая. Максимальное содержание п-кумаровой кислоты и розмариновой кислоты отмечено у *P. grandiflora* в Александровских сопках. Диапазон содержания феруловой кислоты в *P. grandiflora* шире и значения выше (от 1,62 до 8,26 мг/г), чем у *P. vulgaris* (от 0,41 до 0,44 мг/г). Сиреневой кислоты накапливается у *P. grandiflora* 1,21- 6,59 мг/г, а у *P. vulgaris* – 2,33-2,81 мг/г. В *P. grandiflora* и *P. vulgaris* кофейной кислоты содержится 1,13- 1,60 мг/г и 0,40 -0,64 мг/ г, соответственно. Диапазон содержания п - кумаровой кислоты составляет в *P. grandiflora* от 0,82 до 3,82 мг/г, у *P. vulgaris* – от 0,60 до 0,83 мг/г. Как показали результаты исследований, в листьях *P. grandiflora* содержание большинства фенолкарбоновых кислот было выше, чем у *P. vulgaris*.

Во всех изученных сообществах у обоих видов доминирует розмариновая кислота: у *P. grandiflora* она составляет 70- 89 % от суммы фенолкарбоновых кислот, у *P. vulgaris* – 82- 88 % . В листьях *P. grandiflora* отмечено до 12,5 % от суммы феруловой кислоты, до 9,9 % – сиреневой кислоты, до 5,8 % – п-кумаровой кислоты, до 2,8 % – кофейной кислоты. В *P. vulgaris* отмечено до 10,7 % сиреневой кислоты от суммы кислот, остальные исследуемые вещества не превышали 3,8 %.

Характер распределения компонентов в процентном соотношении от суммы фенолкарбоновых кислот различается не только по видам *Prunella*, но и по местообитаниям.

Таблица 12 – Содержание фенолкарбоновых кислот в листьях растений рода *Prunella* (в мг/г)

N*/вещество	t _R , мин	λ, нм	Содержание фенолкарбоновых кислот				
			<i>P. grandiflora</i>			<i>P. vulgaris</i> /	
			Свердловское/сомкнутый березовый лес **	Мокрая/луговое сообщество	Александровские сопки/разреженный березовый лес	Кургатово/луговое сообщество	Нижний Иргинск/сосновый лес
1.Кофейная кислота	11,6	217, 234, 335	1,33±0,10	1,60±0,05	1,13±0,03	0,64±0,01	0,40±0,02
2.Сиреневая кислота	17,5	219, 270	1,21±0,04	6,59±0,01	3,90±0,27	2,81±0,06	2,33±0,14
3.п-Кумаровая кислота	20,8	228, 299, 310	0,82±0,03	3,44±0,08	3,82±0,03	0,60±0,01	0,83±0,04
4.Феруловая кислота	27,4	215, 292, 318	1,62±0,02	8,26±0,90	5,25±0,02	0,41±0,01	0,44±0,03
5.Розмариновая кислота	42,2	200, 220, 234	41,77±1,49	46,49±2,03	52,39±1,69	31,17±0,39	17,88±0,98
Сумма			46,75	66,38	66,49	35,63	21,88

Примечание – * - номер пика ** - Вид, пункт сбора, местообитание t_R – время удерживания, λ – УФ спектр вещества

Для *P. grandiflora* в луговых и разреженных березовых лесах получен следующий одинаковый ряд индивидуальных веществ в порядке их возрастания: кофейная кислота (1,6-2,3 %), п - кумаровая кислота (5,2-5,8 %), сиреневая кислота (5,9-9,9 %), феруловая кислота (7,9-12,5 %), розмариновая кислота (70,1-78,8 %). Для *P. grandiflora* в сомкнутом березовом лесу отмечена другая последовательность компонентов фенолкарбоновых кислот: п - кумаровая кислота (0,7 %), сиреневая кислота (2,6 %), кофейная кислота (2,8 %), феруловая (3,5 %) и розмариновая кислота (89,4 %). Для *P. vulgaris* в луговом сообществе получен следующий ряд индивидуальных веществ в порядке их возрастания: феруловая кислота (1,1 %), п - кумаровая кислота (1,7 %), кофейная (1,8 %), сиреневая (7,9 %), розмариновая (87,5 %). Для *P. vulgaris* в елово-сосновом лесу меняется ряд компонентов следующим образом: кофейная кислота (1,8 %), феруловая кислота (2,0 %), п-кумаровая кислота (3,8 %), сиреневая (10,7 %) и розмариновая кислота (81,7 %).

Таким образом, у *P. grandiflora* независимо от условий произрастания доминируют розмариновая и феруловая кислоты. Процентное соотношение кофейной, п-кумаровой и сиреневой кислот меняется у *P. grandiflora* в разных эколого-ценотических условиях. У *P. vulgaris* из луговых сообществ и в елово-сосновых лесах доминируют сиреневая и розмариновая кислоты, процентное соотношение остальных кислот также меняется в зависимости от биогеоценоза.

5.2. Сравнительный анализ содержания фенольных соединений и розмариновой кислоты в листьях

В настоящее время возрос интерес к лекарственным растениям, обладающим антиоксидантной активностью, препятствующей процессам свободнорадикального окисления в живых организмах. Ответственными за проявление антиоксидантной активности в растениях являются фенольные соединения, которые выступают как метаболические регуляторы, увеличивают способность организма к адаптации, устраняют негативные процессы и повреждения в клетках (Запрометов, 1971; Запрометов, 1974; Blokhina, 2003;

Костюк, Потапович, 2004; Грибова, 2008). Из литературных источников (гл. 1) известно, что розмариновая кислота входит в группу фенолкабоновых кислот и является эффективным натуральным антиоксидантом. Таким образом, чем больше фенольных соединений и розмариновой кислоты содержится в растении, тем более эффективно его использование в защите от свободнорадикальных патологий. Однако все известные растения, содержащие розмариновую кислоту, произрастают за рубежом и в южных зонах европейской части России. Актуальным является поиск растений с высоким содержанием розмариновой кислоты, произрастающих в России.

Сравнительное исследование содержания розмариновой кислоты в растениях *P. grandiflora* и *P. vulgaris* проводили в листьях за период 2011 - 2014 гг. в разных местообитаниях Среднего и Южного Урала в период цветения. Нами были проведены исследования по накоплению розмариновой кислоты в 13 местообитаниях *P. vulgaris* и 7 местообитаниях *P. grandiflora* по средней пробе в ценопопуляции (Таблица 13).

Зарубежными учеными было проведено изучение содержания розмариновой кислоты в *P. vulgaris* и *P. grandiflora*, произрастающей в Турции в 2009 (Sahin et al., 2014) и 2011 году (Sahin et al., 2011). В 2009 году содержание розмариновой кислоты у *P. vulgaris* составило 13,90 мг/г, у *P. grandiflora* – 20,59 мг/г. В 2011 году у *P. vulgaris* и *P. grandiflora* отмечены сходные диапазоны значений содержания розмариновой кислоты: от 1,19 до 38,28 мг/г – в *P. vulgaris*, от 0,70 до 36,45 мг/г – в *P. grandiflora* (Sahin et al., 2011). Согласно полученным нами данным в 2011 году (Таблица 13), содержание розмариновой кислоты в *P. grandiflora* на ее северной границе ареала выше, чем в южных местообитаниях в один и тот же год: от 41,77 до 52,39 мг/г. Диапазон содержания розмариновой кислоты в листьях *P. grandiflora* выше, чем у *P. vulgaris* (от 17,88 до 31,17 мг/г). У *P. vulgaris* верхний предел диапазона значений содержания розмариновой кислоты одинаковый с более южными ценопопуляциями.

Таблица 13 – Содержание розмариновой кислоты в листьях *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в 2011 – 2014 гг. в разных местообитаниях в период цветения (мг/г)

Растение	Место произрастания	Розмариновая кислота, мг/г
2011 г.		
<i>P. grandiflora</i>	Свердловское	41,77±1,49
	Мокрая	46,49±2,03
	Александровские сопки	52,39±1,69
<i>P. vulgaris</i>	Нижний Иргинск	17,88±1,93
	Кургатово	31,17±0,39
2012 г.		
<i>P. grandiflora</i>	Свердловское	42,50±0,84
	Мокрая	47,33±1,23
	Александровские сопки	64,1±2,24
	Кутушево	27,20±0,86
	Илек	32,07±0,68
<i>P. vulgaris</i>	Нижний Иргинск	30,37±0,99
	Сысерть (Биостанция УрФУ)	30,71±0,78
	Орловка	32,58±1,22
	Хрустальная	33,72 ±1,9
2013 г.		
<i>P. grandiflora</i>	Еньшаево	33,06±0,36
<i>P. vulgaris</i>	Гусельниково	22,68±0,98
	Байкалово	22,09±1,47
	Алтынное	7,3±0,7
	Киселево	20,34±1,3
	Большие Ключи	22,09±1,47
2014		
<i>P. vulgaris</i>	Усть-Утка	25,92±1,1
	Северка	9,42±0,93
	Иткуль	26,97±1,96

В 2012 г. диапазон содержания розмариновой кислоты в листьях *P. grandiflora* выше, чем у *P. vulgaris*: у *P. grandiflora* составляет от 27,20 до 64,1

мг/г, а у *P. vulgaris* – от 30,37 до 33,72 мг/г. В листьях растений *P. grandiflora* отмечено розмариновой кислоты больше в Александровских сопках (разреженный березовый лес), чем в местообитании Свердловское (сомкнутый березовый лес) и Мокрая (луговое сообщество). Узкий диапазон накопления розмариновой кислоты у *P. vulgaris*, вероятно, связан с тем, что сбор растений проводили в пределах сходных сосновых сообществах. В самой южной точке (Орловка) два климатических показателя были максимальными: сумма осадков за вегетационный сезон и сумма эффективных температур (температура воздуха выше 5°C). Однако, содержание розмариновой кислоты в листьях *P. vulgaris* этой точке оказалось незначительно выше, чем в более северных популяциях (Нижний Иргинск, Сысерть) в 2012 году. Крайние точки удалены друг от друга на 224 км.

Содержание розмариновой кислоты определяли в ценопопуляциях *P. grandiflora* (Александровские сопки, Мокрая и Свердловское) и *P. vulgaris* (Нижний Иргинск) за 2011 – 2012 год (Таблица 13). У *P. grandiflora* в Александровских сопках значения содержания розмариновой кислоты в 2012 году выше (64,1 мг/г), чем в 2011 году (52,39 мг/г). В местообитаниях Мокрая и Свердловское содержание розмариновой кислоты остается таким же высоким. У *P. vulgaris* в точке Нижний Иргинск накапливается исследуемого вещества в два раза больше (30,37 мг/г) в 2012 г., чем в 2011 году (17,88 мг/г). Таким образом, динамика накопления розмариновой кислоты в листьях *P. grandiflora*, *P. vulgaris* по двум годам показала аналогичные закономерности, что, вероятно, связано с более теплым и влажным вегетационным сезоном в 2012 году.

В 2013 году у *P. grandiflora* была обследована одна ценопопуляция Еныпаево, для которой получили значение содержание розмариновой кислоты: 33,06 мг/г. Для *P. vulgaris* диапазон накопления розмариновой кислоты составил от 7,3 до 22,68 мг/г.

Содержание розмариновой кислоты в листьях *P. vulgaris* в части местообитаний значительно ниже по сравнению со средними значениями для вида в определенный год сбора: Алтынное (2013), Северка (2014). Анализ условий

произрастания черноголовки обыкновенной в пунктах сбора (Рисунок 1, 2) позволяет объяснить этот факт. Следует отметить высокую рекреационную нагрузку в точке Северка, поскольку она находится вблизи г. Екатеринбурга. Содержание розмариновой кислоты в листьях в этот же год (2014) в местообитаниях Усть-Утка и Иткуль было в два раза выше. Ценопопуляция, обследованная в 2013 г. у с. Алтынное, находилась на территории искусственных елово-лиственничных насаждений – не типичное местообитание для данного вида. По-видимому, в условиях с высокой антропогенной нагрузкой и не вполне типичных сообществах для данного вида содержание розмариновой кислоты в листьях *P. vulgaris* существенно снижается.

Алексеевой Л.И и Каневым В.А. (2014) проводилось изучение содержания розмариновой кислоты в *P. vulgaris*, произрастающей в Республике Коми в различных органах. Было отмечено более низкое содержание розмариновой кислоты в листьях растений *P. vulgaris* (от 0,99 до 8,42 мг/г) по сравнению с нашими данными (от 9,42 до 26,97 мг/г).

При изучении содержания фенольных соединений в растениях *P. grandiflora* и *P. vulgaris* в 2011 году было показано, что в *P. grandiflora* накапливается от 61,90 до 80,00 мг/г, в *P. vulgaris* – от 34,56 до 75,19 мг/г (Таблица 14). У растений *P. grandiflora*, интродуцированных в Ботаническом саду УрО РАН, содержание фенольных соединений выше (76,2 мг/г), чем в растениях, собранных в естественных условиях произрастания – Александровские сопки (71,5 мг/г). У интродуцированных растений *P. vulgaris* (Нижний Иргинск) данный показатель почти в три раза выше, чем у растений из природы. У зарубежных авторов встречаются работы по сравнительной характеристике накопления фенольных соединений у *P. vulgaris* в естественных условиях произрастания и в условиях интродукции (Sarosi et al., 2011).

Таблица 14 – Содержание фенольных соединений и розмариновой кислоты у *P. grandiflora* и *P. vulgaris* в естественных условиях произрастания и в условиях интродукции в 2011 г.

Растение	Место произрастания	Фенольные соединения ,	Розмариновая кислота, мг/г
<i>P. grandiflora</i>	Свердловская область, Красноуфимский район, с. Свердловское	61,90±3,09	41,77±0,49
<i>P. grandiflora</i>	Свердловская область, Красноуфимский район, г. Мокрая	80,00±4,28	46,49±0,99
<i>P. grandiflora</i>	Свердловская область, Красноуфимский район, Александровские Сопки	71,52±4,35	52,39±1,02
<i>P. grandiflora</i>	Свердловская область, Ботанический сад УрО РАН. Интродуцирован из Красноуфимского района, Александровские Сопки	76,20±4,81	53,00±0,09
<i>P. vulgaris</i>	Свердловская область, Красноуфимский район, Нижний Иргинск	34,56±1,79	17,88±1,93
<i>P. vulgaris</i>	Свердловская область, Ботанический сад УрО РАН. Интродуцирован из Красноуфимского района, Нижний Иргинск	75,19±4,22	48,18±0,62

Содержание фенольных соединений в культуре увеличивается на 40-45 %, а розмариновой кислоты на 4-61 %. Авторы предположили, что изменение климатических условий (высокие температуры, полутень) способствуют значительному увеличению содержания розмариновой кислоты.

Содержание розмариновой кислоты в *P. grandiflora* (41,77-53,00 мг/г) выше, чем в *P. vulgaris* (17,88-48,18 мг/г) (Таблица 14). Сравнимое количество розмариновой кислоты обнаружено только у *Melissa officinalis* – 50,7 мг/г (Kim et al., 2010). Однако *M. officinalis* требовательна к свету и теплу, имеет низкую зимостойкость, большинство особей при интродукции на Среднем Урале выпадает через 2-3 года (Васфилова, 2011). Напротив, *P. grandiflora* и *P. vulgaris* легко интродуцируются вегетативно и семенами, имеют высокую всхожесть семян — 95 % (показано нами).

В условиях интродукции содержание розмариновой кислоты у *P. grandiflora* остается на том же уровне – 53,0 мг/г (Таблица 14), а у *P. vulgaris* – увеличивается в 2,5 раза.

Результаты исследований показали, что *P. grandiflora* и *P. vulgaris* являются перспективными источниками фенольных соединений и розмариновой кислоты (Алексеева, 2012; Болотник, 2012; Болотник и др., 2012б; Алексеева, Болотник, 2013б). В *P. grandiflora* установлено более высокое содержание розмариновой кислоты, чем у *P. vulgaris* на Среднем и Южном Урале. По нашим результатам в интродукции *P. grandiflora* и *P. vulgaris* содержание розмариновой кислоты и фенольных соединений остается таким же высоким, как в естественных условиях произрастания или увеличивается. Виды *P. grandiflora* и *P. vulgaris* перспективны в качестве возможной замены некоторых официальных видов, менее адаптированных к климатическим условиям Среднего Урала.

5.3. Динамика накопления розмариновой кислоты в органах *Prunella vulgaris* L. и *Prunella grandiflora* L.

В результате исследований качественного состава и содержания индивидуальных веществ фенольного комплекса было выявлено доминирующее соединение среди фенолкарбонвых кислот – розмариновая кислота. Одной из задач исследования является изучение особенностей распределения розмариновой кислоты в органах растений *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в естественных условиях произрастания. Изучение динамики накопления розмариновой кислоты имеет не только фундаментальное, но и практическое значение для оценки возможности использования этих видов в качестве лекарственного сырья.

Содержание и распределение розмариновой кислоты в *P. vulgaris* и *P. grandiflora* на Среднем и Южном Урале до настоящего времени не было исследовано. Мяделец М.А. и др. (2014) исследовали содержание различных групп биологически активных веществ в *P. vulgaris*, произрастающей в Новосибирской области, в зависимости от фазы развития. Наибольшая концентрация БАВ отмечена для листьев и соцветий в период от бутонизации до цветения. Для *P. vulgaris* показано, что высокие концентрации розмариновой кислоты обнаружены весной, низкие концентрации – в течение лета и осени. (Chen et al., 2012).

Исследование динамики накопления розмариновой кислоты проводили в различных органах *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в естественных условиях произрастания на Среднем и Южном Урале в 2012 году. Для *P. grandiflora* отмечено максимальное накопление розмариновой кислоты в листьях и корнях в период цветения (Рисунок 36). Динамика содержания розмариновой кислоты в стеблях *P. grandiflora* носит более консервативный характер, то есть мало изменяется в период вегетации, цветения и плодоношения. В соцветиях максимальные концентрации розмариновой кислоты отмечены в цветение, в фазу плодоношения ее содержание значительно снижается. В листьях содержание розмариновой кислоты повышается от вегетации к цветению, в фазу

плодоношения количество ее снижается до прежнего уровня. Установлено, что наиболее предпочтительной для сбора является фаза цветения, так как накапливается максимальное количество розмариновой кислоты во всей надземной части растения.

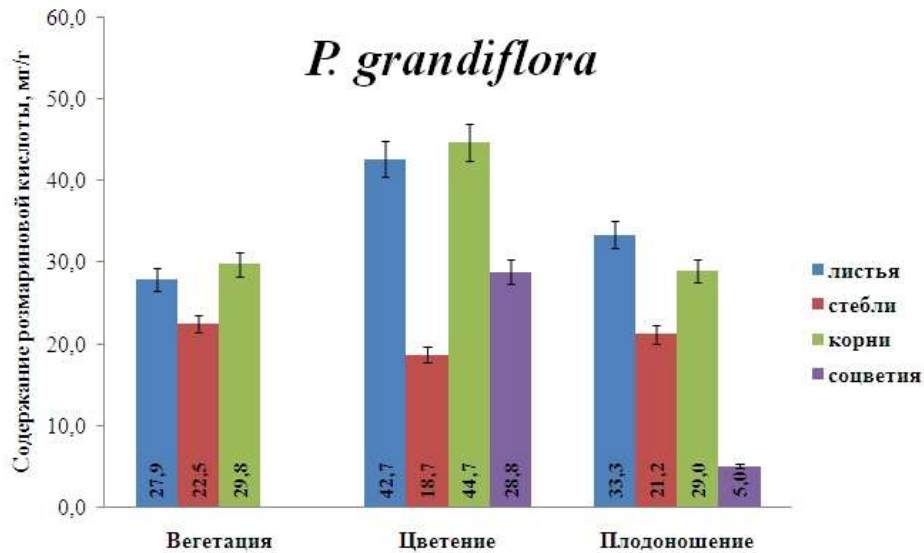


Рисунок 36 – Содержание розмариновой кислоты в органах *P. grandiflora* в различные фазы (мг/г)

Как показали результаты исследований, для *P. vulgaris* характерно максимальное накопление розмариновой кислоты в листьях в период вегетации и в соцветиях в фазе цветения (Рисунок 37). В стеблях максимальная концентрация розмариновой кислоты отмечена в фазу вегетации. В фазу цветения в стеблях содержание розмариновой кислоты снижается в два раза. Во время цветения и плодоношения концентрации ее в стеблях одинаковы. Для листьев и стеблей характерно снижение концентрации от вегетации к плодоношению. В соцветиях максимальные концентрации розмариновой кислоты отмечены в цветение, в фазу плодоношения ее содержание значительно снижается. Высокие концентрации розмариновой кислоты обнаружены в фазу вегетации: в листьях, стеблях и корнях *P. vulgaris* накапливаются максимальные концентрации розмариновой кислоты за сезон. Результаты по высокому содержанию розмариновой кислоты в период вегетации согласуются с литературными данными, указанными выше. Для

получения розмариновой кислоты у *P. vulgaris* также можно использовать фазу цветения.

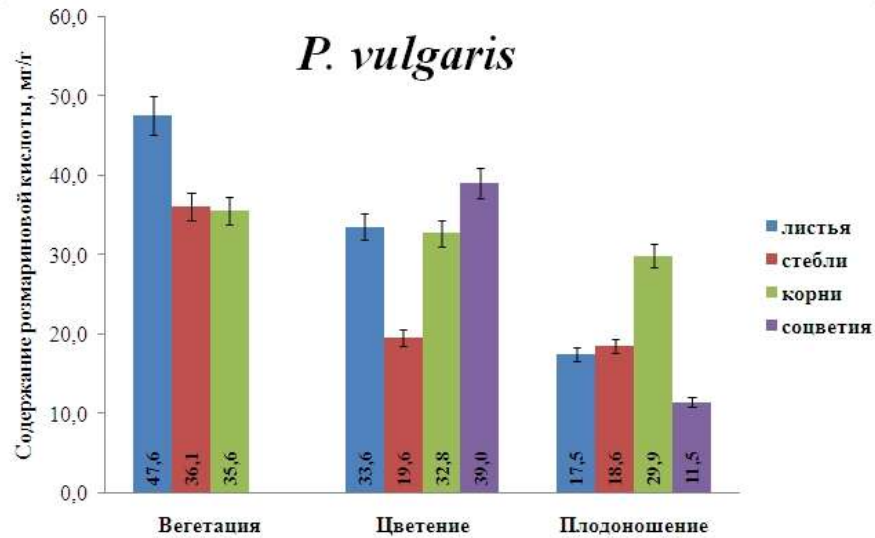


Рисунок 37 – Содержание розмариновой кислоты в органах растения *P. vulgaris* в различные фенофазы (мг/г)

Сравнительная характеристика накопления розмариновой по органам показала, что в фазе вегетации, цветения и плодоношения содержание розмариновой кислоты выше у *P. grandiflora* – в листьях и корнях, а у *P. vulgaris* происходит перераспределение розмариновой кислоты по органам: в вегетацию – в листьях, в цветение – в соцветиях, в плодоношение – в корнях.

Как уже упоминалось ранее, в Китайской фармакопее официальным сырьем являются соцветия *P. vulgaris*, собранные в фазу цветения. Наши результаты указывают на целесообразность сбора растений *P. vulgaris* в период вегетации и цветения, *P. grandiflora* – в период цветения на территории Среднего и Южного Урала. Рекомендуем использовать надземную и подземную часть растений *P. vulgaris*, *P. grandiflora*, так как в корнях отмечена высокая концентрация розмариновой кислоты.

Для изучения динамики накопления розмариновой кислоты у видов *P. vulgaris*, *P. grandiflora* в связи с эколого-ценотическими условиями в различные фенофазы провели анализ в 4 местообитаниях для *P. vulgaris*, произрастающей в сосновых и елово-сосновых лесах и в 5 местообитаниях для *P. grandiflora*,

произрастающей в разреженных березовых лесах и на лугах в 2012 году (Таблица 15, 16).

У *P. vulgaris* в вегетацию содержание розмариновой кислоты соответствовало диапазону 43,19 - 55,13 мг/г в листьях, 33,31 - 40,63 мг/г в стеблях, 31,01 - 43,21 мг/г в корнях (Таблица 15). В фенофазу цветения в листьях *P. vulgaris* накапливается розмариновой кислоты от 30,37 до 33,72 мг/г, в стеблях – от 15,78 до 21,81 мг/г, в корнях – от 38,11 до 45,29 мг/г, в соцветиях – от 24,73 до 61,28 мг/г. В фенофазу плодоношения содержание розмариновой кислоты в органах *P. vulgaris* варьирует в интервале: в листьях – от 11,07 до 23,97 мг/г, в стеблях – от 13,85 до 23,25 мг/г, в корнях – от 21,99 до 37,87 мг/г, в соцветиях – от 6,60 до 16,44 мг/г. У *P. vulgaris* отмечены высокие концентрации розмариновой кислоты во всех органах в фазу вегетации, в соцветия и корнях – в период цветения, в корнях – в период плодоношения.

У *P. grandiflora* в вегетацию содержание розмариновой кислоты соответствовало диапазону 21,48-31,23 мг/г в листьях, 18,23-26,72 мг/г в стеблях, 26,68-32,95 мг/г в корнях (Таблица 16). В фенофазу цветения в листьях *P. grandiflora* накапливается розмариновой кислоты от 27,20 до 64,1 мг/г, в стеблях – от 15,42 до 20,27 мг/г, в корнях – от 36,21 до 51,22 мг/г, в соцветиях – от 24,36 до 40,62 мг/г. В фенофазу плодоношения содержание розмариновой кислоты в органах *P. grandiflora* варьирует в интервале: в листьях – от 28,26 до 40,09 мг/г, в стеблях – от 17,68 до 24,49 мг/г, в корнях – от 21,8 до 44,02 мг/г, в соцветиях – от 0,95 до 12,46 мг/г. В частности, в большинстве точек сбора наименьшие концентрации розмариновой кислоты в органах отмечены в фазе вегетации, максимальное накопление вещества – в фазе цветения в листьях и корнях, высокое содержание розмариновой кислоты показано в листьях и корнях для растений, приступивших к плодоношению. Причины перераспределения розмариновой кислоты по органам пока неизвестны, однако полученный результат указывает на верность нашей рекомендации о целесообразности сбора травы с корнями.

Таблица 15 – Динамика накопления розмариновой кислоты в органах растений *P. vulgaris* из елово-сосновых и сосновых лесов по фенофазам (мг/г)

Местообитание/ Фенофазы	Вегетация			Цветение				Плодоношение			
	листья	стебли	корни	листья	стебли	корни	соцветия	листья	стебли	корни	соцветия
Орловка	44,49±	40,63±	43,21±	32,58±	21,81±	20,47±	41,85±	23,97±	23,25±	21,99±	6,60±
	1,41	1,21	1,45	1,22	0,64	0,76	1,7	0,76	0,67	0,54	0,34
Хрустальная	43,19±	34,51±	32,65±	33,72±	21,67±	27,27±	24,73±	-	-	-	-
	1,39	0,98	1,1	1,9	0,78	0,88	0,69	-	-	-	-
Биос	55,13±	33,31±	31,01±	30,71±	15,78±	45,29±	61,28±	-	-	-	-
	1,52	0,96	0,87	0,78	0,54	1,96	2,6	-	-	-	-
Нижний Иргинск	-	-	-	30,37±	19,25±	38,11±	28,34±	11,07±	13,85±	37,87±	16,44±
	-	-	-	0,99	0,68	1,6	0,89	0,45	0,56	0,67	0,96

Таблица 16 – Динамика накопления розмариновой кислоты в органах растений *P. grandiflora* из разреженных березовых лесов и луговых сообществ по фенофазам (мг/г)

Местообитание/ Фенофазы	Вегетация			Цветение				Плодоношение			
Органы растения	листья	стебли	корни	листья	стебли	Корни	соцветия	листья	стебли	корни	соцветия
Кутушево	21,48± 0,79	22,47± 0,93	26,68± 0,59	27,20± 0,86	19,21± 0,95	46,42± 1,66	24,70± 0,79	28,26± 0,99	24,49± 0,66	24,4± 0,32	1,71± 0,1
Илек	31,23± 0,70	18,23± 0,77	31,95± 0,75	32,07± 0,68	15,42± 0,61	44,90± 1,2	25,67± 0,97	32,67± 0,89	20,89± 0,74	29,1± 0,54	12,46± 0,15
Александровски е сопки	31,07± 0,83	26,72± 0,96	32,95± 0,76	64,1± 2,24	19,71± 0,57	51,22± 1,5	24,36± 0,68	40,09± 1,2	22,67± 0,63	25,53± 0,75	0,95± 0,09
Мокрая	-	-	-	47,33± 1,23	20,27± 0,63	36,21± 1,32	40,62± 0,91	33,80± 0,97	20,05± 0,44	44,02± 0,44	8,03± 0,13
Средний Мунчуг	-	-	-	-	-	-	-	31,82± 0,95	17,68± 0,36	21,8± 0,39	1,94± 0,14

Согласно литературным сведениям, у некоторых видов семейства *Lamiaceae* также выявлено высокое содержание розмариновой кислоты не только в надземной части растений, но и в корнях (Luis, Johnson, 2005). Кроме того, известно, что уровень розмариновой кислоты в значительной степени зависит от условий произрастания (Fletcher et al., 2005).

Таким образом, для заготовки растений *P. vulgaris* с высоким содержанием розмариновой кислоты можно рекомендовать сбор в фазу вегетации и цветения, а у *P. grandiflora* – в фазу цветения. Изучение количественного распределения розмариновой кислоты по органам растения показало, что вне зависимости от фазы развития лист и корень всегда являются одним из основных органов накопления розмариновой кислоты для обоих видов (Алексеева, Болотник, 2013а; Болотник, 2014а, б). Дальнейшие исследования содержания розмариновой кислоты и ее динамики накопления в различных органах лекарственных растений – в черноголовке и других видах, несомненно, окажется весьма полезным для понимания ее роли в жизни растений и использовании в практических целях.

ГЛАВА 6. ВОЗМОЖНОСТИ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ *PRUNELLA VULGARIS L.* И *PRUNELLA GRANDIFLORA L.*

Препараты растительного происхождения с каждым годом становятся все более востребованными на мировом рынке. Растения, содержащие в своем составе розмариновую кислоту, широко используются в фармакологии, фармацевтической промышленности. Ранее, в 5 главе, подробно приведены сведения о содержании этого вещества у видов рода *Prunella* на Урале. Розмариновая кислота обладает противовоспалительной (Al-Sereiti et al., 1999), антиаллергенной (Ito et al., 1998), иммуномодулирующей активностью (Rasool, Ganai, 2013). Розмариновая кислота оказывает значительное ранозаживляющее действие, активизация процессов регенерации происходит за счет более активного появления клеточных элементов в зоне рубцующейся ткани и заполнения дефекта коллагеновыми волокнами (Al-Sereiti et al., 1999). Эти свойства розмариновой кислоты позволяют эффективно применять лекарственные средства на ее основе для лечения ожогов.

В настоящее время используется множество современных лекарственных средств для лечения ожогов. Они препятствуют пересыханию тканей и уменьшают воспалительные процессы, способствуют регенерации покровной ткани. Синтетические лекарственные препараты имеют определенные недостатки: аллергические реакции, раздражение, высокий ценовой диапазон (Кузин и др., 1982). Этот факт является одной из причин применения лекарственных средств растительного происхождения для лечения ожогов. Как правило, фитопрепараты более безопасны, поскольку практически не имеют побочных эффектов и они менее токсичны. Именно поэтому, расширение арсенала лекарственных средств для лечения ожогов на основе лекарственного растительного сырья, содержащего розмариновую кислоту, является актуальным.

В этом аспекте значительный интерес представляет экстракт *P. vulgaris*, *P. grandiflora*. Настой и отвар из надземной части *P. vulgaris* широко используется в

народной медицине: оказывает значительный ранозаживляющий и противовоспалительный эффект при лечении кровотечений различной этиологии, пиококковой инфекции в полости рта и горла, эпилепсии, экссудативном диатезе, злокачественных образованиях (Растительные ресурсы..., 1991).

Целью данной работы являлось обоснование рецептуры новых фитокомпозиций, создание опытных образцов мягких лекарственных форм с экстрактом черноголовки и изучение их возможных особенностей ранозаживляющей активности при термическом ожоге на животных.

Отбор проб растительного сырья проводили в природных популяциях *Prunella* в Красноуфимском районе Свердловской области в фазу цветения в 2012 году. Надземную часть растений *P. vulgaris* и *P. grandiflora* в соотношении 1:1 сушили воздушно - теневым способом и измельчали до размера частиц, проходящих сквозь сито с отверстиями диаметром 1 мм, экстрагировали 96 % этанолом в течение 24 ч при комнатной температуре. Экстракт фильтровали через бумажный фильтр и высушивали на роторном испарителе.

Химический состав сухого экстракта *Prunella* определяли с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии. Для этого сухие экстракты растений (100 мг) экстрагировали 10 мл 96 %-ного этанола. ВЭЖХ проводили на оборудовании «Knauer»: насос Smartline 1000, детектор UV-VIS Smartline 2500 с использованием колонки Kromasil 100-5C18 250 x 4 мм (Eka Nobel, Швеция). Для определения розмариновой кислоты использовали элюент вода – ацетонитрил – фосфорная кислота (85:15:0.05) при скорости элюирования 0.7 мл/мин, длине волны 250 нм. Розмариновую кислоту идентифицировали, сравнивая t_R (время удерживания) с t_R стандартного образца (Sigma-Aldrich, Германия). Количество рассчитывали методом абсолютной градуировки. Нами было получено, что в экстракте *Prunella* содержится 60 % розмариновой кислоты от суммы фенолкарбоновых кислот.

Сухой экстракт добавляли в вазелин-ланолиновую смесь, или карбопол, или гидрокрем (Таблица 17).

Таблица 17 – Состав противоожоговых средств

Наименование компонентов	Содержание компонентов, %				
	К-1	К-2	К-3	К-4	К-5
Вазелин	85	-	-	-	-
Ланолин	7	-	-	-	-
Экстракт черноголовки (<i>P. vulgaris</i> и <i>P. grandiflora</i> (1:1))	5	5	5	-	-
Карбопол	-	1,5	0,25	1,5	0,25
Метилпарабен	-	0,25	-	0,25	-
Пропилпарабен	-	0,25	-	0,25	-
10 % раствор натрия гидроксида	-	2	-	2	-
Глицерин	-	-	2	-	2
Триэтаноламин	-	-	0,3	-	0,3
Воск эмульсионный	-	-	3	-	3
Кукурузное масло	-	-	1	-	1
Глицерилстеарат	-	-	3	-	3
Масло минеральное	-	-	5	-	5
Триглицериды каприловой и каприновой кислот	-	-	3	-	3
Циклометикон	-	-	2	-	2
Масло какао	-	-	3	-	3
Вода	До 100				

Было получено три противоожоговых средства: на основе вазелин-ланолина и экстракта *Prunella* (К-1), на основе карбопола и экстракта *Prunella* (К-2), на основе гидрокрема и экстракта *Prunella* (К-3). В качестве контроля использовали основы карбопола (К-4), гидрокрема (К-5) и нелеченную группу животных (К).

Для предотвращения раздражающего фактора на кожу и слизистые были измерены рН экстракта черноголовки и приготовленных на ее основе мазей (Государственная фармакопея, 1989). Оценка стабильности мазей при хранении

проводилась по методике ускоренного хранения при температуре 40°C (Временная инструкция, 1983).

В доклинических исследованиях противоожоговых средств были использованы следующие животные: белые мыши (массой 18 – 25 г); белые крысы популяции линии Wistar массой 280 – 300 г одного пола одной возрастной группы, кролики породы Шиншилла с массой 2500 – 3600 г. Экспериментальные животные содержались при температуре 20 – 22°C в условиях естественного и искусственного освещения на стандартном рационе питания при свободном доступе к воде и пище (Хабриев, 2005).

Для оценки безопасности противоожоговых средств определяли острую и подострую токсичность на экспериментальных животных в соответствии с руководством по доклиническим исследованиям новых фармакологических веществ (Хабриев, 2005).

Каждое средство К-1, К-2, К-3 проверили на острую токсичность на 30 беспородистых белых мышах, по 10 мышей в каждой группе. Противоожоговые средства вводили внутривентриально через зонд диаметром 2 мм в виде 50 % растворов суспензий. Объем растворов для мышей составил – 0,5мл/10 г. После введения испытуемых средств в указанных объемах, наблюдение за состоянием и поведением животных в первые сутки вели через каждый час, а в последующие 14 дней – один раз в сутки. LD50 мл/кг массы животного не определялось.

Оценку подострой токсичности проводили на 30 крысах, по 10 крыс в каждой группе в течение 7 дней. Испытуемые противоожоговые средства наносили крысам на хвосты.

В целях оценки сенсibiliзирующих свойств противоожоговых средств проводили исследования на 3 кроликах. На подготовленные участки кожи размером 4×4 см правой боковой поверхности живота ежедневно наносили опытные образцы композиций. Аппликации проводили на протяжении 3-х дней. На 4-й день эксперимента проводили разрешающую пробу путем нанесения изучаемых композиций на подобные, ранее подготовленные участки кожи слева. Для оценки местного раздражающего действия вносили противоожоговые

средства К-1, К -2, К-3 за веко правого глаза в дозе 50 мг (левый глаз служил контролем).

Доклинические исследования по ранозаживляющему действию новых противоожоговых средств при термическом ожоге проводили на 60 белых крысах одного пола одного возраста. Экспериментальных животных распределяли на шесть групп по десять особей в каждой. Термический ожог крысам, находящимся под эфирным наркозом, создавали металлической пластиной 1200 мм² (площадь 60x20 мм), разогретой до температуры 100 – 98°C. Время контакта пластины с выстриженным от шерсти участком кожи животного – 40 сек. Данный ожог соответствует II – IIIа степени тяжести. Через сутки после ожога крысам опытных групп наносили на пораженные участки кожи противоожоговые средства К-1, К-2 и К-3, а в контрольных группах – К-4 и К-5. Контрольная группа (К) лечения не получала. Исследуемые противоожоговые средства в лечебных целях наносили на ожоговые поверхности ежедневно один раз в сутки в одно и то же время в дозе 200 мг. Фитокомпозиции равномерно распределяли стеклянной палочкой по всей поверхности в течение 21 дня.

Функциональное состояние центральной нервной системы до ожога, после ожога и во время лечения противоожоговыми средствами оценивали по методике «открытое поле». В частности, эти исследования повторяли до создания ожога, после создания ожога через сутки на фоне применения мазей, на 5^{ые} сутки, а также в процессе эксперимента на 10^{ые}, 15^{ые} и 21^{ые} сутки. Оценивали следующие показатели: уход животного с центрального круга (сек); количество пересеченных квадратов; количество вертикальных стоек; количество приемов груминга; количество обследованных «нор» за трехминутную экспозицию.

Статистическую обработку проводили с помощью компьютерной программы Microsoft Office Excel и Statistica 6.0. Полученные данные были обработаны методами дескриптивной статистики и представлены в виде средней арифметической и ее стандартной ошибки. О достоверности межгрупповых различий судили с помощью критерия Манна-Уитни. Лечебный эффект действия противоожоговых средств контролировали на основании оценки интегральных

показателей общего анализа крови после окончания эксперимента. Взятие крови на исследование проводили из сосудов хвоста под эфирным наркозом на 22 сутки.

Исследуя фармакологическое действие новых противоожоговых средств на основе черноголовки (сухого экстракта *P. vulgaris* : *P. grandiflora* в соотношении 1:1), проводили сравнительную оценку заживления ожоговых ран у экспериментальных животных. В противоожоговых средствах К-1, К-2 и К-3 содержание розмариновой кислоты составляло 31 ± 1 мг/г, содержание других фенолкарбоновых кислот незначительное.

Измерение рН водного извлечения сухого экстракта *Prunella* показал, что среднее значение рН экстракта $5,00 \pm 0,001$. Измерение кислотности противоожоговых средств К-1, К-2 и К-3 показало, что среднее значение рН у К-1 составило $5,35 \pm 0,002$; у К-2 – $5,67 \pm 0,002$; у К-3 – $7,45 \pm 0,002$. Таким образом, полученные значения рН противоожоговых средств максимально приближены к значению рН кожи, поэтому применение данных лекарственных форм будет комфортным.

Показатели цвета, запаха и консистенция не изменились при ускоренном хранении в термостате при 40°C за 90 дней, что свидетельствуют о том, что разработанные противоожоговые средства стабильны при хранении в течение одного года.

Однако, применение препаратов как синтетического, так и растительного происхождения в первую очередь должно отвечать требованиям безопасности. Таким образом, одним из первых тестов доклинических исследований новых противоожоговых средств является изучение острой и подострой токсичности.

Для оценки острой токсичности основными критериями учета в поведении животных служили: общее состояние, особенности поведения, интенсивность и характер двигательной активности, координация движений, тонус скелетных мышц, наличие и характер судорог, частота и глубина дыхания. По истечении 14 суток выживаемость животных составила 100 %, поведение и основные показатели деятельности нервной и респираторной систем не изменились, что

свидетельствует об отсутствии острой токсичности при указанных максимально вводимых объемах.

Используемые противоожоговые средства К-1, К-2, К-3 не обладали раздражающим действием на слизистую глаз кроликов. При оценке подострой токсичности К-1, К-2, К-3 реакций в виде гиперемии и отека со стороны кожных покровов у крыс и кроликов не отмечалось. Таким образом, данные средства не обладают раздражающим и сенсibiliзирующим действием.

Исследуя общефармакологическое действие новых противоожоговых средств, проводили сравнительную оценку заживления ожоговых ран у экспериментальных животных (Таблица 18). Эпителизация ожоговых ран проходит в пять этапов: образование корочки, нарушение целостности корочки, отторжение корочки, восстановление эпителия и покрытие шерстью. Корочка у всех групп сформировалась на 3-4 сутки после получения термического ожога. Полное отторжение корочки, восстановление эпителия и покрытие шерстью в группах, леченных противоожоговыми средствами с экстрактом *Prunella*, происходят раньше, чем в группах, леченных основами без экстракта на 3-8 дней.

Таблица 18 – Эпителизация ожоговых ран на фоне использования исследуемых противоожоговых средств

Композиция	Время, сутки				
	Образование корочки	Нарушение целостности корочки	Отторжение корочки	Восстановление эпителия	Покрывтие шерстью
К-1	3	7	9	14	23
К-2	3	6	8	13	21
К-3	3	6	8	12	21
К-4	4	7	10	20	27
К-5	4	7	9	19	26
Контроль	4	8	11	20	27

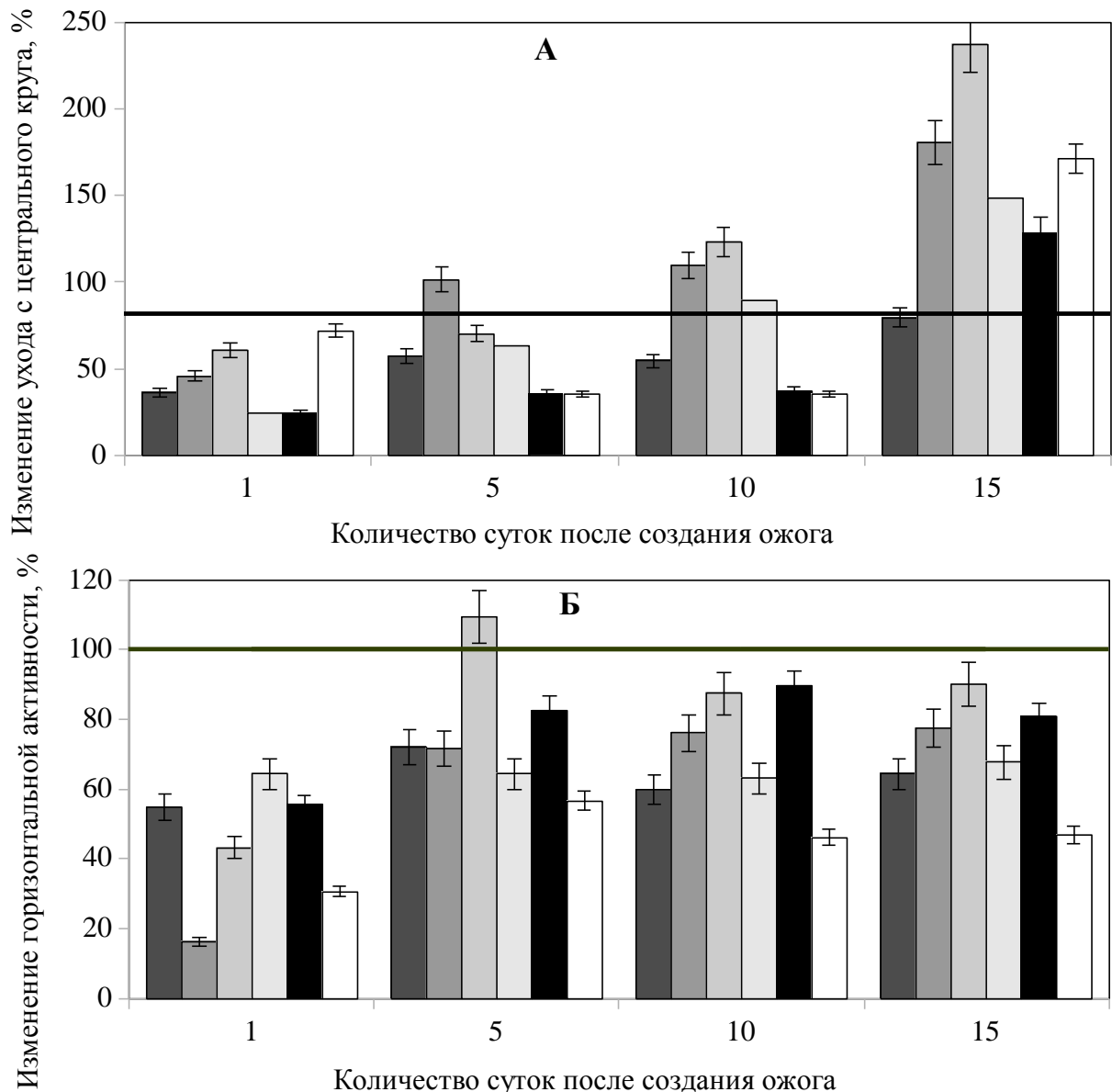
По критерию Манна – Уитни были получены значимые различия у опытных групп в сравнении с контролем: на стадии отторжения корочки – у К-2 в сравнении с основой К - 4 и контролем, на стадии восстановления эпителия – у К- 1 с контролем, у К - 2 в сравнении с основой К – 4 и контролем, К - 3 в сравнении с основой К - 5 и с контролем. Таким образом, при применении данных средств с экстрактом *Prunella* отмечено более активное заживление термических ожогов.

Гидрофобные основы, использованные при создании экспериментальной мази К1, такие как ланолин и вазелин, отличаются высокой химической стойкостью, почти не всасываются кожей и трудно с нее смываются, образуя на коже пленку. С помощью гидрофильных основ - карбомеров получают прозрачные гели. Карбомеры не токсичны, биологически не активны, не вступают во взаимодействие с кожей и другими компонентами, обладают некоторым увлажняющим действием, успокаивают кожу. Из их преимуществ выделяют высокую проводимость действующих веществ (Гаврилов, 2010). Влияние основы на проводимость действующих веществ показывают и наши исследования: при применении ланолина и вазелина сроки эпителизации увеличиваются.

Воспалительная реакция любого генеза опосредованно оказывает влияние на центральную нервную систему, что проявляется в изменении поведения экспериментальных животных. Для оценки качества жизни по этологическим показателям у опытных и контрольной групп крыс регистрировали ориентировочно-исследовательские реакции в динамике до ожога, через сутки, на 5^{ые}, 10^{ые}, 15^{ые} сутки после ожога. Оценивая динамику ухода реакции крыс с центрального круга можно отметить, что через сутки после создания ожога у всех групп она преимущественно замедлялась, но имела колебательный характер (Рисунок 38 А). К 15 суткам этологическая реакция начинает восстанавливаться ближе к результатам до создания ожога.

Динамика горизонтальной активности крыс после создания ожога снижается во всех группах (Рисунок 38 Б). Однако у опытных животных поведенческая реакция начинает восстанавливаться, особенно в сравнении с

показателями первых суток после ожога. У контрольной же группы животных исследуемая реакция остается угнетенной. Подобные изменения показателей зарегистрированы и в вертикальной активности крыс (Рисунок 38 В). Результаты обследованных «нор» животными установлена высокая лечебная эффективность при использовании противоожогового препарата на основе карбопола с экстрактом *Prunella*, которая проявилась в восстановлении исследовательской (познавательной) реакции крыс (Рисунок 38 Г). Анализируя эмоциональный процесс чистки (груминга), установлено, что более стабильные показатели оказались у групп, леченных средствами К -1, К-2 и К-3 (Рисунок 38 Д). Этот показатель является свидетельством качества здоровья групп животных, леченных данными композициями. В то же время у крыс с ожоговой травмой без лечения этот процесс оказался максимально угнетенным.



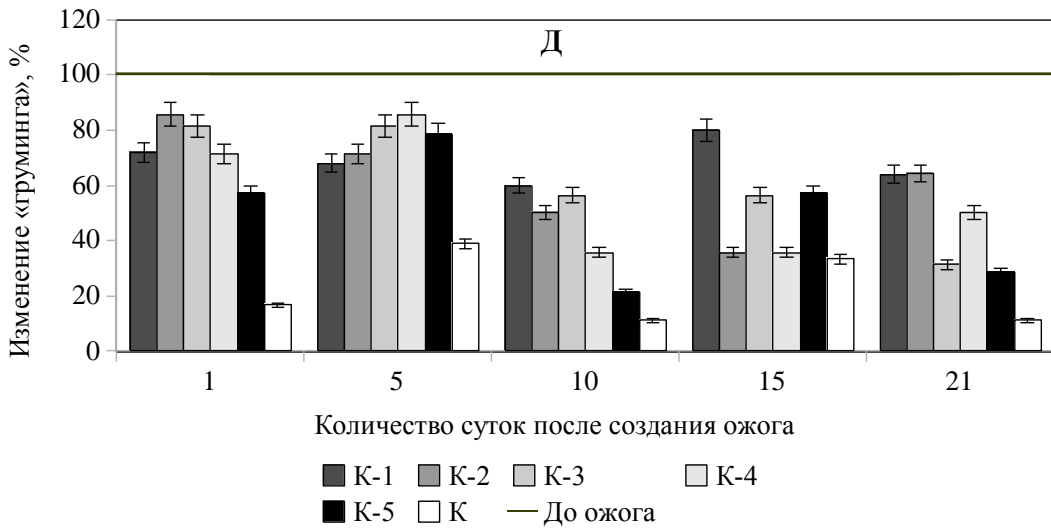
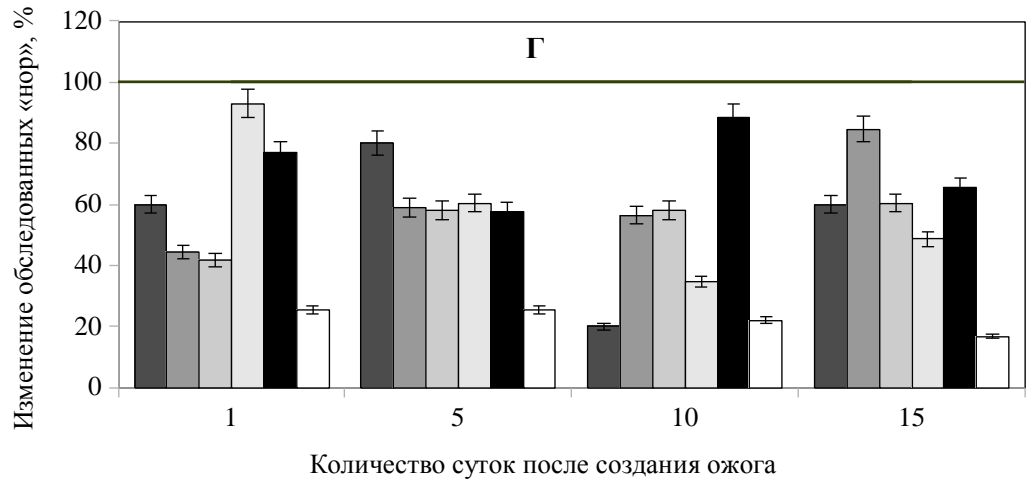
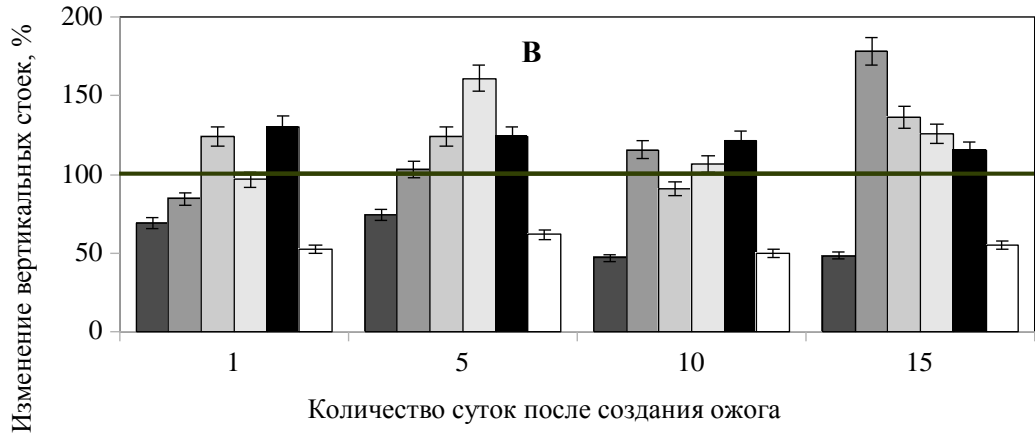


Рисунок 38 – Функциональное состояние центральной нервной системы до и после ожога.

Результаты показали значимые различия по большинству параметров локомоторной активности на 15-е сутки у опытных групп животных и групп, леченных основами по отношению к контрольной группе животных, что согласуется с результатами наблюдений за сроками эпителизации ожоговых ран.

Воспалительная реакция любого генеза характеризуется определенными патологическими отклонениями в показателях общего анализа крови от нормальных (условных) значений. Исходя из этого, мы решили проследить показания интегральных показателей крови у крыс на фоне лечения ожоговой болезни (Таблица 19). В контрольной группе со стороны показателей красной крови отмечается уменьшение концентрации гемоглобина и эритроцитов, на фоне лечения противоожоговыми средствами К-1, К-2 и К-3 уменьшения не наблюдается. Со стороны основных показателей гистограммы эритроцитов, таких как средний объем эритроцитов, среднее содержание гемоглобина в эритроците и средняя концентрация гемоглобина в эритроците в контрольной группе наблюдается их снижение, в опытных группах крыс эти показатели в основном приняли тенденцию к их увеличению.

Таблица 19 – Гематологические показатели у крыс при термическом ожоге на фоне лечения

Показатели	К-1	К-2	К-3	Контроль
Гемоглобин, г/л	143,0±0,2	141,9±0,5	143,7± 0,2	139,8±0,1
Эритроциты, 10 ¹² /л	7,8±0,1	7,5±0,3	7,4±0,1	7,1±0,2
Средний объем эритроцита, мкм ³	53,5±0,5	55,4±0,7	55,7±1,2	53,7±1,0
Средняя концентрация гемоглобина в эритроците, г/дл	34,8±0,2	33,8±0,2	35,8±0,3	33,5±0,3
Лейкоциты, 10 ⁹ /л	18,7±1,5	14,4±1,6	15,1±1,2	20,6±1,4
Лимфоциты, %	76,2±2,3	74,4±1,5	74,1±1,5	77,4±2,1
Моноциты, %	7,2±0,5	7,4±0,3	8,1±0,4	8,3±0,4
Среднее содержание гемоглобина в эритроците, г/дл	18,6±0,2	18,7±0,3	19,5±0,3	18,7±0,5

Основными показателями воспалительного процесса являются лейкоциты и их основные субпопуляции, такие как нейтрофилы, лимфоциты и моноциты. В контрольной группе отмечается выраженное относительное увеличение лейкоцитов, лимфоцитов и моноцитов по отношению к опытным группам, что подтверждает факт тяжести течения ожоговой травмы у крыс контрольной группы. На основании полученных данных в интегральных показателях общего анализа крови можно предположить, что в контрольной группе крыс ожоговая анемия и воспалительная реакция была более выраженной и носила более продолжительный характер по отношению к опытным группам животных на фоне лечения новыми противоожоговыми средствами.

Предположительно, противоожоговые средства в лекарственных формах с использованием экстракта *Prunella* обладают противоожоговой активностью в основном благодаря содержанию в них розмариновой кислоты. Сроки эпителизации ожоговых ран и интегральные показатели общего анализа крови позволяют сделать вывод о более благоприятном течении поверхностных ожогов на фоне применения новых противоожоговых средств с использованием экстракта *Prunella*. Отмечена большая познавательная активность и эмоциональная реакция в группах с использованием данных препаратов. Показано отсутствие острой и хронической токсичности.

Таким образом, предложены противоожоговые средства для местного применения, обладающие противовоспалительным, ранозаживляющим и противоожоговым действием при отсутствии острой и подострой токсичности, местного раздражающего действия, сенсibiliзирующих свойств на основе вазелин-ланолина, или карбопола, или гидрокрема, содержащей в качестве активной субстанции 5 % сухого экстракта из растительного сырья черноголовки крупноцветковой и черноголовки обыкновенной с содержанием 60 % розмариновой кислоты (Болотник, 2015в). Отмечена безопасность применения противоожоговых средств и более активное заживление термических ожогов в опытных группах с этапа отторжения корочки у животных в среднем на 3-8 суток

по отношению к контролю (Болотник и др., 2014). Получен патент РФ на изобретение № 2552790 «Противоожоговая композиция» (Болотник и др., 2015б).

ВЫВОДЫ

1. На территории Среднего и Южного Урала *P. vulgaris* встречается в сосновых, елово-сосновых, березовых лесах, на лугах и в искусственных елово-лиственничных лесопосадках; *P. grandiflora* – в березовых лесах, реже на лугах. *P. vulgaris* приурочена к местам полуоткрытым или светло-лесным с увлажнением от сублесолугового до влажно-лесолугового с небогатыми или довольно богатыми почвами. *P. grandiflora* произрастает на полуоткрытых пространствах и в светлых лесах с увлажнением от влажно-степного до сухолесолугового с небогатыми почвами. Оба вида встречаются на очень бедных и бедных азотом, имеющих слабокислую и кислую среду почвах. По фактору кислотности почвы амплитуда экологического пространства ценопопуляций *P. grandiflora* на исследованной территории выходит за пределы диапазонов экологического ареала по шкалам Д.Н. Цыганова (1983).

2. Уровень изменчивости большинства количественных признаков надземной части *P. vulgaris* не зависит от типа сообщества, при этом средние значения коэффициентов вариации выше в сосновых лесах, чем на лугах. У *P. grandiflora* большинство морфометрических признаков варьирует в разных органах и зависит от типа сообщества: в луговых сообществах отмечена максимальная вариабельность признаков листа и минимальная изменчивость признаков побега и соцветия. В березовых лесах отмечена обратная закономерность.

3. Количественные характеристики морфологических признаков листа *P. vulgaris* и *P. grandiflora* зависят от экологических условий произрастания и отличаются в разных типах сообществ. Установлена связь большинства изученных морфологических признаков растений *P. vulgaris* с освещенностью,

влажностью и уровнем трофности почвы, а *P. grandiflora* – с кислотностью и уровнем доступного азота в почве.

4. Методами ВЭЖХ в метанольных экстрактах листьев *P. vulgaris* и *P. grandiflora* обнаружены фенолкарбоновые кислоты: розмариновая, сиреневая, феруловая, *n*-кумаровая и кофейная. По качественному составу фенолкарбоновых кислот различий у двух видов *Prunella* не обнаружено. Сиреневая кислота была идентифицирована впервые. Установлено, что у *P. grandiflora* независимо от условий произрастания доминируют среди фенолкарбоновых кислот розмариновая (70-89 %) и феруловая кислоты (3,5-12,5 %), у *P. vulgaris* – розмариновая (82-88 %) и сиреневая (7,9-10,7 %). Соотношение остальных фенолкарбоновых кислот меняется в зависимости от условий произрастания. Выявлено, что вне зависимости от года содержание розмариновой кислоты выше у *P. grandiflora*, чем у *P. vulgaris*.

5. В условиях интродукции содержание фенольных соединений и розмариновой кислоты в листьях *P. grandiflora* остается таким же высоким, как в естественных условиях произрастания, а у *P. vulgaris* – увеличивается в 2,5-3 раза.

6. Исследование динамики накопления розмариновой кислоты в органах растений по фенофазам показало, что для получения высокопродуктивного лекарственного сырья сбор надземной и подземной массы *P. vulgaris* следует проводить в фазы вегетации и цветения, а *P. grandiflora* – в фазу цветения. .

7. Фитокомпозиции на основе этанольных экстрактов из листьев *P. vulgaris* и *P. grandiflora* обладают выраженным противовоспалительным, ранозаживляющим, противоожоговым действием и могут быть рекомендованы для разработки узконаправленного лекарственного средства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамова, Л.И. Черноголовка обыкновенная /Л.И. Абрамова // Биологическая флора Московской области. М., 1996. – Вып. 12. – С. 113–123.
2. Аверьянова, Т.М. К истории проблемы популяций у высших растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т.М. Аверьянова. – Л., 1973. – 34 с.
3. Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР / подгот.: Г.С. Халевицкая, М.И. Бабкина, В.В. Кузнецова. – Л.: Гидрометеиздат, 1976. – 236 с.
4. Алексеев, Ю.Е. Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, А.Х. Галеева, И.А. Губанов, И.Б. Гуфранова, Т.В. Жирнова, М.С. Князев, Ю.З. Кулагин, Л.А. Кулаковская, И. М. Культиасов, Т. П. Михайлова, А.А. Мулдашев, А.К. Скворцов, В.Н. Тихомиров, Е.А. Шурова, Е.В. Кучеров. – М.: Наука, 1989. – 375 с.
5. Алексеева, Л.И. Динамика содержания экидистероидов у *Ajuga reptans* L. на северной границе ее ареала / Л.И. Алексеева, Л.В. Тетерюк, В.В. Володин, Н.А. Колегова // Растит. ресурсы. – 1998. – № 4. – С. 56–61.
6. Алексеева, Л.И. Динамика содержания розмариновой кислоты *Prunella vulgaris* L. и *Prunella grandiflora* L. / Л.И. Алексеева, Е.В. Болотник // Химия и технология растительных веществ: материалы VIII Всерос. науч. конф.– Сыктывкар; Калининград, 2013а. – С. 25.
7. Алексеева, Л.И. Розмариновая кислота и антиоксидантная активность *Prunella grandiflora* и *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) / Л.И. Алексеева, Е.В. Болотник // Растит. мир Азиат. России. – 2013б. – Вып. 1 (11). – С. 121–125.
8. Алексеева, Л.И. Розмариновая кислота и антиоксидантная активность представителей семейства *Lamiaceae* / Л.И. Алексеева, В.А. Канев // Вопросы биол., мед. и фармацевт. химии. – 2014. – №2. – С. 31–36.
9. Алексеева, Л.И. Розмариновая кислота и антиоксидантная активность *Prunella grandiflora* L. и *Prunella vulgaris* L. / Л.И. Алексеева, Е.В. Болотник // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: материалы V Всерос. конф. с междунар. участием. – Барнаул, 2012. –

- С. 198–199.
10. Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР / ред. А.Ж. Толмачев, Б.А. Юрцев. – Л., 1980. – Вып. 8. – С. 251.
 11. Афанасьева, Н.Б. Введение в экологию растений: учеб. пособие / Н.Б. Афанасьева, Н.А. Березина. – М.: МГУ, 2011. – 800 с.
 12. Баркалов, В.Ю. Флора Курильских островов / В.Ю. Баркалов. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 468 с.
 13. Барсукова, И.Н. Онтогенез и жизненная форма *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в Республике Хакасия / И.Н. Барсукова, В.А. Черемушкина // Растит. ресурсы. – 2014. – Вып. 3. – С. 347–357.
 14. Бекетовский, Д.Н. О морфологических корреляциях у растений / Д.Н. Бекетовский // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1959. – Вып. 34. – С. 57–67.
 15. Биологический энциклопедический словарь / гл. ред. М. С. Гиляров. – 2-е изд. – М.: Большая Рос. энциклопедия, 1995. – 864с.
 16. Блинова, И.В. Особенности географической изменчивости ряда наземных европейских орхидных / И.В. Блинова // Экология. – 2012. – № 2. – С. 106–111.
 17. Болотник, Е.В. Морфологические и биохимические характеристики вида *Prunella grandiflora* L. и их взаимосвязь на северной границе ареала / Е.В. Болотник // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы III (V) Всерос. молодеж. конф. с участием иностр. ученых. – Новосибирск, 2014а. – С. 130–131.
 18. Болотник, Е.В. Внутривидовая изменчивость видов рода *Prunella* L. (Lamiaceae Lindl.) / Е.В. Болотник, Л.И. Алексеева, С.И. Неуймин // Актуальные проблемы экологии: материалы VIII междунар. науч.-практ. конф. – Гродно, 2012а. – С. 139–141.
 19. Болотник, Е.В. Морфо-биологические особенности видов рода *Prunella* L.

- на Среднем и Южном Урале / Е.В. Болотник // Тезисы докладов III (XI) Международной Ботанической конференции молодых ученых. – СПб., 2015а. – С. 56–57.
20. Болотник, Е.В. Морфологическая изменчивость и содержание фенольных соединений *Prunella vulgaris* и *P. grandiflora* (Lamiaceae) на Среднем Урале / Е.В. Болотник, Л.И. Алексеева, С.И. Неуймин // Растит. ресурсы. – 2013. – Вып. 2. – С. 153–163.
21. Болотник, Е.В. Патент 2552790 С1 Российская Федерация, МПК А61К36/53, А61Р17/02. Противоожоговая композиция / Е.В. Болотник, Л.И. Алексеева, Л.П. Ларионов, А.С. Гаврилов; заявитель и патентообладатель ФГБУН Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН, ФГБУН, Ботан. сад УрО РАН. – №2014100947. – 2015б; заявл. 13.01.14; опубл. 10.06.15
22. Болотник, Е.В. Разработка фитокомпозиции с ранозаживляющей активностью на основе экстрактов рода *Prunella* L. / Е.В. Болотник // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докл. XXII Всерос. молодеж. науч. конф. – Сыктывкар, 2015в. – С. 204–208.
23. Болотник, Е.В. Ранозаживляющая активность фитокомпозиций на основе экстракта *Prunella* L. при лечении термических ожогов / Е.В. Болотник, Л.И. Алексеева, Л.П. Ларионов // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: материалы VI Всерос. конф. с междунар. участием. – Барнаул, 2014. – С. 184 — 186.
24. Болотник, Е.В. Род *Prunella* L.: перспективный источник биологически активных соединений фенольной природы / Е.В. Болотник // Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии: тез. докл. XXIV зим. молодеж. науч. шк. – М., 2012. – С. 81.
25. Болотник, Е.В. Содержание веществ фенольной природы рода *Prunella* L. и рода *Sylibum* L. в условиях интродукции на Среднем Урале / Е.В. Болотник, Е.А. Кошелева, А.А. Ермошин // Аграрный вестн. Урала. – 2012б. – №7. – С. 22–24.

26. Болотник, Е.В. Содержание розмариновой кислоты в связи с изменчивостью морфологических параметров листьев у видов рода *Prunella* / Е.В. Болотник // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: сб. ст. Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых. – Екатеринбург, 2014б. – С. 9 - 11.
27. Бондаренко, О.М. Фенольные соединения черноголовки / О.М. Бондаренко, В.И. Литвиненко, П.П. Баланда // Современные проблемы фармацевтической науки и практики. – Киев, 1972. – С. 730–731.
28. Борисова, А.Г. Род черноголовка *Prunella* L. / А.Г. Борисова // Флора СССР. – М.- Л., 1954. – Т. 20. – С. 494–498.
29. Бочанцева, В.В. Биометрическая характеристика некоторых представителей сем. *Ranunculaceae* в Ленинградской области / В.В. Бочанцева // Вестн. ЛГУ. – 1972. – № 3. – С. 37–46.
30. Быструшкина, Е.В. Биохимическое разнообразие горькуш высокогорий Урала / Е.В. Быструшкина, Л.И. Алексеева, А.Г. Быструшкин // *Turczaninowia*. – 2012. – № 15 (2). - С. 114–119 .
31. Вавилов, Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н.И. Вавилов // Труды III Всероссийского съезда по селекции. – Саратов, 1920. – Вып. 1. – С. 41–46.
32. Вавилов, Н.И. Избранные произведения: в 2 т. / Н.И. Вавилов; под ред. Ф.Х. Бахтеева. – Л.: Наука, 1967. – Т. 1. – 480 с.
33. Вавилов, Н.И. Линнеевский вид как система / Н.И. Вавилов. - М.- Л.: Сельхозгиз, 1931. – 32 с.
34. Вакар, Б.А. Определитель растений Урала / Б.А. Вакар. 2-е изд., испр. и доп. – Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1964. – 416 с.
35. Васильев, А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / А.Г. Васильев. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.
36. Васильев, А.Г. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии

- / А.Г. Васильев, И.А. Васильева. – М.: КМК, 2009. – 512 с.
37. Васильев, А.Г. Эпигенетическая изменчивость неметрических пороговых признаков, фены и их композиции / А.Г. Васильев // Фенетика природных популяций. – М., 1988. – С. 158–169.
38. Васильченко, И.Т. О генетической и таксономической значимости модификации у растений / И.Т. Васильченко // Ботан. журн. – 1970. – Т.55, № 3. – С. 357–363.
39. Васфилова Е.С. Дикорастущие лекарственные растения Урала / Е.С. Васфилова, А.С. Третьякова, Е.Н. Подгаевская [и др.]; под общ. ред. В.А. Мухина. – Екатеринбург: Изд-во УрФУ, 2014. – 204 с.
40. Васфилова, Е.С. Внутривидовая изменчивость анатомических признаков некоторых водных растений / Е.С. Васфилова, Ю.И. Евстратов // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск, 1985. – С. 42–51.
41. Васфилова, Е.С. Лекарственные и пряно-ароматические растения в условиях интродукции на Среднем Урале / Е.С. Васфилова. - Екатеринбург: УрО РАН, 2011. – 245 с.
42. Володин, В.В. Растения – продуценты важнейших классов биологически активных веществ / В.В. Володин, Б.И. Груздев, В.А. Мартыненко, В.А. Канев – Сыктывкар: Коми респ. типография, 2014. – С. 187.
43. Воробьев, Д.П. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов / Д.П. Воробьев, В.Н. Ворошилов, Н.Н. Гурзенков, Ю.А. Доронина, Е.М. Егорова [и др.]. – Л.: Наука, 1974. – 372 с.
44. Временная инструкция «По проведению работ с целью определения сроков годности лекарственных средств на основе метода «ускоренного» старения» при повышенной температуре». - М., 1983. – 13 с.
45. Высочина, Г.И. Биохимические подходы к познанию биоразнообразия растительного мира / Г.И. Высочина // Сиб. экол. журн. - 1999. – Вып. 3. – С. 207 – 211.

- 46.Высочина, Г.И. Проблемы изменчивости в хемотаксономических исследованиях растений / Г.И. Высочина // Сиб. ботан. вестн.: электрон. журн. – 2007а. – Т. 2, вып. 1. – С. 101—110.
- 47.Высочина, Г.И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишные (*Polygonaceae* Juss.): сообщ. II. Род Змеевик — *Bistorta* Hill / Г.И. Высочина // *Turczaninowia*. – 2007б. – Т. 10, вып. 1. - С. 68–79 .
- 48.Высочина, Г.И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишные (*Polygonaceae* Juss.): сообщ. III. Род Горец — *Persicaria* Mill. / Г.И. Высочина // *Turczaninowia*. 2008. – Т. 11, вып. 4. – С. 129–136.
- 49.Гаврилов, А.С. Фармацевтическая технология. Изготовление лекарственных препаратов. - М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. – 624 с.
- 50.Гаммерман, А.Я. Методы многомерного информационного анализа и их применение к анализу внутривидовой и морфологической изменчивости / А.Я. Гаммерман, М.Г. Пименов // Хемотаксономия и эволюционная биохимия высших растений. – М., 1982. – С. 121–123.
- 51.Гейдеман, Т.С. Определитель растений Молдавской ССР / Т.С. Гейдеман. – М.- Л.: Изд-во, АН СССР, 1954. – 467 с.
- 52.Георгиевский, В.П. Биологически активные вещества лекарственных растений / В.П. Георгиевский, Н.Ф. Комисаренко, С.Е. Дмитрук. – Новосибирск: Наука, 1990. – 333 с.
- 53.Глотов, Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н.В. Глотов // Экология. – 1983. – №1. – С. 310.
- 54.Глотов, Н.В. Популяционная структура *Quercus robur* (Fagaceae) на Кавказе / Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков, В.С. Казанцев, В.А. Шутилов // Ботан. журн. – 1981. – Т. 66, № 10. – С. 1407–1418.
- 55.Говорухин, В.С. Флора Урала / В.С. Говорухин. – Свердловск: Свердлгиз, 1937. – 536 с.
- 56.Гогина, Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян / Е.Е. Гогина. – М.: Наука,

1990. – 208 с.

57. Годин, В. Н. Структура и изменчивость системы связей морфологических признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в различных условиях горного Алтая / В. Н. Годин // Сиб. экол. журн. – 2004. – № 6. – С. 885–892.
58. Гозин, А.А. Влияние экологических факторов на накопление биологически активных веществ в бруснике / А.А. Гозин // Экология. – 1972. – № 1. – С. 96-98.
59. Голембиовская, Е.И. Фенольные соединения соцветий черноголовки обыкновенной *Prunella vulgaris* L. / Е.И. Голембиовская // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: материалы докл. VIII Междунар. симп. – М.: ИФР РАН РУДН, 2012. – С. 525–529.
60. Горчаковский, П.Л. Красноуфимская лесостепь – ботанический феномен Предуралья / П.Л. Горчаковский // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 11. – С. 1574–1591.
61. Горчаковский, П.Л. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П.Л. Горчаковский – М.: Наука, 1994. – 525 с.
62. Горчаковский, П.Л. Растительность Урала на новой геоботанической карте // П.Л. Горчаковский, А.С. Грибова, Т.И. Исаченко [и др.] // Ботан. журн. – 1975. – Т. 60, № 10. – С. 1385 — 1400.
63. Государственная фармакопея СССР: в 2 вып. - 11-е изд. - М.: Медицина, 1989. - 400 с.
64. Грант, В. Видообразование у растений / В. Грант. – М.: Мир, 1984. – 528 с.
65. Грибова, Н. Ю. Антиоксидантная активность фенольных фракций экстрактов лекарственных растений / Н. Ю. Грибова // Вестн. Донец. ун-та. – 2008. – Т.10, №1. – С. 137-140.
66. Гроссгейм, А.А. Растительные богатства Кавказа / А.А. Гроссгейм. 2-е изд. – Баку : Изд-во АН Азерб. ССР, 1946. – 671 с.
67. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России: в 3 т. / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров – М.: КМК,

2004. – Т.3. – 520 с.
68. Гуляева, Л.Ф. Экологическая биохимия: краткий курс лекций / Л.Ф. Гуляева – Новосибирск: Изд-во гос. ун-та, 2003. – 131 с.
69. Дмитриев, С.И. Характеристика экологической изменчивости некоторых растений в зависимости от мест произрастания с использованием шкал Л.Г.Раменского / С.И. Дмитриев, И.В. Савченко // Науч. тр. Тюмен. гос. ун-та. – 1981. – Т. 82. – С. 55–62.
70. Дмитрук, С.И. Химический состав и биологическая активность черноголовки обыкновенной: автореф. дис. ...канд. фармацевт. наук / С.И. Дмитрук. – Пятигорск, 1989. – 22с.
71. Дмитрук, С.И. Противовоспалительные свойства, антибактериальная и антифунгальная активности экстракта из надземной части *Prunella vulgaris* L. / С.И. Дмитрук // Растит. ресурсы. – 2001. – Вып.4. – С. 92–96.
72. Дмитрук, С.И. Технологические факторы и фармакологические свойства экстракта *Prunella vulgaris* L. / С.И. Дмитрук, В.С. Дмитрук // Бюл. СО РАМН. – 2001. – №3 (101). – С. 36–39.
73. Дмитрук, С.И. Фармакогностическое исследование *Prunella vulgaris* / С.И. Дмитрук, С.Е. Дмитрук, Т.Г. Хоружая, Т.П. Березовская // Растит. ресурсы. – 1985. – Т. 21, Вып. 4. – С. 463–469.
74. Ефимова, Т.П. Определитель растений Удмуртии / Т.П. Ефимова. – Ижевск: Удмуртия, 1972. – 223 с.
75. Ефремов, А.А. Влияние экологических факторов на химический состав некоторых дикорастущих растений Красноярского края / А. А. Ефремов, Н.В. Шаталина, Е.Н. Стрижева, Г.Г. Первышина // Химия растит. сырья. 2002. – № 3. – С. 53–56.
76. Животовский, Л.А. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Фенетика популяций. – М., 1982. – С. 38–44.
77. Животовский, Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным

- признакам / Л.А. Животовский // Журн. общ. биологии. – 1979. – Т. 40, № 4. – С. 587–602.
78. Жирова, О.С. Новый вид *Saussurea* / О.С. Жирова, А.А. Красников, И.И. Баяндина // *Turczaninowia*. – 2001. – Вып. 4 (4). – С. 515.
79. Жмылев, П.Ю. Биоморфология растений: иллюстр. словарь: учеб. пособие / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин – 2-е изд., испр. и доп. – М.: МГУ, 2005. – 256 с.
80. Зінченко, Т.В. Попередня хімічна оцінка деяких дикорослих рослин родини губоцвітих флори Української РСР / Т.В. Зінченко, З.Ф. Катіна // Фармацевт. журн. – 1965. – Т. 20, № 2. – С. 53 – 59.
81. Зайцев, Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
82. Зайцева, З.Д. Морфобиологическая изменчивость декоративных растений в связи с их интродукцией на Среднем Урале.: автореф. дис. ... канд. биол. наук / З.Д. Зайцев. – Свердловск, 1974. – 23 с.
83. Закамская, Е.С. Онтогенез Черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.) / Е.С. Закамская, Е.А. Скочилова, А.Н. Николаев // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2004. – Т. 4. – С. 149–152.
84. Закамская, Е.С. Характеристика ценопопуляций *Prunella vulgaris* (*Lamiaceae*) / Е.С. Закамская, Е.А. Скочилова // Растит. ресурсы. – 2010. – Т. 46, №4. – С. 55–62.
85. Запрометов, М.Н. Основы биохимии фенольных соединений: учеб. пособие для биол. специальностей ун-тов / М.Н. Запрометов. – М.: Высш. шк., 1974. – 214с.
86. Запрометов, М.Н. Фенольные соединения и методы их исследования / М.Н. Запрометов // Биохимические методы в физиологии растений. – М., 1971. – С. 185 – 207.
87. Заугольнова, Л.Б. Верификация балловых оценок местообитания по некоторым параметрам среды / Л.Б. Заугольнова, С.С. Быховец, О.Г. Баринов, М.А. Барина // Лесоведение. – 1998. – Вып. 5. – С. 4858.

88. Заугольнова, Л.Б. Особенности популяционной жизни растений / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, Н.И. Шорина // Популяционные проблемы в биогеоценологии: VI чтения памяти В.Н. Сукачева. – М., 1988. – С. 24–59.
89. Заугольнова, Л.Б. Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев: метод. разработки для студентов биол. специальностей / Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова. – М.: МГПИ, 1987. – 79 с.
90. Зубкова, Е.В. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: учеб. пособие / Е.В. Зубкова, Л.Г. Ханина, Т.И. Грохлина, Ю.А. Дорогова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2008. – 96 с.
91. Зубкова, Е.В. О некоторых особенностях диапазонных экологических шкал растений Д.Н. Цыганова / Е.В. Зубкова // Изв. Самар. науч. Центра РАН. – 2011. – Т. 13, NNº 5. – С. 48–53.
92. Карпова, Е.А. Фенольные соединения близкородственных видов рода *Rhododendron* L. (*Ericaceae*) / Е.А. Карпова, А.В. Каракулов // *Turczanowia*. – 2011. – №3. – С. 145–149.
93. Кершенгольц, Б.М. Неспецифические биохимические механизмы адаптации организмов к экстремальным условиям среды / Б.М. Кершенгольц // Наука и образование. – 1996. – Т. 3. – С. 130–138.
94. Кириллова, И. А. Фенотипическая изменчивость *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) на северном пределе распространения / И. А. Кириллова // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. – 2016. – № 4. – С. 46-54.
95. Кирин, Ф.Я. Природа Челябинской области / Ф.Я. Кирин. – Челябинск: ЮУКИ, 1964. – 241 с.
96. Киселева, К.В. Флора средней полосы России: атлас-определитель / К.В. Киселева, С.Р. Майоров, В.С. Новиков. – М.: Фитон+, 2010. – 544 с.
97. Коваленко, Е.Е. Новый подход к анализу свойств изменчивости / Е.Е. Коваленко, И.Ю. Попов // Журн. общ. биологии. – 1997. – Т. 58, № 1. – С. 7083.

98. Комар, И.В. Урал: экономико-географическая характеристика / И.В. Комар; под ред. А.А. Григорьева, В.С. Немчинова. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 367с.
99. Комаров, В.Л. Учение о виде у растений / В.Л. Комаров. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 212 с.
100. Комаров, В.Л. Флора полуострова Камчатка: в 3 т. / В.Л. Комаров. – Л.: Изд. АН СССР, 1930. – Т. 3. – 210 с.
101. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Наука, 2005. – 362 с.
102. Королук А. Ю. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии / А. Ю. Королук, Е. И. Троева, М. М. Черосов [и др.]. – Якутск, 2005. – 108 с.
103. Корона, В.В. Основы структурного анализа в морфологии и растений / В.В. Корона. – Свердловск: Изд-во УрГУ, 1987. – 272с.
104. Корона, В.В. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории / В.В. Корона, А.Г. Васильев. 2-е изд., испр. и доп. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 280 с.
105. Корчагин, А. А. Полевая геоботаника // А. А. Корчагин, Е. М. Лавренко. М.- Л.: Наука, 1964. – 530 с.
106. Костиков, Д. К. Изменчивость морфологических признаков *Atraphaxis frutescens* (L.) С. Koch / Д. К. Костиков, Е.В. Банаев // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2016. – Т. 18, №2. – С. 109 - 113.
107. Костюк, В. А. Биорадикалы и биоантиоксиданты / В. А. Костюк, А. И. Потапович Монография. – Минск: БГУ, 2004. – 174 с.
108. Коцупий, О.В. Сравнительно–морфологическое и хемотаксономическое изучение видов *Onobrychium* Bunge рода *Astragalus* L. (*Fabaceae* Lindl.) / О.В. Коцупий, Е.П. Храмова, Г.И. Высочина // Растит. мир Азиат. России. – 2012. – № 1 (9). – С. 33-38.

109. Крашенинников, И. М. О лесостепи западного склона Южного Урала / И. М. Крашенинников, Я. Я. Васильев // Труды / Почв. ин-т им. Докучаева. – 1949. – Т. 30. – С. 143-178.
110. Кренке, Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое её применение / Н.П. Кренке. – М.: Сельхозгиз, 1940. – 136 с.
111. Кренке, Н.П. Феногенетическая изменчивость / Н.П. Кренке. – М.: Изд-во Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. – 1935. – Т. 1. – 755 с.
112. Крылов, П.Н. Флора Западной Сибири: руководство к определению западно-сибирских растений *Pyrolaceae – Labiatae* / П.Н. Крылов. – Томск: Том. гос. ун-т, 1937. – Вып. 9. С. 2333–2336.
113. Крылова, И.Л. Влияние экологических факторов на содержание действующих веществ в листьях брусники / И.Л. Крылова, Я.С. Тембаля // Хим. - фарм. журн. – 1976. – Т. 10, №6. – С. 76.
114. Крылова, И.Л. Влияние экологических факторов на содержание эфирного масла и дубильных веществ в листьях *Ledum palustre* L. / И.Л. Крылова, Л.И. Прокошева // Растит. ресурсы. – 1979. – Т. 15, Вып. 4. – С. 575–584.
115. Кувшинова, К.В. Климат / К.В. Кувшинова // Урал и Приуралье: природные условия и естественные ресурсы СССР. – М., 1968. – С. 82 – 109.
116. Кузин, М.И. Ожоговая болезнь / М.И. Кузин, В.К. Сологуб, В.В. Юденич. – М.: Медицина, 1982. – 160 с.
117. Куликов, П.В. сосудистых растений Челябинской области / П.В. Куликов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – 970 с.
118. Куркин, В.А. Фармакогнозия: учеб. для студентов фармацевт. вузов В.А. Куркин. – Самара: Офорт, 2004. – 1180 с.
119. Курлович, Л.Е. Исследование корреляций между факторами среды и морфологическими признаками лютика / Л.Е. Курлович // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1982. – Вып. 125. – С. 40–44.

120. Лоули, Д. Факторный анализ как статистический метод / Д. Лоули, А. Максвелл. – М.: Мир, 1967. – 144 с.
121. Маевский, П. Ф. Флора средней полосы Европейской части России / П.Ф. Маевский. – 10-е изд. – М.: КМК, 2006. – 600 с.
122. Мазуренко, М.Т. Биоморфологические адаптации растений крайнего Севера / М.Т. Мазуренко. – М.: Наука, 1986. – 209 с.
123. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Майр Э. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
124. Мамаев, С.А. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфологических маркеров / С.А. Мамаев, А.К. Махнев // Фенетика популяций. – М, 1982. – С. 140–150.
125. Мамаев, С.А. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры видов древесных растений / С.А. Мамаев // Экология. – 1970. – № 1. – С. 39–49.
126. Мамаев, С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. Формы изменчивости / С.А. Мамаев // Тр. Ин-та экологии растений и животных. – 1968. – Вып. 60. – С. 343.
127. Мамаев, С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости / С.А. Мамаев // Тр. Ин-та экологии растений и животных. – 1969. – Вып. 64. – С. 338.
128. Мамаев, С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. III. Экологическая изменчивость / С.А. Мамаев // Тр. Ин-та экологии растений и животных. – 1971. – Вып. 80. – С. 329.
129. Мамаев, С.А. Основы проблемы исследования внутривидовой изменчивости растений / С.А. Мамаев // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск, 1985. – С. 38.
130. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.

131. Маняхин, А.Ю. Шлемник байкальский (*Scutellaria baicalensis* Georgi) на юге Приморского края (интродукция, состав флавоноидов, биологическая активность) / А.Ю. Маняхин, О.Г. Зорикова, С.П. Зорикова. – Saarbrüchen: Lap Lambert Acad. Publ. GmbH & Co, 2011. – 136 с.
132. Махнев, А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae* / А.К. Махнев. – М.: Наука, 1987. – 128 с.
133. Мейен, С.В. Основные аспекты типологии организмов / С.В. Мейен // Журн. общ. биологии. – 1978. – Т. 39, №4. – С. 495–507.
134. Мейен, С.В. Принципы и методы палеонтологической систематики / С.В. Мейен // Современная палеонтология. – М., 1988. – Т. 1. – С. 447–466.
135. Мейен, С.В. Проблема направленности эволюции / С.В. Мейен // Проблемы теории эволюции. – М., 1975. – С. 66117 (Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных; т. 7).
136. Миркин, Б.М. Фитоценология: принципы и методы / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
137. Миронов, В. Биология, химия и фармакология облепихи / В. Миронов. – Новосибирск: Наука, 1983. – 93с.
138. Миронов, В. Облепиховое масло, полученное экстракционным путем и его биологическая активность экстракционного облепихового масла / В. Миронов // Хим. - фарм. журн. – 1980. – Т.14, Вып. 8. – С. 74.
139. Михайловская, И.С. Строение растений в связи с условиями жизни / И.С. Михайловская. – М.: Главполиграфпром, 1964. – 92 с.
140. Молчанов, А.А. Лес и климат / А.А. Молчанов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 278 с.
141. Мухин, В.А. Флора и растительность биологической станции Уральского государственного университета: учеб. пособие по лет. полевой практике для студентов биол. фак. / В.А. Мухин, А.С. Третьякова, А.Ю. Тептина [и др.]. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. – 132с.

142. Мяделец, М.А. Содержание биологически активных веществ в *Prunella vulgaris* L. (*Lamiaceae*) в зависимости от фазы развития / М.А. Мяделец, Т.А. Кукшкина, И.Н. Барсукова // Сиб. мед. журн. – 2014. – №4. – С. 102–105.
143. Нестерович, Н.Д. Древесные растения и влажность почвы: монография / Н.Д. Нестерович, Т.Ф. Дерюгина. – Минск: Наука и техника, 1972. – 152 с.
144. Неуймин, С.И. Архитектурная модель оценки равновесных состояний растительной системы / С.И. Неуймин, С.А. Зимницкая, А.А. Филатенко // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: тез. докл. – СПб., 2007а. – С. 676–678.
145. Неуймин, С.И. Математическая модель анализа траекторий развития признаков элементов методом сжатых отображений (на примере *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.) / С.И. Неуймин, С.А. Шавнин, А.А. Монтиле // Математическое моделирование в экологии: материалы национ. конф. с междунар. участием. – Пущино, 2009б. – С. 188–189.
146. Неуймин, С.И. Модель сжатия совокупности эпигенетических признаков растений в виде интегрального показателя / С.И. Неуймин, А.И. Монтиле, С.А. Шавнин // Математ. биология и биоинформатика. – 2007б. – Т. 2, № 1. – С. 154-159.
147. Неуймин, С.И. Периодическая система конструктивных элементов генеративной сферы житняка гребенчатого *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. / С.И. Неуймин, С.К. Темирбекова, А.А. Филатенко // Вестн. РАСХН. – 2009а. – № 6. – С. 38–41.
148. Никонова, Н.Н. Разноразмерные карты растительности (на примере Красноуфимской лесостепи) / Н.Н. Никонова, Т.В. Фамелис, М.И. Шарафутдинов // Геоботаническое картирование. – Л., 1987. – С. 26–39.
149. Нилов, В.И. Химическая изменчивость и ее значение в систематике и селекции / В.И. Нилов // Соц. растениеводство. – 1934. – №10. – С. 118.

150. Нухимовский, Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: в 2-х т. / Е.Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – Т.1: Теория организации биоморф. – 630 с.
151. ООПТ природные территории Пермской области / отв. ред. С.А. Овеснов. – Пермь: Кн. мир, 2002. – 464 с.
152. Определитель высших растений Коми АССР / ред. А.И. Толмачев – М.; Л.: АН СССР, 1962. – 360 с.
153. Определитель высших растений Крыма / отв. ред. Н.И. Рубцов – Л.: Наука, 1972. – 552 с.
154. Определитель сосудистых растений Камчатской области / отв. ред. С.С. Харкевич, С.К. Черепанов. – М.: Наука, 1981. – 412 с.
155. Орленко, М.Л. Применение факторного анализа при изучении экотипической изменчивости будры плющевидной / М.Л. Орленко // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1989. – Вып. 153. – С. 35–41.
156. Петровский, В.В. Синузии как формы совместного существования растений / В.В. Петровский // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 11. – С. 1615–1626.
157. Пименов, М.Г. Анализ внутривидовой химической и морфологической изменчивости *Adenostyles rhombifolia* (Willd.) M.Fimen. методами многомерного информационного анализа и автоматической группировки / М.Г. Пименов, Р.М. Малкина, А.Я. Гаммерман // Растит. ресурсы. – 1981. – Т. 17, №1. – С. 24–37.
158. Пименов, М.Г. Хемосистематика / М.Г. Пименов, Л.Ф. Борисова // Итоги науки и техники. Ботаника. – М., 1987. – Т. 6, Вып. 1. – С. 795.
159. Плаксина, Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона / Т.И. Плаксина. – Самара: Самар. ун-т, 2001. – 388 с.
160. Плохинский, Н.А. Математические методы в биологии / Н.А. Плохинский. – М.: МГУ, 1978. – 265 с.

161. Погоцкая, А. А. Морфометрия *Chelidonium Majus L.*: взаимосвязь размеров, формы листа и содержания алкалоидов и фенольных соединений / А. А. Погоцкая, Г. Н. Бузук, О. В. Созинов // Вестн. фармации. – 2010. - № 3. – С. 26-39.
162. Попа, Д.П. Высшие терпеноиды некоторых видов *Labiatae* / Д.П. Попа, Г.С. Пасечник // Химия природ. соединений. – 1974. – № 4. – С. 529–530.
163. Работнов, Т.А. О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений / Т.А. Работнов // Журн. общ. биологии. - 1979. - Т. 40, № 1. – С. 35–42.
164. Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – М.: МГУ, 1978. – 383 с.
165. Раменский, Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 473 с.
166. Рао, С.Р. Линейные статистические методы и их применение / С.Р. Рао; пер. с англ. под ред. Ю.В. Линника. – М.: Наука, 1968. – 547 с.
167. Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность / отв. ред. А.Л. Буданцев. – СПб.; М.: КМК, 2011. – Т. 4: Семейства *Caprifoliaceae* – *Lobeliaceae*. С. 236 – 239.
168. Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Hippuridaceae* – *Lobeliaceae* / отв. ред. П.Д. Соколов. – СПб.: Наука, 1991. – 198 с.
169. Роде, А.А. Водный режим почв и его регулирование / А.А. Роде. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. –119 с.
170. Розанова, М.А. Задачи внутривидовой систематики / М.А. Розанова // Журн. общ. биологии. - 1946. – Т.7, № 4. – С. 285–296.
171. Розанова, М.А. Современные методы систематики растений / М.А.

Розанова. – Л.: ВАСХНИЛ, 1930. –184 с.

172. Ростова, Н. С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях / Н. С. Ростова // Экология популяций. – М., 1991. – С. 69–86.
173. Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость / Н. С. Ростова. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. – 308 с.
174. Рысина, Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г. П. Рысина. – М.: Наука, 1973. – 216 с.
175. Рычин, Ю. В. Флора гигрофитов: определитель по вегетативным признакам сосудистых растений водоемов и сырых и влажных местообитаний Центральной части Европейской территории СССР / Ю. В. Рычин. – М.: Сов. наука, 1948. – 448 с.
176. Рябинина, З.Н. Определитель сосудистых растений Оренбургской области / З.Н. Рябинина, М.С. Князев. – М.: КМК, 2009. – 758 с.
177. Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников. – М.: Наука, 1992. – 264 с.
178. Селедец, В. П. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову / В. П. Селедец. – Владивосток: Дальнаука, 2011. – 388 с.
179. Семериков, Л.Ф. К экологии дуба черешчатого на восточной границе ареала / Л. Ф. Семериков // Экология. – 1977. – №3. – С. 36-42.
180. Синская, Е.Н. К методике изучения растительных популяций / Е.Н. Синская, В.А. Борковская // Бюл. МОИП. – 1960. – Т. 65, Вып. 1. – С. 77–89.
181. Синская, Е.Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений / Е.Н. Синская. – Л.: Сельхозиздат, 1963. 124 с. – (Проблема популяций у высших растений: тр. ВИР; вып. 2).
182. Синская, Е.Н. Об уровнях группового приспособления и растительных популяциях / Е.Н. Синская // Проблема популяций у высших растений: тр. ВИР. – Л., 1961. – Вып. 1. – С. 54–69.

183. Синская, Е.Н. Проблемы популяционной ботаники: сб. тр. / отв. ред. С.А. Мамаев. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – Т. 1. – 194 с.
184. Синская, Е.Н. Проблемы популяционной ботаники: сб. тр. / отв. ред. С.А. Мамаев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – Т. 2. – 402 с.
185. Синская, Е.Н. Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений / Е.Н. Синская // Успехи соврем. биологии. – 1938. – Т. 9, Вып. 1. – С. 115.
186. Скворцов, А.К. Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений / А.К. Скворцов // Бюл. ГБС. – 1986. – №140. – С. 18–25.
187. Скворцов, В.Э. Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России / В.Э. Скворцов. – М.: КМК, 2004. – 506 с.
188. Созинов, О. В. Ценопопуляции мирта болотного *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench: взаимосвязь морфологии, фитохимического состава листьев и факторов среды / О. В. Созинов, Г. Н. Бузук, Н. А. Кузьмичева // Вестн. фармации. – 2009. - № 3. – С. 1-10.
189. Сорные растения СССР: руководство к определению сорных растений СССР / под ред. Б.А. Келлера, В.Н. Любименко, А.И. Мальцева [и др.]. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1935. –Т. 4. – 417 с.
190. Степанов, Н.Д. Климат Свердловской области / Н.Д. Степанов // Природа Свердловской области: сб. ст. / под ред. П.Л. Горчаковского. – Свердловск, 1958. – С. 61–76.
191. Сторожева, М.М. Флора и растительность Уктусских гор (Средний Урал) / М.М. Сторожева. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. – 68 с.
192. Таршис, Г.И. Разнообразие проявления внутривидовой изменчивости у вегетативных и генеративных органов растений / Г.И. Таршис // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск, 1985. – С. 8-17.
193. Тахтаджян, А.Л. Морфологическая эволюция покрытосемянных / А.Л.

Тахтаджян. – М.- Л.: Наука, 1948. – 301 с.

194. Тетерюк, Л.В. Морфофизиологические и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала (в подзоне средней тайги Республики Коми) / Л.В. Тетерюк, О.В. Дымова, Т.К. Головки // Экология. – 2001. – №3. – С. 209–215.
195. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерки учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Готов. – М.: Наука, 1973. – 278 с.
196. Тихонова О.К. Анализ черноголовки на содержание микроэлементов / О.К. Тихонова, С.А. Шляк, С.И. Дмитрук // Химия и химическая технология: тез. докл. к краев. науч.-практ. конф. – Барнаул, 1984. – С.56.
197. Филиппова, Г.В. Роль экологических факторов в накоплении биологически активных веществ растениями Якутии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г.В. Филиппова. – Якутск, 2003. – 26 с.
198. Филипченко, Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения / Ю.А. Филипченко. – М: Наука, 1978. – 238 с.
199. Флора европейской части СССР / отв. ред. А. А. Фёдоров. – Л.: Наука, 1978. – Т. 3. – 259 с.
200. Флора Саратовской области / ред. А.А. Чигуряева. – Саратов: Изд. СГУ, 1988. – Ч. 5. – 127 с.
201. Флора Сибири: в 14 т. – Новосибирск, 1997. – Т. 11: *Ryrolaceae* – *Lamiaceae* (*Labiatae*) / под ред. Л. И. Малышева. – С. 213 – 214.
202. Флора СССР: в 30 т. / под. ред. Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. – М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – 861 с.
203. Хабриев, Р.У. Руководство по экспериментальному (доклиническому) изучению новых фармакологических веществ. М.: Медицина. - 2005. – 829 с.
204. Халафян, А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных / А.А. Халафян. – М.: Бином - Пресс, 2008. – 512 с.
205. Харборн, Д. Введение в экологическую биохимию / Д. Харборн. – М.:

- Мир, 1985. – 311 с.
206. Хохряков, А.П. Закономерности эволюции растений / А.П. Хохряков. – Новосибирск: Наука, 1975. – 202 с.
207. Хохряков, А.П. Эволюция биоморф растений / А.П. Хохряков. – М.: Наука, 1981. – 170 с.
208. Хочачка, П. Биохимическая адаптация / Е. П. Хочачка, Жд. Сомеро. – М.: Мир, 1988. – 568 с.
209. Храмова, Е.П. Изменчивость морфологических параметров и содержания флавоноидов в *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (*Rosaceae*). в условиях культуры / Е.П. Храмова, Г.И. Высочина // Химия растит. сырья. – 2010. – Вып. 3. – С. 135–141.
210. Цаценкин, И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала / И. А. Цаценкин. – Душанбе: Дониш, 1967. – 227 с.
211. Цвелев, Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области / Н.Н. Цвелев. – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.
212. Цвелев, Н.Н. Семейство норичниковые (*Scrophulariaceae*) / Н.Н. Цвелев // Жизнь растений: в 6 т. / под общ. ред. А.Л. Тахтаджяна. – М., 1981. – Т. 5, Ч. 2: Цветковые растения. – С. 421–427.
213. Ценофонд лесов Европейской России [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm> (дата обращения: 19.12.2015)
214. Цуркан, А.А. Исследование липофильных веществ черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.) / А.А. Цуркан, Е.И. Голембиовская // Разработка, исследование и маркетинг новой фармацевтической продукции: сб. науч. тр. – Пятигорск, 2013. – Вып. 68. – С. 217–219.
215. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М.: Наука, 1983. – 196 с.
216. Чикишев, А.Г. Природное районирование / А.Г. Чикишев // Урал и

- Приуралье: природные условия и естественные ресурсы СССР. – М., 1968. – С. 305 – 350.
217. Чикишев, А.Г. Физико-географическое районирование Урала / А.Г. Чикишев // Проблемы физической географии Урала – М., 1966. – С. 784.
218. Шамилов, А.А. Активность извлечений из травы черноголовки крупноцветковой при гипоксической гипоксии / А.А. Шамилов, А.В. Арльт, М.Н. Ивашев // Междунар. журн. прикл. и фундам. исслед. - 2013. – №5. – С. 132–133.
219. Шиманюк, А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках / А.П. Шиманюк; отв. ред. В.П. Тимофеев. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 355 с.
220. Широких, П.С. Сравнение эффективности оценок экологических условий лесов Южно-Уральского региона при использовании различных экологических шкал / П.С. Широких // Аграр. Россия. - 2009. – Спец. вып. – С. 72–73.
221. Шмидт, В.М. Математические методы в ботанике / В.М. Шмидт. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 287 с.
222. Щербаков, А.В. Вариабельность содержания вторичных метаболитов *Achillea nobilis* L. в условиях Южного Урала / А.В. Щербаков, Г.Г. Бускунова, А.А. Аминова, С.П. Иванов, И.Ю. Усманов // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2009. – Т.11, №1. – С. 198–204.
223. Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения: учеб. пособие / под ред. Г.П. Яковлева, К.Ф. Блиновой. – СПб.: Спец. лит., 1999. – 407 с.
224. Яблоков, А.В. Изменчивость млекопитающих / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1966. – 363 с.
225. Яблоков, А.В. Фенетика: эволюция, популяция, признак / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1980. – 135 с.

226. *Prunella grandiflora* (L.) Turra // Особо охраняемые природные территории России: информационно-аналитическая система [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://oort.aari.ru/bio/45272>. - (дата обращения: 19.03.2016).
227. Ahmed, J.H. Anatomical features of genus *Prunella* L. growing in Turkey / J.H. Ahmed, N. Ezer // Turk. J. Pharm Sci. – 2008. – Vol. 5, No 1. – P. 17–27.
228. Al-Sereiti, M.R. Pharmacology of rosemary (*Rosmarinus officinalis* Linn.) and its therapeutic potentials / M.R. Al-Sereiti, K.M. Abu-Amer, P. Sen // Indian j. exper. Biol. – 1999. – No 37. – P. 124–130.
229. Barros, L. *Lamiaceae* often used in Portuguese folk medicine as a source of powerful antioxidants: vitamins and phenolics / L.Barros, S. A. Heleno, A. M. Carvalho, I. Ferreira // LWT - Food sci. and technology. – 2010. –Vol. 43. – P. 544–550.
230. Bettaieb, I. Drought effects on polyphenol composition and antioxidant activities in aerial parts of *Salvia officinalis* L. / I. Bettaieb, I. Hamrouni-Sellami, S. Bourgou, F. Limam, B. Marzouk // Acta Physiol. Plant. – 2011. – No 33. – P. 1103–1111.
231. Blokhina, O. Antioxidants, Oxidative Damage and Deprivation Stress: a Review / O. Blokhina, E. Virolainen, K. V. Fagerstedt // Annals of Botany. – 2003. – No 91. - P. 179-194.
232. Cai, Y. Antioxidant activity and phenolic compounds of 112 traditional Chinese medicinal plants associated with anticancer / Y. Cai, Q. Luo, M. Sun, H. Corke // Life Sciences. – 2004. – No. 74. – P. 2157–2184.
233. Chen, Y. Changes in bioactive components related to the harvest time from the species of *Prunella vulgaris* / Y. Chen, Q.S. Guo, ZB Zhu, LX Zhang // Pharm Biol. – 2012. – Vol. 50, No. 9. – P. 1118–1122.
234. Chen, Y. Influence of fertilization and drought stress on the growth and production of secondary metabolites in *Prunella vulgaris* L. / Y. Chen, Q. Guo, L. Liao, Z. Zhu // J. of Med. Plants Res. – 2011. – Vol. 5, No. 9. – P. 1749–1755.
235. Chen, Y.H. Textual research on change of medicinal parts and herbal

- medicine of *Prunella vulgaris* / Y.H. Chen, Q.S. Guo, C.Y. Wang. – J. Chin. Mater. Med. – 2010. – Vol. 35. – P. 242–246.
236. Dixon, R.A. Stress-induced phenylpropanoid metabolism / R.A. Dixon, N.L. Paiva // The Plant Cell. – 1995. – Vol. 7. – P. 1085–1097.
237. Dmitruk, S.I. Flavones of *Prunella vulgaris* / S.I. Dmitruk, S.E. Dmitruk, T.P. Berezovskaya, T. P. Prishchep // Khimiya Prirodnikh Soedinenii. – 1987. – Vol. 3. – P. 449–450.
238. Ellenberg, H. Zieglerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg // Scripta geobotanica. Gottingen. – 1974. – Vol. 9. – P. 1-197.
239. Fang, X. Immune modulatory effects of *Prunella vulgaris* L. on monocytes/macrophages / X. Fang, M.M.-S. Yu, W.-H. Yuen, S.Y. Zee, R. C.-C. Chang // Int. j. mol. med. – 2005. – Vol. 16, No. 6. – P. 1109 – 1116.
240. Feng, L. Antioxidant activities of total phenols of *Prunella vulgaris* L. in vitro and in tumor – bearing mice / L. Feng, X. Jia, M-M. Zhu, Y. Chen, F. Shi // Molecules. – 2010a. – Vol. 15. – P. 9145 – 9156.
241. Feng, L. Combination of active components enhances the efficacy of *Prunella* in prevention and treatment of lung cancer / L. Feng, X.B. Jia, J. Jiang, M. M. Zhu, Y. Chen, X.-B. Tan, F. Shi // Molecules. – 2010b. – No. 15. – P. 7893–7906.
242. Feng, L. Identification of two polysaccharides from *Prunella vulgaris* L. and evaluation on their anti – lung adenocarcinoma activity / Feng L., X. Jia, F. Shi. Y. Chen // Molecules. – 2010b. – Vol. 15, No. 8. - P. 93 – 103.
243. Fletcher, R.S. Heat stress reduces the accumulation of rosmarinic acid and the total antioxidant capacity in spearmint (*Mentha spicata* L) / R.S. Fletcher, T. Slimmon, C.Y. McAuley, L.S.Kott // J. Sci. Food. Agric. – 2005. – Vol. 85. – P. 2429–2436.
244. Generalic, I. Seasonal Variations of Phenolic Compounds and Biological Properties in Sage (*Salvia officinalis* L.) / I. Generalić, D. Skroza, J. Šurjak V. Katalinic // Chem. & biodiversity. – 2012. – Vol. 9, No 2. – P. 441 – 457.

245. Haque, M.S. Phenotypic variabilities in foliar characters on some *Salvia* species / M.S. Haque // *Proo. Indian Uat.Sci.Acad.* – 1983. – B.49, N 5. – P. 447–451.
246. Hegnauer, R. *Chemotaxonomie der Pflanzen* / R. Hegnauer. – Basel; Stuttgart, 1973. – Bd. 6. – 882 s.
247. Hura, T. Possible contribution of cell – wall – bound ferulic acid in drought resistance and recovery in triticale seedlings / T. Hura, K. Hura, S. Grzesiak // *J. Plant. Physiol.* – 2009. – Vol. 166. – P. 1720–1733.
248. Ito, H. Antiallergic activities of rabsosiin and its related compounds: chemical and biochemical evaluations / H. Ito, T. Miyazaki, M. Ono, H. Sakurai // *Bioorganic and medicinal chemistry.* – 1998. – Vol. 6, No 7. – P. 1051–1056.
249. Jerkovic, I. Phytochemical composition of the essential oil of *Prunella grandiflora* / I. Jerkovic, Z. Marijanovic, K. Hazler Pilepic, Z. Males // *Chemistry of Natural Compounds.* – 2013. – Vol. 49, No. 2. – P. 371–373.
250. Kawecki, T. J. Adaptation to marginal habitats / T. J. Kawecki // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics.* – 2008. – Vol. 39. – P. 321–342.
251. Kelen, M. Chemical composition, antioxidant and antimicrobial properties of the essential oils of three *Salvia* species from Turkish flora / M. Kelen, B. Tepe // *Bioresource Technology.* – 2008. – Vol. 99. – P. 4096–4104.
252. Kim, S. Response surface optimised extraction and chromatographic purification of rosmarinic acid from *Melissa officinalis* leaves / S. Kim, E. J. Yun, J.S. Bak, H. Lee, S. J. Lee, C.T. Kim, J-H. Lee, K. h. Kim // *Food chem.* – 2010. – Vol. 121, No. 2. – P. 521–526.
253. Kuiper, P. J. C. Analysis of phenotypic responses of plant to changes in the environment in terms of stress and adaptation / P. J. C. Kuiper // *Acad. Bot. neerl.* – 1990. – Vol. 39, No 3. – P. 217-227.
254. Kulisic, T. Antioxidant activity of aqueous tea infusions prepared from *Oregano*, *Thyme* and *Wild Thyme* / T. Kulisic, V. Dragovic-Uzelac, M. Milos // *Food technol. biotechnol.* – 2006. – Vol. 44, No. 4. – P. 485–492.

255. Lamaison, J.L. Derives hydroxycinnamiques et flavonoides dans le genre *Prunella* (*Lamiaceae*): activites antioxydantes et interet chimiotaxonomique / J.L. Lamaison, C. Petitjean-Freytet // *Plantes Med. et Phytotherapie.* – 1990. – Vol.24. – P. 152–157.
256. Lamaison, J.L. Medicinal *Laminaceae* with antioxidant properties, a potential source of rosmarinic acid / J.L. Lamaison, C. Petitjean-Freytet, A. Carnat // *Pharm. Acta Helv.* – 1991. – Vol. 66. – P. 85–188.
257. Landolt, E. Okologische Zeigerwerts zur Schweizer Flora / E. Landolt // *Veroff. geobot. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zurich.* – 1977. – Vol. 64. – P. 1–208.
258. Lu, Y. Polyphenolics of *Salvia* — a review / Y. Lu, L.Y. Foo // *Phytochem.* – 2002. – Vol. 75. – P. 197–202.
259. Luis, J.C. Seasonal variations of rosmarinic and carnosic acids in rosemary extracts. Analysis of their *in vitro* antiradical activity / J.C. Luis, C.B. Johnson // *Spanish J. of Agricultural Res.* – 2005. – Vol. 3, No. 1. – P. 106–112.
260. Makino, T. Inhibitory effects of rosmarinic acid on the proliferation of cultured murine mesangial cells / T. Makino, T. Ono, E. Muso, H. Yoshida, G. Honda, S. Sasayama // *Nephrol dial transplant.* – 2000. – No 15. – P. 1140–1145.
261. Malencic, D. J. Screening for antioxidant properties of *Salvia reflexa* Hornem / D.J. Malencic, O. Gasic, M. Popovic, P. Boza // *Phytother. res.* - 2000. – Vol. 14. – P. 546 – 548.
262. Mangur, C.P. Physiological adaptation to unstable environments / C.P. Mangur, D.W. Towle // *Amer. Ski.* - 1977. – Vol. 65. – P. 67–75.
263. Mata, A.T. Antioxidant and antiacetylcholinesterase activities of five plants used as *Portuguese* food spices / A.T. Mata, C. Proenca, A.R. Ferreira, M.L.M. Serralheiro, J.M.F. Nogueira, M.E.M. Araujo // *Food Chem.* –2007. –Vol. 103, No. 3. – P. 778–786.
264. Matsuura, H. DPPH radical scavengers from dried leaves of oregano (*Origanum vulgare*) / H. Matsuura, H. Chiji, C. Asakawa, M. Amano, T.

- Yoshihara, J. Mizutani // *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. – 2003. – Vol. 67, No. 11. – P. 2311–2316.
265. Menadue, Y. Leaf polymorphism in *Ranunculus nanus* Hook (Ranunculaceae) / Y. Menadue, R. K. Crowden // *New Phytol.* – 1990. – Vol. 114, No 2. – P. 265-274.
266. Miliauskas, G. Screening of radical scavenging activity of some medicinal and aromatic plant extracts / G. Miliauskas, P.R. Venskutonis, T.A. van Beek // *Food chem.* – 2004. – Vol. 85, No. 2. –P. 231–237.
267. Mrudula, G. Antistress and antioxidant effects of *Prunella vulgaris* leaves / G. Mrudula, P. Mallikarjuna Rao, K.N. Jayaveera, M.D. Arshad, S.A. Rehman// *Pharmacologyonline*. – 2010. –Vol. 2. – P. 952 – 962.
268. Neuffer, B. Leaf morphology in *Capsella*(Cruciferae): dependency on environments and biological parameters / B. Neuffer // *Beitr. Biol. Pflanz.* – 1989. – Bd. 64, No 1. – S. 39-54.
269. Patrick, P. Inhibitory effects of rosmarinic acid extracts on porcine pancreatic amylase in vitro / P. Patrick, S. Kalidas // *Asia Pacific J. Clin. Nutr.* – 2004. –Vol. 13, No 1. – P. 101–106.
270. Petesen, M. Evolution of rosmarinic acid biosynthesis / M. Petesen, Y. Abdullah, J. Benner, D. Eberle, K. Gehlen, S. Hücherig, V. J. Kyung, H. Kim. M. Sander, C. Weitzel, S. Wolters // *Phytochemistry*. – 2009. –Vol. 70, No 15/16. – P. 1663–1679.
271. Pharmacopoeia of the People's Republic of China (English Edition) / Eds. State Pharmacop. Comission. – China: Chemical Industry Press, 2000. – Vol. 12.
272. *Prunella hyssopifolia* L. [Electronic resource]. – Mode of access: <http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-53358-synthes>. - (дата обращения: 21.02.2016).
273. Psotová, J. Biological activities of *Prunella vulgaris* extract / J. Psotová, M. Kolar, J. Sousek, Z. Svagera, J. Vicar, J. Ulrichova // *Phytother. Res.* – 2003. – No. 17. – P. 1082–1087.

274. Qiang, Z. Permeability of rosmarinic acid in *Prunella vulgaris* and ursolic acid in *Salvia officinalis* extract across Caco – 2 cell monolayers / Z. Qiang, Z. Ye, C. Hauck, P. A. Murphy, J-A. McCoy, M. P. Widrullechner, M. Reddy, S. Hendrich // *J. of Ethno pharmacology*. – 2011. – Vol. 137. – P. 1107 – 1112.
275. Rasool, R. *Prunella vulgaris* L.: a literature review on its therapeutic potentials / R. Rasool, B.A. Ganai // *Pharmacologia*. – 2013. – Vol. 4. – P. 441–448
276. Ravn, H. Seasonal variation and distribution of two phenolic compounds, rosmarinic acid and caffeic acid, in leaves and roots-rhizomes of eelgrass (*Zostera Marina* L.) / H. Ravn, M.F. Pedersen, J. Borum, C. Andary, U. Anthoni, C. Christophersen, P.H. Nielsen // *Ophelia*. – 1994. - Vol. 40, No 1. – P. 51 – 61.
277. Sahin, S. Determination of phenolic compounds in *Prunella* L. by liquid chromatography-diode array detection / S. Sahin, C. Demir, H. Malyer // *J. Pharmaceutical and Biomedical Analysis*. – 2011. – No. 55. – P. 1227–1230.
278. Şahin, S. Isolation of Major Phenolic Compounds from the Extracts of *Prunella* L. Species Grown in Turkey and Their Antioxidant and Cytotoxic Activities / S. Şahin, F. A. Cedvet, D. E. Ulukaya // *J. of Food Biochemistry*. – 2014. – Vol. 38, Issue 2. – P. 248–257.
279. Sahin, S. Prediction of total phenolic content in extracts of *Prunella* species from HPLC profiles by multivariate calibration / S. Sahin, E. Isik, C. Demir // *Chromatography*. – 2012. – Vol. 2012. - P. 17.
280. Santamaria, L. Rosmarinus officinalis extract inhibits as antioxidant mutagenesis by 8-methoxypsoralen (8-MOP) and benzo[a]pyrene (BP) in *Salmonella typhimurium* / L. Santamaria, F. Tateo, A. Bianchi, L. Bianchi // *Med. Biol. Environ*. – 1987. – No 15. – P. 97–101.
281. Sarosi, S. Effect of different plant origins and climatic conditions on the total phenolic content and total antioxidant capacity of self-heal (*Prunella vulgaris* L.) / S. Sarosi, G. Burchi, M. Antonetti, A. Bertoli // *Acta horticulturae*.

- 2011. – Vol. 925. – P. 49–55.
282. Shan, B. Antioxidant capacity of 26 spice extracts and characterization of their phenolic constituents / B. Shan, Y.Z. Kai, M. Sun, H. Corke // *J. agric. food chem.* – 2005. – Vol. 53, No. 20. – P. 7749–7759.
283. Shin, T.Y. Inhibition of immediate type allergic reaction by *Prunella vulgaris* in a murine model / T.Y. Shin, Y.K. Kim, H.M. Kim // *Immunopharmacol immunotoxicol.* – 2001. – Vol. 23, No. 3. – P. 423 – 435.
284. Škottová, N. Phenolics-rich extracts from *Silybum marianum* and *Prunella vulgaris* reduce a high-sucrose diet induced oxidative stress in hereditary hypertriglyceridemic rats / N. Škottová, L. Kazdova, O. Oliyarnyk, R. Vecera, L. Sobolová, J. Ulrichová // *Pharmacol Res.* – 2004. – Vol. 50, No. 2. – P. 123–130.
285. Sokal, R.R. Principles of numerical taxonomy / R.R Sokal., P.H.A. Sneath. – San Francisco; London: W.H. Freeman and Company, 1963. – 359 p.
286. Takeda, H. Identification of rosmarinic acid as a novel antidepressive substance in the leaves of *Perilla frutescens* Britton var. *acuta* Kudo (*Perillae Herba*) / H. Takeda, M. Tsuji, T. Matsumiya, M. Kubo // *Jpn. J. Neuropsychopharmacol.* – 2002. – No. 22. – P. 15–22.
287. Tepe, B. Antioxidant potentials and rosmarinic acid levels of the methanolic extracts of *Salvia virgata* (Jacq), *Salvia staminea* (Montbret & Aucher ex Benth) and *Salvia verbenaca* (L.) from Turkey / B. Tepe // *Bioresource Technology.* – 2008. – Vol. 99. – P. 1584–1588.
288. Tsao, R. Which polyphenolic compounds contribute to the total antioxidant activities of apple / R. Tsao, R. Yang, S. Xie, E. Sockovie, S. Khanizadeh // *J. agric. food chem.* – 2005. – Vol. 53, No. 12. – P. 4989–4995.
289. Vundać, V.B. Content of polyphenolic constituents and antioxidant activity of some *Stachys* taxa / V.B. Vundać, A.H. Brantner, M. Plazibat // *Food chem.* – 2007. – Vol. 104, No. 3. – P. 1277–1281.
290. Wang, H. Determination of rosmarinic acid and caffeic acid in aromatic herbs by HPLC / H. Wang, G.J. Provan, K. Helliwell // *Food chem.* – 2004. – Vol. 87, No. 2. – P. 307 –311.

291. Wang, Z.H. Depsides from *Prunella vulgaris* / Z.H. Wang, Y.Y. Zhao, B. Wang, A.T. Min, Y. Yan, Y. Y. Chen // Chin. Chem. Lett. – 2000. – Vol. 11. – P. 997–1000.
292. Wang, Zh. Studies on chemical constituents from *Prunella vulgaris* / Zh. Wang, Y. Zhao, G. Tu, S. Hong, Y. Chen // Yaoxue Xuebao. – 2007 – Vol. 34, No. 9. – P. 679 – 681.
293. Ward, J.H. Hierarchical grouping to optimize an objective function / J.H. Ward // J. of the Amer. Statistical Association. – 1963. – Vol. 58, N 301. – P. 236–244.
294. Winn, A. A. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris* / A. A. Winn // Ecology. – 1988. – Vol. 69, No. 5. – P. 1537-1544.
295. Winn, A. A. The effects of seed size and microsite on seedling emergence in *Prunella vulgaris* L. / A. A. Winn // Ecology. – 1985. – Vol. 73. – P. 831–840.
296. Yoo, K.M. Relative antioxidant and cytoprotective activities of common herbs / K.M. Yoo, C.H. Lee, H. Lee, B.K. Moon, C.Y. Lee, // Food Chem. – 2008. – Vol. 106, No. 3. – P. 929–936.
297. Zheng, W. Antioxidant activity and phenolic compounds in selected herbs / W. Zheng, S.Y. Wang // J. agric. food chem. – 2001. –Vol. 49, No. 11. –P. 5165-5170

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А



Рисунок А.1 – *P. grandiflora* (Свердловское)



Рисунок А.2 – *P. vulgaris* (Киселево)

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Характеризующая таблица сообществ Среднего и Южного Урала

с участием *Prunella vulgaris* и *Prunella grandiflora*

Виды	<i>Prunella vulgaris</i>													<i>Prunella grandiflora</i>															
	Орловка				Алтынное	Байкалово (Шаламы)			Иткуль		Северка	Усть-Утка (Река Чусовая)		Гусельниково		Кургатово		Большие Ключи		Киселево	Мокрая	Свердловское		Средний Мунчуг			Кутушево	Еньяшево	Илек
Сокращенное название мест описаний																													
Высота над ур. м	394	241	345	250	324	197	276	292	278	234	261	240	233	325	318	374	327	205	469	334									
Дата описания	17.07.2012	08.07.2014	01.08.2011	26.06.2012	09.07.2013	23.07.2013	06.07.2014	15.07.2014	25.06.2014	22.06.2013	03.08.2011	08.07.2013	08.07.2013	03.08.2011	02.08.2011	18.07.2012	21.07.2012	10.07.2013	19.07.2012	04.08.2011									
Проективное покрытие древесного яруса, %	50	45	50	50	50	40	40	35	2	2	2	5	5	45	20	25	25	23	20										
Проективное покрытие кустарникового яруса, %	2	1	2	1	2	1	5					1	1	3	1														
Проективное покрытие травянистого яруса, %	90	75	75	85	60	80	80	85	85	80	85	85	85	85	90	80	95	90	95	85									
Табличный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20									
Кластеры (рис. 4, 5)	4-й				3-й	1-й			2-й					1-й	2-1	3-й													
<i>Pinus sylvestris</i>	50	40	30	45				5																					
<i>Geranium sylvaticum</i>	5	1	2	1					1						2														
<i>Potentilla anserina</i>	+	+	+	1					1		1	+																	
<i>Pulmonaria mollis</i>	+	+		1	+			6	1			+																	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	2		5																									
<i>Polemonium caeruleum</i>	+	+	+																										
<i>Geum aleppicum</i>	+	1	1																							+		+	

Продолжение приложения В

Виды	<i>Prunella vulgaris</i>						<i>Prunella grandiflora</i>							
	Орловка	Хрустальная Нижний Иргинск Сысерть (Биостанция УрФУ)	Алтынное	Байкалово (Шаламы)	Иткуль Северка	Усть-Утка (Река Чусовая)	Гусельниково Кургатово Большие Ключи Киселево	Мокрая	Свердловское	Средний Мунчуг	Кутушево Еньяево Илек	Александровские сопки		
<i>Trollius europaeus</i>	+	+		+	+	+								
<i>Vicia sylvatica</i>				+	+	+			+	1				
<i>Campanula bononiensis</i>				1	1	1			2	1	+	+		
<i>Angelica sylvestris</i>	1			+	+	+								
<i>Antennaria dioica</i>		1	+	1	1	1						2		
<i>Tussilago farfara</i>		3	+	1		+		+						
<i>Verbascum nigrum</i>			+	1	+									
<i>Salix caprea</i>					1	2								
<i>Equisetum arvense</i>	1	+		+		6								
<i>Veronica teucrium</i>							1	1	5	1	+	+	+	+
<i>Pyrethrum corymbosum</i>							1	3	1	1	1	+	1	+
<i>Amoria repens</i>				1	+	+	1		2	2	4		+	
<i>Campanula latifolia</i>					5		+	1	2	2	1	1		
<i>Bromopsis inermis</i>	1	+	+				6	+	5		+	2	2	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>							1	+		+	+			
<i>Rhinanthus aestivalis</i>							+		3	1				
<i>Potentilla argentea</i>									1	2				
<i>Stellaria graminea</i>			1	2	+		2		+	1				
<i>Artemisia vulgaris</i>			5	1				+		1				
<i>Galium album</i>									1	+	1			

Продолжение приложения В

Виды	<i>Prunella vulgaris</i>						<i>Prunella grandiflora</i>										
	Орловка	Хрустальная Нижний Иргинск	Сысерть (Биостанция УрФУ)	Алтынное	Байкалово (Шаламы)	Иткуль Северка	Усть-Утка (Река Чусовая)	Гусельниково	Кургатово	Большие Ключи	Киселево	Мокрая	Свердловское	Средний Мунчуг	Кутушево	Еньяево	Илек
<i>Seseli libanotis</i>					1	+	+					2	7	1	+	7	6
<i>Veronica spicata</i>			1					1		1	2	+		+	3	+	1
<i>Centaurea ruthenica</i>											2	+	1	1	+	1	+
<i>Poa angustifolia</i>			+								+	2		3	+	+	+
<i>Polygonatum odoratum</i>												1	1	1	1	+	7
<i>Phlomidoides tuberosa</i>											1		1	1	2	2	3
<i>Adonis vernalis</i>						+	+				+	1	1	1	1	1	1
<i>Inula hirta</i>											8			1		4	6
<i>Aster amellus</i>											+			+	+		+
<i>Galium verum</i>								+		1			3			7	3
<i>Carum carvi</i>								+	2	2				+	+	+	+
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>			1										7		+	1	1
<i>Primula macrocalyx</i>	+													+	+	+	+
<i>Onobrychis sibirica</i>													1	+	+	1	+
<i>Hypericum maculatum</i>														+	+	+	+
<i>Artemisia sericea</i>													+	+	+	+	
<i>Stipa pennata</i>													3		3	1	1
<i>Pulsatilla sp.</i>														+	2	+	+
<i>Polygonatum multiflorum</i>													1	1		1	2
<i>Anthemis tinctoria</i>														+	+	+	+
<i>Artemisia commutata</i>													+	+	+	+	+

Продолжение приложения В

Виды	<i>Prunella vulgaris</i>							<i>Prunella grandiflora</i>												
	Орловка	Хрустальная	Нижний Иргинск	Сысерть (Биостанция УрФУ)	Алтынное	Байкалово (Шаламы)	Иткуль	Северка	Усть-Утка (Река Чусовая)	Гусельниково	Кургатово	Большие Ключи	Киселево	Мокрая	Свердловское	Средний Мунчуг	Кутушево	Еньяево	Илек	Александровские сопки
<i>Seseli krylovii</i>																	+	+	+	+
<i>Festuca valesiaca</i>																	+	+	+	+
<i>Cerasus fruticosa</i>																	3	3	2	3
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>																1	+		+	
<i>Galium tinctorium</i>																1		1	+	
<i>Silene baschkirorum</i>																+	+	+		
<i>Artemisia macrantha</i>																	+	+	+	
<i>Artemisia armeniaca</i>																+	+	+		
<i>Carlina biebersteinii</i>														1			+	+		
<i>Jacobaea vulgaris</i>																	+	+	+	
<i>Aster alpinus</i>																		+	+	
<i>Picris hieracioides</i>																	1	+		
<i>Poa pratensis</i>																	5	+		
<i>Stachys officinalis</i>	1	1	1				2	2	2					3		1	2	3	2	1
<i>Calamagrostis epigeios</i>	6	1	1	1			1							7		3	1	4	1	+
<i>Sanguisorba officinalis</i>	6	1	1	1	+		1	1	1					3		1	1	3	3	
<i>Achillea millefolium</i>	1	+	+	+			1	1	1				1		+	1	2	2	2	
<i>Brachypodium pinnatum</i>			2	1			+	+	+					+	7		+	5	+	
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	+	+			+									1	1	1	1	1	1	
<i>Digitalis grandiflora</i>	1	1	1	+										2	1		1	+	1	

Продолжение приложения В

Виды	<i>Prunella vulgaris</i>										<i>Prunella grandiflora</i>										
	Орловка	Хрустальная	Нижний Иргинск	Сысерть (Биостанция УрФУ)	Алтынное	Байкалово (Шаламы)	Иткуль	Северка	Усть-Утка (Река Чусовая)	Гусельниково	Кургатово	Большие Ключи	Киселево	Мокрая	Свердловское	Средний Мунчуг	Кутушево	Еньяево	Илек	Александровские сопки	
<i>Veronica officinalis</i>	+	+	+		3									1	+		1	+			
<i>Rubus saxatilis</i>	6	6	2					2							10		6	2	3		
<i>Lathyrus vernus</i>	1	+	1	5										+		2	+	+			
Прочие виды																					
<i>Festuca pratensis</i>	1	+	3		1	2	2	5	4	+	3	2	+	2	8	3		+	7	+	
<i>Origanum vulgare</i>	3	1	+		+	2	6	2		2		1	2	3	1	2	5	5	3	+	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	1	1	1	2	1	2	2	2	3	2	4	2			2	+	3			
<i>Trifolium medium</i>	+	1	1	2		1	6	4	1	2	4	3	5	10		1	3			2	
<i>Phleum pratense</i>		4	3		1	6	3	6	6	3	6	5	5			1		+	+		
<i>Agrostis tenuis</i>	6	6	+	+					1		5	+	+	4	+	+	+	+	+		
<i>Filipendula vulgaris</i>	+	+	+	+						1	1	5	1	2	2	7	5	5	3	3	
<i>Galium boreale</i>	6	3	5	1				6	3		1	3	1	3	+	1	+	5		9	
<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	1	1	2			3		6	5		+	2	5	1	1	1		
<i>Hypericum perforatum</i>	+	+	2		2			+	+		1	5	+		3	1	3		6		
<i>Agrimonia pilosa</i>		+	1	5	3		1	2	1	1	1	+	1			+	5	2			
<i>Fragaria viridis</i>			5	1	5		6	2		6	5		5	3	3	3		5	1	+	
<i>Pimpinella saxifraga</i>						2	5	1	5	5	5	+	5	3	2		+	3	+	+	
<i>Trifolium pratense</i>	+	2	3	1		6			5		2	6	1	+	3			+	6		
<i>Solidago virgaurea</i>	+	+	+					+		2	1		2	+	1	+	+	1	+		
<i>Ranunculus acris</i>	1	+		1	+	3	2	+		3			3			+					
<i>Centaurea scabiosa</i>									+	1	1	6	1	3		1	1	4	6	1	

Продолжение приложения В

Виды	<i>Prunella vulgaris</i>										<i>Prunella grandiflora</i>									
	Орловка	Хрустальная	Нижний Иргинск	Сысерть (Биостанция УрФУ)	Алтынное	Байкалово (Шаламы)	Иткуль	Северка	Усть-Утка (Река Чусовая)	Гусельниково	Кургатово	Большие Ключи	Киселево	Мокрая	Свердловское	Средний Мунчуг	Кутушево	Еньяево	Илек	Александровские сопки
<i>Knautia arvensis</i>	1	+	1		2			+	2	5			3			+	3	1		
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	+		+			3		3	1	3	2	1				+		1	
<i>Plantago media</i>		1	+		+		3	+	2	1	3	2				3				+
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>		2	1	2									2	1	3	2	3		5	2
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	+	1	1		1	+	+		1				3		1				
<i>Fragaria vesca</i>				5				6	3	5		2	4	5	1	6	2			
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	2			6			6	6	3	5							3	
<i>Potentilla erecta</i>	2	3	+	2	+		3	1	1				+							
<i>Thalictrum simplex</i>								+	+	+	+					1	+	+	1	
<i>Geranium pratense</i>			+			1	2		2	+			+				+		1	
<i>Geum urbanum</i>	+	4			1	1			1								+	+	+	
<i>Geranium sanguineum</i>			2			2			3		2	1			2	1		+		
<i>Plantago lanceolata</i>		1	+				3				+						2	+	+	
<i>Phleum phleoides</i>									1	+				+	3	+	+	+		
<i>Lathyrus pratensis</i>						2	2	+		4							+	+	+	
<i>Gentiana cruciata</i>				1						1	+		8			1		+	1	
<i>Pyrola minor</i>			5	5																
<i>Lathyrus pisiformis</i>							3		5		5			2		1	+	+		
<i>Adenophora lilifolia</i>	+	+	1										+	1		+		+		
<i>Carex montana</i>				1	1									3		+	+	+	+	
<i>Amoria montana</i>					1				1	2	2	3	2				1			

Продолжение приложения В

Виды	<i>Prunella vulgaris</i>										<i>Prunella grandiflora</i>									
	Орловка	Хрустальная	Нижний Иргинск	Сысерть (Биостанция УрФУ)	Алтынное	Байкалово (Шаламы)	Иткуль	Северка	Усть-Утка (Река Чусовая)	Гусельниково	Кургатово	Большие Ключи	Киселево	Мокрая	Свердловское	Средний Мунчуг	Кутушево	Еньяево	Илек	Александровские сопки
<i>Elytrigia repens</i>				1			+	+	+								1			8
<i>Campanula rotundifolia</i>	+		+						+		+	+								
<i>Pteridium aquilinum</i>	8		1				3								2		6			
<i>Galium mollugo</i>			3	1				6	3					3						
<i>Lilium martagon</i>	+	+													+	1		+		
<i>Linaria vulgaris</i>											1	+						+	1	+
<i>Centaurea sibirica</i>				+		2										1		1		+
<i>Rosa majalis</i>				1				3						1	3		1			
<i>Taraxacum officinale</i>				1		3			+	5							5			

Примечание – 1–4 – сосновые и елово-сосновые леса; 5 – искусственная елово-лиственничная лесопосадка; 6–8 – березовые леса; 9–13 – сырые луга; 14 – лесной луг; 15 – сомкнутый березовый лес; 16–20 – разреженные березовые леса.

Кроме того в описаниях отмечены: *Alnus incana* (1 1), *Alopecurus pratensis* (4 +), *Arctium tomentosum* (4 +), *Asarum europaeum* (3 2), *Astragalus danicus* (4 +, 16 +, 18 1, 20 1), *Athyrium filix-femina* (1 1), *Atragene sibirica* (1 1), *Campanula glomerata* (14 +), *C. patula* (9 1), *C. persicifolia* (14 +), *C. sibirica* (4 +), *Caragana arborescens* (19 1), *Carex contigua* (5 1, 14 +), *Chenopodium album* (1 +), *Cirsium arvense* (1 +), *C. setosum* (5 1), *C. vulgare* (1 +, 9 1, 10 1), *Convolvulus arvensis* (12 1, 18 +), *Cotoneaster melanocarpus* (14 +), *Crataegus sanguinea* (17 +), *Dianthus versicolor* (8 2, 18 2, 19 1, 20 +), *Echinops ritro* (16 1, 19 +, 20 +), *Eryngium campestre* (17 +), *Euphorbia helioscopia* (9 1), *E. pseudagraria* (12 1), *E. seguieriana* (20 +), *Festuca rubra* (3 1, 11 +, 12 1, 15 +), *Frangula alnus* (3 1), *Galatella angustissima* (20 +), *Galium ruthenicum* (4 1, 17 1), *Glechoma hederacea* (5 5, 12 2, 17 1, 19 +), *Helictotrichon desertorum* (20 2), *Heracleum sibiricum* (13 +, 14 1), *Hieracium virosum* (20 +), *Humulus lupulus* (4 +), *Impatiens noli-tangere* (1 +), *Inula salicina* (12 +), *Juncus* sp. (9 1), *Juniperus communis* (11 1), *Leontodon hispidus* (13 1), *Lilium pilosiusculum* (4 1), *Linnaea borealis* (4 5), *Lycopodium annotinum* (2 +), *Mentha arvensis* (18 +), *Myosotis palustris* (8 1), *Myosoton aquaticum* (1 1, 2 +, 3 +, 20 +), *Onosma simplicissima* (18 +, 20 +), *Orobanche bartlingii* (20 +),

Продолжение приложения В

Oxytropis spicata (20 +), *Pedicularis sibirica* (20 +), *Pilosella echioides* (20 +), *Platanthera bifolia* (11 1), *Polygonum aviculare* (4 1, 6 1), *Quercus robur* (19 1), *Ribes nigrum* (1 1), *Rosa acicularis* (2 1, 4 1, 8 1, 16 1), *Rubus idaeus* (1 +, 5 2, 9 1, 10 1), *Saussurea controversa* (17 +), *Schivereckia podolica* (20 +), *Sedum telephium* (1 +, 14 +), *Silene nutans* (1 +, 4 +), *Sonchus arvensis* (2 2, 6 2, 13 +), *Tanacetum vulgare* (6 1, 13 1), *Tilia cordata* (1 1, 8 1), *Turritis glabra* (18 +), *Verbascum thapsus* (4 +, 8 +, 17 +, 20 +), *Veronica serpyllifolia* (13 1, 14 +), *Viola mirabilis* (4 +).

ПРИЛОЖЕНИЕ С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. vulgaris* в березовых лесах

Профильные участки (выборка)	Стат. показатели	S, кв. см	P, см	Sh_L, см	DI_L, см	Summa_G, см	DI_G, см	DI_L/Sh_ L	Sh_L/Sh_c h
Байкалово (N = 59)	X±ΔX	7,43± 0,41	14,97 ± 0,41	2,40± 0,07	4,08± 0,14	11,53± 0,62	1,55± 0,07	1,70± 0,04	3,33± 0,17
	σ	1,09	1,10	0,19	0,37	1,66	0,18	0,1	0,46
	CV, %	14,61	7,34	8,11	8,95	14,37	11,93	5,72	13,97
Северка (N = 62)	X±ΔX	8,02± 0,31	15,26 ± 0,37	2,51± 0,06	4,25± 0,10	11,78± 0,51	1,46± 0,05	1,70± 0,04	3,18± 0,11
	σ	0,77	0,91	0,16	0,26	1,27	0,11	0,1	0,27
	CV, %	9,56	5,97	6,21	6,09	10,81	7,78	5,71	8,35
Иткуль (N = 44)	X±ΔX	5,78± 0,41	13,65 ± 0,27	2,06± 0,09	3,71± 0,16	10,10± 0,68	1,75± 0,06	1,81± 0,05	3,27± 0,28
	σ	1,09	0,72	0,23	0,43	1,79	0,15	0,14	0,73
	CV, %	18,90	5,27	10,95	11,48	17,75	8,46	7,66	22,41

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; S – площадь листа, P — периметр листа, DL_L — длина листа, Sh_L — ширина листа, Summa_G — суммарная длина жилок на листе, DI_G — длина жилок на 1 кв. см, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L /Sh_ch — отношение ширины листа к ширине черешка.

Продолжение приложения С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. vulgaris* в березовых лесах

Профильные участки (выборка)	Стат. показатели	Ff	Sr_h_zub, см	Sr_sh_zub, см	Sh_ch, мм	Sh_G, мм
Байкалово (N = 59)	X±ΔX	0,41±0,02	0,12±0,01	0,49±0,02	0,75±0,04	0,61±0,04
	σ	0,04	0,02	0,05	0,10	0,10
	CV, %	9,91	16,66	10,00	12,98	16,91
Северка (N = 62)	X±ΔX	0,44±0,02	0,11±0,01	0,50±0,02	0,80±0,03	0,61±0,04
	σ	0,04	0,02	0,04	0,07	0,09
	CV, %	8,61	17,91	7,80	8,85	14,64
Иткуль (N = 44)	X±ΔX	0,39±0,02	0,12±0,01	0,39±0,02	0,67±0,04	0,46±0,03
	σ	0,06	0,02	0,04	0,10	0,07
	CV, %	15,66	19,09	11,15	14,26	15,00

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; Ff – фактор формы, Sr_h_zub — средняя высота зубчика, Sr_sh_zub — средняя ширина основания зубчика, Sh_ch — ширина черешка, Sh_G — ширина центральной жилки.

Продолжение приложения С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. vulgaris* в сосновых, елово - сосновых и елово-лиственничных посадках

Профильные участки (выборка)	Стат. показатели	S, кв. см	P, см	Sh_L, см	DL_L, см	Summa_G, см	DL_G, см	DL_L/Sh_L	Sh_L/Sh_ch
Хрустальная (N=58)	X±ΔX	4,93±0,33	11,87±0,37	1,82±0,06	3,49±0,12	11,06±0,72	2,31±0,08	1,92±0,02	3,00±0,12
	σ	1,91	2,19	0,37	0,71	4,22	0,45	0,13	0,69
	CV, %	38,81	18,45	20,18	20,25	38,17	19,65	6,68	23,07
Алтынное (N = 59)	X±ΔX	5,27±0,20	11,20±0,21	1,98±0,05	3,60±0,07	11,25±0,41	2,17±0,05	1,85±0,04	2,53±0,08
	σ	1,32	1,37	0,30	0,44	2,69	0,32	0,26	0,53
	CV, %	25,07	12,25	14,97	12,11	23,89	14,75	14,14	21,11
Биостанция УрФУ (N = 59)	X±ΔX	5,35±0,22	11,30±0,23	2,02±0,05	3,47±0,07	14,16±0,82	2,60±0,09	1,73±0,03	2,52±0,09
	σ	1,32	1,36	0,27	0,43	4,88	0,55	0,20	0,52
	CV, %	24,67	12,04	13,44	12,39	34,48	21,09	11,73	20,84
Нижний Иргинск (N = 40)	X±ΔX	6,24±0,34	11,00±0,32	2,30±0,07	3,36±0,11	18,01±0,97	2,96±0,14	1,46±0,03	3,51±0,14
	σ	1,15	1,09	0,25	0,39	3,31	0,48	0,11	0,47
	CV, %	18,38	9,93	10,90	11,60	18,37	16,27	7,73	13,31

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; S – площадь листа, P – периметр листа, DL_L – длина листа, Sh_L – ширина листа, Summa_G – суммарная длина жилок на листе, DL_G – длина жилок на 1 кв. см, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L / Sh_ch – отношение ширины листа к ширине черешка.

Продолжение приложения С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. vulgaris* в сосновых, елово - сосновых и елово-лиственничных посадках

Профильные участки (выборка)	Стат. показатели	Ff	Sr_h_zub, см	Sr_sh_zub, см	Sh_ch, мм	Sh_G, мм
Хрустальная (N=58)	X±ΔX	0,42±0,01	0,08±0,00	0,34±0,01	0,62±0,01	0,42±0,02
	σ	0,05	0,01	0,05	0,08	0,09
	CV, %	12,38	16,02	14,37	13,15	21,80
Алтынное (N = 59)	X±ΔX	0,52±0,01	0,05±0,00	0,42±0,01	0,81±0,02	0,53±0,01
	σ	0,05	0,01	0,05	0,14	0,09
	CV, %	10,11	26,64	11,18	17,61	16,85
Биостанция УрФУ (N = 59)	X±ΔX	0,52±0,01	0,04±0,00	0,29±0,01	0,83±0,02	0,61±0,02
	σ	0,06	0,01	0,04	0,14	0,11
	CV, %	11,77	28,89	11,93	16,50	17,99
Нижний Иргинск (N = 40)	X±ΔX	0,64±0,02	0,04±0,00	0,32±0,01	0,67±0,02	0,43±0,02
	σ	0,06	0,01	0,04	0,08	0,06
	CV, %	8,92	16,93	13,25	11,63	14,18

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; Ff – фактор формы, Sr_h_zub — средняя высота зубчика, Sr_sh_zub — средняя ширина основания зубчика, Sh_ch — ширина черешка, Sh_G — ширина центральной жилки.

Продолжение приложения С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. vulgaris* в луговых сообществах

Профильные участки (выборка)	Стат. показатели	S, кв. см	P, см	Sh_L, см	Dl_L, см	Summa_G, см	Dl_G, см	Dl_L/Sh_L	Sh_L/Sh_ch
Усть-Утка (N=68)	X±ΔX	2,09±0,09	8,12±0,19	1,18±0,03	2,33±0,07	3,55±0,21	1,75±0,1	1,99±0,06	1,80±0,06
	σ	0,33	0,68	0,12	0,24	0,75	0,34	0,32	0,29
	CV, %	16,00	8,42	10,17	10,24	21,21	19,47	15,86	16,07
Гусельниково (N=56)	X±ΔX	2,07±0,06	8,25±0,14	1,14±0,03	2,43±0,05	3,79±0,15	1,85±0,07	2,18±0,06	2,03±0,07
	σ	0,34	0,76	0,16	0,25	0,85	0,37	0,34	0,36
	CV, %	16,65	9,27	13,77	10,40	22,41	19,81	15,69	17,99
Киселево (N = 61)	X±ΔX	2,16±0,13	8,41±0,21	1,26±0,04	2,31±0,06	5,38±0,37	2,50±0,12	1,84±0,03	2,0±0,09
	σ	0,36	0,57	0,11	0,16	1,03	0,32	0,08	0,26
	CV, %	16,78	6,80	9,13	7,02	19,10	12,80	4,31	12,76
Кургатово (N = 59)	X±ΔX	2,23±0,12	8,12±0,26	1,24±0,03	2,40±0,10	5,00±0,34	2,32±0,12	1,95±0,08	2,13±0,11
	σ	0,36	0,78	0,10	0,30	1,03	0,35	0,26	0,34
	CV, %	16,07	9,63	8,29	12,47	20,54	15,24	13,31	16,08
Ключи (N = 60)	X±ΔX	2,38±0,14	8,40±0,36	1,31±0,05	2,38±0,09	6,59±0,21	3,13±0,11	1,84±	2,19±0,10
	σ	0,35	1,17	0,18	0,33	0,89	0,43	0,26	0,31
	CV, %	14,83	13,91	13,71	13,75	13,57	13,76	14,24	14,30

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; S – площадь листа, P – периметр листа, DL_L – длина листа, Sh_L – ширина листа, Summa_G – суммарная длина жилок на листе, Dl_G – длина жилок на 1 кв. см, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L / Sh_ch – отношение ширины листа к ширине черешка.

Продолжение приложения С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. vulgaris* в луговых сообществах

Профильные участки (выборка)	Стат. показатели	Ff	Sr_h_zub, см	Sr_sh_zub, см	Sh_ch, см	Sh_G, см
Усть-Утка (N=68)	$X \pm \Delta X$	0,39±0,01	0,07±0,00	0,27±0,01	0,67±0,02	0,46±0,02
	σ	0,03	0,01	0,03	0,08	0,06
	CV, %	8,26	17,66	9,61	11,77	13,27
Гусельниково (N=56)	$X \pm \Delta X$	0,38±0,01	0,06±0,00	0,25±0,01	0,58±0,02	0,45±0,02
	σ	0,05	0,01	0,03	0,11	0,10
	CV, %	12,30	22,36	12,24	19,61	21,01
Киселево (N = 61)	$X \pm \Delta X$	0,37±0,01	0,08±0,00	0,27±0,01	0,65±0,03	0,46±0,02
	σ	0,03	0,01	0,02	0,07	0,05
	CV, %	9,03	9,43	7,43	10,72	10,10
Кургатово (N = 59)	$X \pm \Delta X$	0,42±0,02	0,07±0,00	0,26±0,01	0,61±0,03	0,37±0,02
	σ	0,07	0,01	0,03	0,09	0,06
	CV, %	16,92	16,20	10,92	14,46	16,88
Ключи (N = 60)	$X \pm \Delta X$	0,43±0,02	0,05±0,00	0,28±0,01	0,61±0,04	0,43±0,03
	σ	0,06	0,01	0,04	0,10	0,07
	CV, %	14,74	16,66	14,30	15,66	15,48

Примечание – $X \pm \Delta X$ – среднее \pm ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; Ff – фактор формы, Sr_h_zub — средняя высота зубчика, Sr_sh_zub — средняя ширина основания зубчика, Sh_ch — ширина черешка, Sh_G — ширина центральной жилки.

Продолжение приложения С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. grandiflora* в разнотипных сообществах

Профильные участки	Стат. показатели	S, кв. см	P, см	Sh_L, см	DL_L, см	Summa_G, см	DL_G, см	DL_L/Sh_L	Sh_L/Sh_ch
Мокрая (N = 54)	X±ΔX	2,90±0,21	9,77±0,42	1,31±0,05	3,08±0,11	9,18±0,48	3,48±0,16	2,4±0,06	1,06±0,07
	σ	1,51	3,03	0,34	0,84	3,52	1,17	0,46	0,48
	CV, %	42,07	31,03	26,27	27,14	38,31	33,62	19,17	35,05
Свердловское (N=58)	X±ΔX	10,42±0,66	16,01±0,54	2,48±0,09	5,72±0,19	12,39±0,83	1,21±0,05	2,33±0,05	2,53±0,1
	σ	2,98	2,45	0,39	0,84	3,76	0,23	0,22	0,47
	CV, %	28,60	15,29	15,82	14,68	30,37	19,17	9,58	18,46
Ал. Сопки (N=50)	X±ΔX	10,46±0,52	15,75±0,37	2,73±0,07	5,35±0,14	18,28±0,64	1,81±0,04	1,96±0,03	2,28±0,08
	σ	3,26	2,35	0,43	0,89	4,05	0,23	0,19	0,52
	CV, %	31,19	14,93	15,75	16,70	22,16	12,82	9,71	22,99
Илек (N = 60)	X±ΔX	6,02±0,29	15,86±0,46	1,80±0,05	4,81±0,11	15,43±0,55	2,67±0,09	2,71±0,06	1,95±0,06
	σ	1,57	2,50	0,28	0,63	3,04	0,48	0,34	0,32
	CV, %	26,05	15,78	15,46	13,03	19,67	18,07	12,49	16,33
Кутушево (N = 40)	X±ΔX	7,41±0,48	16,18±0,53	2,12±0,08	5,08±0,15	15,94±0,68	2,26±0,07	2,44±0,05	2,23±0,08
	σ	2,53	2,79	0,44	0,77	3,63	0,38	0,29	0,4
	CV, %	34,12	17,24	20,86	15,25	22,75	16,61	11,73	17,84
Еныпаево (N = 55)	X±ΔX	10,93±0,31	20,00±0,43	2,57±0,05	5,85±0,11	19,24±0,65	1,79±0,05	2,32±0,06	2,17±0,06
	σ	2,31	3,13	0,38	0,83	4,78	0,38	0,41	0,44
	CV, %	21,12	15,63	14,88	14,23	24,86	21,11	17,65	20,25

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; S – площадь листа, P — периметр листа, DL_L — длина листа, Sh_L — ширина листа, Summa_G — суммарная длина жилок на листе, DL_G — длина жилок на 1 кв. см, DL_L / Sh_L – отношение длины листа к ширине листа, Sh_L /Sh_ch — отношение ширины листа к ширине черешка.

Продолжение приложения С

Морфологические параметры средних стеблевых листьев у вида *P. grandiflora* в разнотипных сообществах

Профильные участки	Стат. показатели	Ff	Sr_h_zub, см	Sr_sh_zub, см	Sh_ch, мм	Sh_G, мм
Мокрая (N = 54)	X±ΔX	0,39±0,01	0,03±0,00	0,32±0,01	1,36±0,06	0,61±0,02
	σ	0,10	0,01	0,06	0,42	0,12
	CV, %	26,83	37,66	18,36	30,83	19,68
Свердловское (N=58)	X±ΔX	0,50±0,01	0,06±0,00	0,43±0,01	1,01±0,04	0,60±0,02
	σ	0,06	0,02	0,06	0,17	0,10
	CV, %	12,86	31,49	13,66	16,95	16,81
Ал. Сопки (N=50)	X±ΔX	0,52±0,01	0,04±0,00	0,52±0,01	1,24±0,04	0,76±0,02
	σ	0,07	0,01	0,06	0,22	0,14
	CV, %	13,65	27,71	12,11	17,97	18,46
Илек (N = 60)	X±ΔX	0,31±0,01	0,04±0,00	0,47±0,01	0,94±0,02	0,67±0,02
	σ	0,06	0,01	0,06	0,13	0,10
	CV, %	20,11	25,09	11,95	14,27	14,36
Кутушево (N = 40)	X±ΔX	0,35±0,01	0,04±0,00	0,49±0,02	0,97±0,04	0,61±0,02
	σ	0,06	0,01	0,09	0,19	0,12
	CV, %	17,01	23,01	17,71	19,27	19,00
Еныпаево (N = 55)	X±ΔX	0,35±0,01	0,06±0,00	0,50±0,01	1,21±0,03	0,84±0,02
	σ	0,08	0,02	0,09	0,19	0,14
	CV, %	21,61	34,78	17,26	15,36	16,31

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; Ff – фактор формы, Sr_h_zub — средняя высота зубчика, Sr_sh_zub — средняя ширина основания зубчика, Sh_ch — ширина черешка, Sh_G — ширина центральной жилки.

ПРИЛОЖЕНИЕ D

Морфологические параметры побега и соцветия у вида *P. vulgaris* в березовых лесах

Профильные участки	Стат. показатели	H, см	N_uzlov	N_1	D_st, см	Dl_socv, см	Sh_socv, см	Dl_socv/Sh_socv
Байкалово (N = 59)	X±ΔX	21,95±1,54	5,03±0,11	7,30±0,27	0,14±0,01	2,44±0,14	1,43±0,03	1,69±0,09
	σ	6,50	0,47	1,16	0,03	0,58	0,12	0,37
	CV, %	29,59	9,32	15,84	19,47	23,92	8,49	21,72
Северка (N = 62)	X±ΔX	27,63±1,23	4,91±0,07	6,53±0,24	0,15±0,01	2,87±0,15	1,70±0,04	1,67±0,07
	σ	4,90	0,28	0,95	0,03	0,59	0,15	0,28
	CV, %	17,76	5,62	14,55	18,02	20,50	8,66	17,03
Иткуль (N = 44)	X±ΔX	30,60±1,45	5,04±0,10	7,43±0,27	0,16±0,01	2,34±0,12	1,57±0,05	1,47±0,05
	σ	6,03	0,40	1,12	0,03	0,49	0,21	0,20
	CV, %	19,70	7,90	15,03	21,63	21,04	13,14	13,70

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_1 — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Продолжение приложения D

Морфологические параметры побега и соцветия у вида *P. vulgaris* в сосновых, елово - сосновых и елово-лиственничных посадках

Профильные участки	Стат. Показатели	H, см	N_uzlov	N_l	D_st, см	Dl_socv, см	Sh_socv, см	Dl_socv/Sh_socv
Хрустальная (N=58)	X±ΔX	24,64±1,59	4,94±0,08	7,29±0,24	0,13±0,01	2,00±0,10	1,39±0,04	1,44±0,06
	σ	6,38	0,32	0,95	0,02	0,42	0,16	0,24
	CV, %	25,88	6,45	13,04	17,38	20,76	11,57	16,95
Алтынное (N = 59)	X±ΔX	16,18±0,64	4,63±0,11	8,80±0,26	0,14±0,01	1,68±0,10	1,11±0,04	1,50±0,07
	σ	2,46	0,43	1,00	0,02	0,38	0,14	0,27
	CV, %	15,17	9,31	11,34	13,97	22,42	12,44	18,28
Биостанция УрФУ (N = 59)	X±ΔX	25,27±0,92	5,11±0,11	8,43±0,21	0,18±0,00	2,65±0,09	1,71±0,05	1,58±0,06
	σ	5,18	0,62	1,17	0,03	0,49	0,28	0,32
	CV, %	20,52	12,06	13,88	13,64	18,37	16,62	20,05
Нижний Иргинск (N = 40)	X±ΔX	19,11±0,85	5,31±0,16	7,94±0,36	0,11±0,00	1,73±0,09	1,33±0,04	1,32±0,06
	σ	4,23	0,79	1,79	0,02	0,43	0,19	0,32
	CV, %	22,15	14,84	22,53	21,78	24,96	14,21	24,43

Примечание – X±ΔX - среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Продолжение приложения D

Морфологические параметры побега и соцветия у вида *P. vulgaris* в луговых сообществах

Профильные участки	Стат. показатели	H, см	N_uzlov	N_l	D_st, см	Dl_socv, см	Sh_socv, см	Dl_socv/Sh_socv
Усть-Утка (N=68)	X±ΔX	15,91±0,68	4,60±0,10	8,20±0,25	0,13±0,00	1,81±0,08	1,35±0,04	1,34±0,05
	σ	2,85	0,43	1,05	0,02	0,34	0,16	0,22
	CV, %	17,93	9,28	12,86	12,85	18,56	11,52	16,32
Гусельниково (N=56)	X±ΔX	19,54±0,52	4,98±0,10	6,40±0,20	0,13±0,00	2,16±0,06	1,30±0,02	1,67±0,05
	σ	3,46	0,64	1,31	0,02	0,43	0,13	0,32
	CV, %	17,72	12,86	20,46	12,93	19,82	10,38	19,49
Киселево (N = 61)	X±ΔX	22,84±1,03	4,35±0,08	8,29±0,20	0,15±0,00	1,99±0,10	1,36±0,06	1,47±0,04
	σ	4,42	0,36	0,84	0,02	0,42	0,25	0,19
	CV, %	19,35	8,20	10,13	12,78	21,20	17,99	12,63
Кургатово (N = 59)	X±ΔX	25,91±0,77	4,70±0,14	7,63±0,32	0,13±0,00	2,27±0,07	1,20±0,02	1,91±0,07
	σ	4,24	0,75	1,78	0,02	0,41	0,10	0,38
	CV, %	16,37	15,94	23,28	16,07	18,06	8,68	19,82
Ключи (N = 60)	X±ΔX	19,02±0,74	4,73±0,15	8,10±0,33	0,12±0,00	1,81±0,09	1,14±0,02	1,59±0,07
	σ	2,81	0,58	1,26	0,01	0,34	0,09	0,28
	CV, %	14,80	12,16	15,51	12,51	18,53	8,10	17,80

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.

Продолжение приложения D

Морфологические параметры побега и соцветия у вида *P. grandiflora* в разнотипных сообществах

Профильные участки	Стат. показатели	H, см	N_uzlov	N_l	D_st, см	Dl_socv, см	Sh_socv, см	Dl_socv/Sh_socv
Мокрая (N = 54)	X±ΔX	33,64±1,08	6,53±0,16	9,27±0,38	0,21±0,01	2,89±0,09	2,91±0,08	1,00±0,03
	σ	4,33	0,63	1,53	0,02	0,37	0,31	0,12
	CV, %	12,88	9,65	16,48	10,87	12,97	10,75	11,91
Свердловское (N=58)	X±ΔX	39,82±2,11	5,00±0,24	9,20±0,44	0,16±0,01	2,56±0,14	2,57±0,12	1,09±0,09
	σ	8,18	0,93	1,53	0,03	0,54	0,47	0,33
	CV, %	20,53	18,57	13,45	16,68	21,06	18,40	30,62
Ал. Сопки (N=50)	X±ΔX	35,74±1,58	6,33±0,14	7,67±0,24	0,16±0,01	2,06±0,12	1,92±0,06	1,07±0,05
	σ	4,59	0,42	0,70	0,03	0,34	0,16	0,15
	CV, %	12,85	6,57	9,16	17,23	16,60	8,31	13,65
Илек (N = 60)	X±ΔX	33,30±1,33	6,96±0,14	8,48±0,33	0,16±0,00	2,47±0,16	1,87±0,09	1,35±0,07
	σ	4,21	0,43	1,03	0,01	0,50	0,27	0,23
	CV, %	12,65	6,14	12,20	9,40	20,13	14,55	17,07
Кутушево (N = 40)	X±ΔX	29,83±1,32	6,65±0,21	9,35±0,38	0,16±0,01	1,89±0,13	1,75±0,11	1,11±0,08
	σ	4,06	0,64	1,17	0,02	0,40	0,33	0,24
	CV, %	13,60	9,67	12,49	12,18	21,13	18,63	21,64
Еныпаево (N = 55)	X±ΔX	25,81±0,72	5,93±0,14	7,38±0,21	0,18±0,01	2,27±0,10	1,60±0,05	1,43±0,05
	σ	2,77	0,54	0,82	0,02	0,39	0,19	0,20
	CV, %	10,72	9,05	11,09	12,58	17,34	11,79	13,82

Примечание – X±ΔX – среднее ± ошибка среднего, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации; H – высота побега, N_uzlov — число узлов, N_l — число листьев, D_st — диаметр стебля, Dl_socv — длина соцветия, Sh_socv — ширина соцветия, Dl_socv/Sh_socv — отношение длины соцветия к ширине.