УДК 581.5
DOI 10.5281/zenodo.5569634

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И КОНСОРТИВНЫЕ СВЯЗИ ПЕРСПЕКТИВНОГО ЛЕКАРСТВЕННОГО РАСТЕНИЯ СИБИРСКОЙ ФЛОРЫ *PEDICULARIS SIBIRICA* VVED. НА ЮГЕ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

PECULIARITIES OF REPRODUCTION AND CONSORATIVE RELATIONS OF A PROSPECTIVE MEDICINAL PLANT OF THE SIBERIAN FLORA *PEDICULARIS SIBIRICA* VVED. IN THE SOUTH OF TOMSK REGION

БЕЛЯЕВА ТАТЬЯНА НИКОЛАЕВНА,
доктор биологических наук, доцент, старший научный сотрудник,
Сибирский ботанический сад,
Национальный исследовательский Томский государственный университет.
БУТЕНКОВА АЛИНА НИКОЛАЕВНА,
кандидат биологических наук, научный сотрудник,
Сибирский ботанический сад,
Национальный исследовательский Томский государственный университет.
ШМАКОВА ГАЛИНА АНДРЕЕВНА,
лаборант,
Сибирский ботанический сад,
Национальный исследовательский Томский государственный университет.
КАТАЕВА ТАТЬЯНА НИКОЛАЕВНА,
инженер,
Сибирский ботанический сад,
Национальный исследовательский Томский государственный университет.

BELAEVA TATIANA NIKOLAEVNA,
doctor of biological sciences, Associate Professor, senior researcher,
Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University.
BUTENKOVA ALINA NIKOLAEVNA,
candidate of biological sciences, researcher,
Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University.
SHMAKOVA GALINA ANDREEVNA,
research assistant,
Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University.
KATAEVA TATIANA NIKOLAEVNA,
engineer,
Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University.

Предметом исследования послужили консортивные связи и особенности репродуктивной биологии видов семенных растений, являющихся полупаразитами. Объектом настоящего исследования является Pedicularis sibirica (мытник сибирский), известный в народной медицине под названием

«золотой колос», перспективный для поисков новых источников медицинских препаратов. Своеобразие биологии вида состоит в том, что он совмещают автотрофное питание с паразитизмом на других видах высших растений. В исследовании применялись традиционные методы фенологических и популяционных исследований, изучения особенностей семенного размножения. Рассмотрены некоторые аспекты сезонного развития, размножения и самовозобновления, морфология семян и консортивные связи м. сибирского в природных популяциях на юге Томской области. Основными выводами являются следующие: феноритмотип м. сибирского – весенне-летнезеленый, наиболее адаптированный к условиям южной тайги Западной Сибири. Установлена довольно высокая средняя реальная семенная продуктивность генеративной особи (659,9 семян) и урожайность семян P. sibirica. Вид в ценопопуляции возобновляется семенным способом, преобладают особи в виргинильном онтогенетическом состоянии. Потенциальные возможности семенного размножения реализуются лишь на 40,4 %, что в значительной степени обусловлено повреждениями семян насекомыми. Установлено 5 видов высших растений, на которых паразитирует P. sibirica. В результате проведенного исследования выявлено отсутствие строгой видовой специфичности в выборе растений-хозяев. Дается сравнение полученных результатов с имеющимися данными по семенной продуктивности близких видов рода, полученных в других регионах. Представленные результаты отличаются значительной новизной, т. к. доступных литературных данных о семенной продуктивности и консортивных связях P. sibirica не обнаружено.

The subject of the research was consortium relations and features of the reproductive biology of seed plant species, which are semi-parasites. The object of this study is Pedicularis sibirica, known in folk medicine as the "golden ear", which is promising for the search for new sources of medicines. The peculiarity of the biology of the species is that it combines autotrophic nutrition with parasitism on other species of higher plants. The study used traditional methods of phenological and population studies, studying the characteristics of seed reproduction. Some aspects of seasonal development, reproduction and self-renewal, seed morphology and consortium relations of P. sibirica. In natural populations in the south of the Tomsk region are considered. The main conclusions are the following: the phenorhythmotype of P. sibirica is spring-summer-green, most adapted to the conditions of the southern taiga of Western Siberia. A rather high average real seed productivity of a generative shoot (659.9 seeds) and a seed yield of P. sibirica were found. The species in the cenopopulation is renewed by the seed method; individuals in the virginal ontogenetic state predominate. The potential for seed reproduction is realized only by 40.4 %, which is largely due to damage to the seeds by insects. Five species of higher plants have been identified, on which P. sibirica parasitizes. The study revealed the absence of strict species specificity in the choice of host plants. The results obtained are compared with the available data on seed productivity of closely related species of the genus, obtained in other regions. The presented results are notable for their significant novelty, since the available literature data on seed productivity and consortium relationships of P. sibirica were not found.

Ключевые слова: *мытник сибирский, популяция, семенное размножение, феноритмотип, полупаразит, растение-хозяин, гаустории.*

Key words**:** *Pedicularis sibirica, population, seed reproduction, phenorhythmotype, semi-parasite, host plant, haustoria.*

Введение. Род *Pedicularis* L. (Orobanchaceae) включает около 800 видов [19], распространенных преимущественно в горных системах Евразии, и является одним из крупных и трудных в ситематическом отношении таксонов цветковых растений. Он представляет значительный научный и практический интерес. Своеобразие биологии видов рода состоит в том, что они совмещают автотрофное питание с паразитизмом на других видах высших растений. Мытники обладают сложно устроенными цветками, высоко специализированными к энтомофилии, но приуроченность многих видов рода к Арктике и высокогорьям позволяет предполагать наличие у них автогамии [2].

Некоторые виды рода перспективны для поисков новых источников препаратов для медицины. В траве *Pedicularis* обнаружены алкалоиды, флавоноиды, иридоиды, лигнаны, кумарины, фенилпропаноиды, фенолкарбоновые кислоты, антрахиноны, стерины, тритерпеноиды, алканы, сапонины, дубильные вещества [3; 12; 13; 20]. Соединения и экстракты из травы *Pedicularis* обладают антиоксидантной, антибактериальной, противоопухолевой, гепатопротекторной, ноотропной активностью [16–18]. Некоторые виды применяются в тибетской и традиционной китайской медицине при лечении инфекционных заболеваний, обладают жаропонижающими, противовоспалительными, детоксикационными, диуретическими, свойствами, используются в качестве кровоостанавливающих, ранозаживляющих, желчегонных средств [12; 13].

Широкий спектр применения видов рода *Pedicularis* в народной медицине обусловлен, вероятно, наличием в них разнообразных биологически активных веществ. Имеющиеся литературные данные о химическом составе, фармакологической активности некоторых видов рода дают основание считать их перспективными растениями для проведения поисковых исследований. Введение видов в культуру возможно только после тщательного изучения его эколого-биологических особенностей и выявления растений-хозяев.

Центры происхождения и разнообразия рода находятся на территории юго-западной части Китая и Восточных Гималаев, Алтая и Тянь-Шаня [15; 18]. На территории Томской области произрастает 6 видов рода *Pedicularis* [14]; большинство видов встречаются спорадически.

Цель настоящей работы – исследование семенной продуктивности и выявление консортивных связей перспективного лекарственного растения *P. sibirica* на юге Томской области.

Объекты и методики исследования. Исследования проводились в 2020–2021 гг. в окрестностях г. Томска, в 10 км от пос. Аникино в подзоне южной тайги Западной Сибири. Объектом исследования послужил *P. sibirica* Vved. (мытник сибирский). Ареал вида охватывает европейскую часть России, Урал, Сибирь, Монголию [2; 10]. Большая часть ареала находится на территории Южной Сибири. *Pedicularis sibirica* произрастает на лесных лугах, луговых склонах, в разреженных лесах, луговых степях; в горах поднимается до верхней границы леса. В Томской области спорадически встречается в Томском, Асиновском, Зырянском, Кожевниковском районах [14]. Несмотря на довольно широкое распространение в регионе, вид находится здесь на северной границе ареала и нередко площадь участка, где растет вид, небольшая. Поэтому в силу антропогенных факторов (рекреационная нагрузка, выпас скота, сенокошение и др.) велика вероятность потери части местонахождений. Вид представляет интерес для медицины. По данным Г.В. Крылова [11] м. сибирский, известный под названием «золотой колос», применяется в народной медицине как обезболивающее средство при травмах и переломах костей. Флавоноиды и гликосапонины близкого к м. сибирскому вида серии Comosae Maxim. *P. kaufmannii* Pinzgcr обладают кардиотоническим действием [5].

Описание сообщества и учет генеративных побегов *P. sibirica* проводили на 5 площадках (10 × 10 м). Подсчет особей различных онтогенетических состояний проводили на 10 пробных площадках размером 1 м^2.

Ритм сезонного развития изучали в течение вегетационного периода, используя методику фенологических наблюдений, разработанную И.Н. Бейдеман [1]. Феноритмотипы выделяли с использованием классической работы Р.А. Карписоновой [8].

Исследование семенной продуктивности было проведено в соответствии с общепринятыми методическими разработками [7]. Потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность оценивали как среднее количество семяпочек и реально образующихся семян на генеративный побег соответственно. Коэффициент продуктивности ($К_{пр}$) рассчитывали как отношение РСП к ПСП, выраженное в процентах. Процент плодообразования (ПП)

устанавливали, как отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах. Для анализа использовали не менее 50 цветков и 50 плодов, от 50 до 100 генеративных побегов. Результаты измерений обрабатывали статистически по методике Г.Н. Зайцева [6] с использованием программы Statistica 8.0. Определяли следующие показатели: M – среднюю арифметическую, m – ошибку средней арифметической, CV – коэффициент вариации.

Результаты исследования. В окрестностях пос. Аникино *P. sibirica* произрастает в березняке разнотравно-злаковом, расположенным рядом с крутым склоном правобережья р. Томи. Древесный ярус характеризуется сомкнутостью 0,5–0,6, преобладанием *Betula pendula* Roth. Покрытие кустарников составляет 1–10 % (*Rosa majalis* Herrm., *R. acicularis* Lindl., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Caragana arborescens* Lam.). Средняя высота травяного яруса – 50 см; проективное покрытие 70–85 %. Общее число видов на пробных площадках – 33. Ведущую фитоценотическую роль играют мезофильные лугово-лесные виды: доминируют *Trifolium pratense* L. (cop), *Trifolium lupinaster* L. (cop), *Hieraceum umbellatum* (cop). Со значительным обилием (sp) отмечены *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Rubus saxatilis* L., *Poa angustifolia* L., *Pedicularis sibirica*, *Sanquisorba officinalis* L., *Galium boreale* L., *Rubus saxatilis* L., *Vicia cracca* L., *Lathyrus pratensis* L., *Poa angustifolia* L. С меньшим обилием встречаются *Solidago virgaurea* L. (sol), *Carex macroura* Meinsh (sol), *Companula glomerata* L. (sol), *Ligularia glauca* (L.) O. Hoffm. (un), *Adenopyora liliifolia* (L.) A DC. (un) и др. Особенность флористического состава связана с участием в нем лугово-степных видов, образующих диагностическую комбинацию ассоциации: *Pulsatilla patens* L. (sp), *Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch (sp), *Phleum phleoides* (L.) H. Karst. (sol), *Thalictrum foetidum* L. (sol), *Allium lineare* L. (un) и др. Моховой ярус не выражен.

В исследованном фитоценозе *P. sibirica* отрастает в конце апреля. Цветет в июне – июле. Распускание цветков в соцветии – акропетальное (снизу вверх). Мытник сибирский относится к высокоспециализированным энтомофилом, основными опылителями которых являются шмели (мелиттофилия). В качестве посетителей цветков зарегистрированы виды рода *Bombus* (*B. lucorum*, *B. hypnorum* и др.), а также представители отряда Lepidoptera, которых в цветках растений привлекают нектар, находящийся у основания завязи, и пыльца. Более высокая плотность цветения, обусловленная концентрацией особей вида в определенном месте, может способствовать повышению активности опылителей и, следовательно, увеличить продуктивность семенного воспроизводства. Мытник сибирский является хорошим медоносом. Семена созревают в конце июля – августе, диссеминация – в августе – сентябре. Вторичного цветения не отмечено. Плод – многосемянная коробочка 15–18 мм длиной. Семена яйцевидные или овально-продолговатые, бурые, мелкоячеистые (Рис. 1), 2,37±0,06 мм длиной и 1,27±0,03 мм шириной. Масса 1000 семян – 0,93±0,02 г. После диссеминации генеративный побег и розетка листьев отмирают. Ювенильные и имматурные растения вегетируют до октября. Таким образом, феноритмотип *P. sibirica* – весенне-летнезеленый.

Рис. 1. Плод (слева) и семена (справа) Pedicularis sibirica.

Мытник сибирский является гемикриптофитом, относится к группе поликарпических кистекорневых полурозеточных трав. В изученной ценопопуляции в 2020–2021 гг. отмечено преобладание вегетативных особей, сотавляющих в среднем 70,5 % от общего числа особей. На долю генеративных растений приходится 24,1 %. Число ювенильных и имматурных особей в среднем за два года составляет только 5,4 %. Субсенильных особей не обнаружено. Вероятно, небольшой процент растений прегенеративного периода объясняется погодными условиями вегетационного периода, а также влиянием антропогенного фактора, т. к. наблюдаемый участок находится недалеко от города и подвержен серьезной рекреационной нагрузке (вытаптывание). Число генеративных растений на площадке 10 × 2 м варьировало от 3 до 20 (в среднем 10,4). Число генеративных побегов на особь изменялось незначительно: от 1 до 3, составляя в среднем 1,7 ± 0,4. Процент плодообразования, определяемый как отношение числа завязавшихся плодов, высокий – 72,8 % (Табл. 1). Число цветков в соцветии варьировало от 10 до 41 (в среднем 26,1 ± 1,4 шт.), число плодов – от 9 до 32 (в среднем 19,2 ± 1,0 шт.). Еще большей изменчивости подвержены показатели числа семязачатков в завязи и семян в плоде (коэффициенты вариации 25,3 и 57,3 % соответственно) (Табл. 1). Отмечено повреждения семян в коробочках личинками насекомых: от незначительного (3 %) до существенного (80 %). В целом, поврежденными оказалось 20 % коробочек. РСП побега составила в среднем 403,2 ± 43,1 семян, особи – 685,4 ± 72,4 семян (Табл. 2). Урожай семян на 1 м^2 – 356 семени или 0,33 г. Таким образом, потенциальные способности семенного размножения реализовывались у *P. sibirica* только на 40,4 %.

Таблица 1. Элементы семенной продуктивности *P. sibirica* на юге Томской области в среднем за 2020–2021 гг.

Показатели	**Число цветков**	**Число плодов**	**Число семяпочек**	**Число семян**	**ПП, %**
M±m	26,1±1,4	19,2±1,0	38,2±2,2	21,0±2,5	72,8±2,9
CV, %	29,3	11,8	25,3	57,3	20,7
Примечание: M – средняя арифметическая, m – ошибка средней арифметической, CV – коэффициент вариации.					

Таблица 2. Элементы семенной продуктивности *P. sibirica* на юге Томской области в среднем за 2020–2021 гг. (продолжение).

Показатели	**ПСП побега**	**ПСП особи**	**РСП побега**	**РСП особи**	**Кпр, %**
M ± m	997,3±65,4	1694,9±111,2	403,2±43,1	685,4±72,4	40,4±3,1
Примечание: M – средняя арифметическая, m – ошибка средней арифметической.					

Мытник сибирский является факультативным неспецифическим полупаразитом. Гаустории одного и того же растения могут паразитировать одновременно на различных видах цветковых растений. В качестве растений – хозяев в 2021 г. отмечены *Calamagrostis arundinacea, Poa angustifolia, Sanquisorba officinalis, Galium boreale, Vicia cracca.* Гаустории диаметром 0,05–0,1 мм, полушаровидные или овальные, развиваются преимущественно на тонких боковых корнях (Рис. 2). Толстые корни в количестве от 5 до 12, диаметром до 0,4 см (в среднем 0,29±0,01 см, CV = 20,9 %), выполняют преимущественно запасающую функцию. Так, по исследованиям, проведенным О.А. Киселевой [9], в толстых корнях *Pedicularis sibirica* subsp. *uralensis* (Vved.) Ivanina большую часть объема корня занимает первичная кора, клетки которой содержат многочисленные крупные крахмальные зерна; выражена зона аэренхимы, что подтверждает существование феномена структурной дифференциации кор-

ней многолетних гемипаразитических норичниковых на макроскопическом и микроскопическом уровнях.

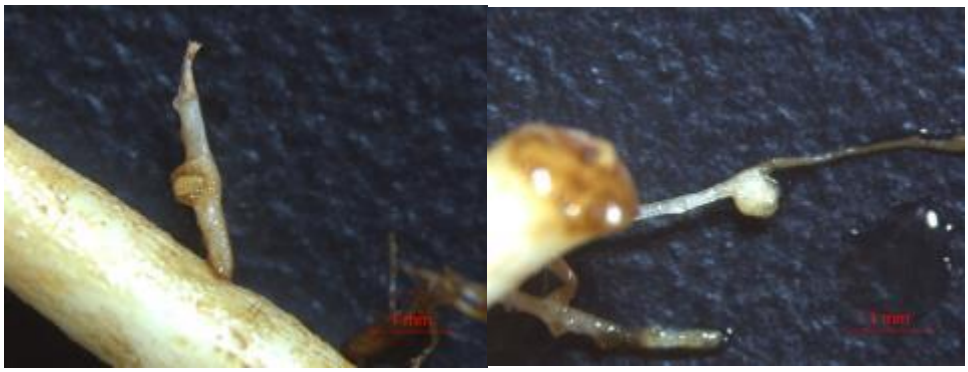

Рис. 2. Гаусории на корнях Pedicularis sibirica.

Обсуждение и выводы. Установлена довольна высокая реальная семенная продуктивность мытника сибирского в исследованной ценопопуляции. Не выявлено существенных различий по показателям семенной продуктивности *P. sibirica* в 2021 и 2020 гг., однако в 2021 г. коробочки наиболее интенсивно повреждались насекомыми. Литературных сведений о семенной продуктивности и составе растений-хозяев *P. sibirica* нами не обнаружено, однако имеются данные о семенной продуктивности близких видов серии Comosae Maxim. Так, показатели семенной продуктивности *P. sibirica* на юге Томской области несколько меньше результатов, полученных И.М. Ермаковой [5] для близкого вида *P. kaufmannii* на территории Московской области. В то же время они значительно выше данных, приводимых для *Pedicularis comosa* в условиях высокогорий Тебердинского заповедника [4], согласно которым средняя реальная семенная продуктивность побега составляла 92,5 ± 7 семян, а в коробочке завязывалось в среднем 8,8 ± 0,7 семян. Процент пустых и поврежденных коробочек достигал 31,2 %.

Потенциальные возможности вида реализуются лишь на 40,4 %, в том числе из-за повреждения части семян в коробочках личинками насекомых. Семенное размножение является основным способом самоподдержания популяций *P. sibirica* на юге Томской области. Вегетативное размножение возможно в виде старческой партикуляции старых генеративных особей, однако оно мало эффективно, т. к. не приводит к омоложению образующихся партикул.

Выявлено отсутствие строгой видовой специфичности в выборе растений-хозяев, что согласуется с литературными данными, полученными для других видов рода *Pedicularis* [2; 5].

«Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 0721-2020-0019).»

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1974. 156 с.
2. Беляева Т.Н. Род *Pedicularis* L. в горах Южной Сибири: систематика, география, биология: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Томск, 1986. 285 с.

3. Беляева Т.Н. Род *Pedicularis* L. в горах Южной Сибири: систематика, география, биология: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Томск, 1986. 16 с.

4. Елумеева Т.Г. Семенная продуктивность мытников (*Pedicularis,* Scrophulariaceae) альпийских сообществ Тебердинского заповедника // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника. М., 2003. С. 93-97.

5. Ермакова И.М. Мытник Кауфмана // Биологическая флора Московской области. 1996. Вып. 12. С. 124-139.

6. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 296 с.

7. Злобин Ю.А. Потенциальная семенная продуктивность. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 258-262.

8. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 205 с.

9. Киселева О.А. Характеристика корневой системы *Pedicularis sibirica* subsp. *uralensis* (Vved.) Ivanina на Среднем Урале // Симбиоз-Россия 2014: Материалы VII всероссийского конгресса молодых биологов, Екатеринбург, 6-11 октября 2014г.Екатеринбург: изд-во Урал. ун-та,2014.С.17-18.

10. Косачёв П.А. Система и конспект видов рода *Pedicularis* (Orobanchaceae) Алтайской горной страны и Тянь-Шаня // Біологічний вісник МДПУ ім. Богдана Хмельницького. 2016. Т. 6, вып. 1. С. 115-166.

11. Крылов Г.В. Травы жизни и их искатели. – Новосибирск: Западно-Сибирское книжное изд-во, 1972. 447 с.

12. Кукина Т.П. Липофильные компоненты мытников *Pedicularis striata* Pallas и *Pedicularis flava* Pallas / Т.П. Кукина, И.В. Хан // Химия растительного сырья. 2019. № 4. С. 113-118.

13. Чекирова Г.В. Изучение растений рода *Pedicularis* (Scrophulariaceae) как пример анализа информации автоматизированной базы данных «Тибетская медицина»/Г.В. Чекирова, Т.А. Асеева, А.А. Жамбалова, Т.П. Анцупова, Ю.Ю. Шурыгина//Бюлл.ВСНЦ СО РАМН, 2010. № 2 (72).С.231-233

14. Эбель А.Л. Определитель растений Томской области / А.Л. Эбель, А.И. Пяк, А.С. Ревушкин, И.И. Гуреева, В.И. Курбатский, М.В. Олонова, Т.В. Эбель, И.Е. Мерзлякова, Н.В. Щеголева, И.И. Волкова, А.А. Зверев, А.Л. Борисенко, А.С. Прокопьев, М.О. Моренко, С.Н. Выдрина. Томск: изд-во Том. Ун-та, 2014. 464 с.

15. Hong D. The distribution of Scrophulariaceae in the Holarctic with special reference to the floristic relationships between eastern Asia and eastern North America // Ann. Mo. Bot. Gard. 1983. 70.P.701-713

16. Li J. Scavenging effects of phenylpropanoid glycosides on superoxide and its antioxidation effect / J. Li, R.-L. Zheng, Z.-M. Liu, Z.-J. Jia // Acta Pharmacol. Sin. 1992. Vol. 13. P. 427-430.

17. Li J. Protection of Phenylpropanoid glycosides from *Pedicularis* against oxidative hemolysis *in vitro* / J. Li, P.-F. Wang, R.-L. Zheng, Z.-M. Liu, Z.-J. Jia // Planta Medica. 1993. Vol. 59. № 4. P. 315-317.

18. Li J. Antioxidative and chelating activities of phenylpropanoid glycosides from *Pedicularis striata* / J. Li, R.-C. Ge, R.-L. Zheng, Z.-M. Liu, Z.-J. Jia // Acta Pharmacol. Sin., 1997. Vol. 18. P. 77-80.

19. Mill R.R. Notes relating to the flora of Bhutan: XLIII. Scrophulariaceae (*Pedicularis*) // Edinb. J. Bot. 2001. Vol. 58 (1). P. 57-98.

20. Tunsag J. Isolation and Identification of Iridoid Glucosides from *Pedicularis flava* Pall. growing in Mongolia / J. Tunsag, D. Batsuren, B. Ganpurev, B. Sodbayar, L. Bayanjargal, T. Lübken, I. Bauer, H.-J. Knölker // Nat. Prod. Ind. 2017. Vol. 13. № 1. P. 106.

© Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Шмакова Г.А., Катаева Т.Н., 2021.