

УДК 581.151

Экады вида *Betonica officinalis* L. на Урале

Морилов В. В.

В природных местообитаниях Урала исследована изменчивость морфологических и биохимических признаков особей *Betonica officinalis* L. По комплексу признаков выделены таежная и лесостепная экады. Найдены признаки, имеющие адаптивный характер в отношении экологических условий вида.

Ключевые слова: экады, буквица лекарственная, изменчивость, природная зона.

Ecades of species *Betonica officinalis* L. in the Urals

Morilov V. V.

The variability of morphological and biochemical characteristics of individuals *Betonica officinalis* L. in natural habitats of the Urals is investigated. Taiga and forest steppe ecades are identified on a complex of characteristics. The characteristics that have the adaptive nature in relation to the environmental conditions of the species are found.

Keywords: ecades, *betonica officinalis*, variability, biotope.

Введение

Буквица лекарственная (*Betonica officinalis* L.) — декоративное и лекарственное растение. Входит в национальные фармакопеи многих стран Европы. Одними из основных его биологически активных веществ являются

дубильные вещества. Трава растения может накапливать до 15—25 % таннидов, которые могут применяться не только в медицине, но и в других областях, в том числе в дубильной промышленности [2, 5].

Вид распространен почти на всей территории Европы и Средиземноморья, встречается в Западной Сибири [3]. На территории России проводились отдельные биохимические и систематические исследования буквицы лекарственной, однако никаких сведений об изменчивости признаков вида *Betonica officinalis* L. в восточной части ареала до сих пор нет. Ранее нами было начато изучение экологической структуры вида *Betonica officinalis* L. на территории Уральского региона [6, 7, 8]. В частности, установлено, что по некоторым морфологическим признакам особи таежной и лесостепной зоны различаются, за что их условно назвали таежными и лесостепными экоморфами *Betonica officinalis* L.

В настоящей работе на большем статистическом материале значительно дополнены и уточнены результаты начатых нами ранее исследований и получены новые результаты по поиску закономерностей в изменчивости признаков особей *Betonica officinalis* L. в восточной части ареала.

Цель исследования

Цель исследования заключалась в том, чтобы изучить экологическую структуру вида *Betonica officinalis* L. на Урале.

Материал и методы исследования

Исследования проведены на Южном и Среднем Урале в 2009—2012 годах. Исходным материалом являются сборы особей *Betonica officinalis* L., которые проходили в географическом градиенте на 20 профильных участках в двух природных зонах: таежной (№ 1—6, 8, 9, 11—14, 17) и лесостепной (№ 7, 10, 15—16, 18—20) (таблица 1). Географический градиент охватывает территории Башкирии, Свердловской и Челябинской областей. Отбор

профильных участков проведен по принципу максимального охвата ареала вида *Betonica officinalis* L. на Урале, а также условий его произрастания. Профильные участки имеют различную высоту на уровне моря (от 263 до 406 м) и фитоценоотическую принадлежность.

У особей *Betonica officinalis* L. изучена изменчивость морфологических признаков верхних стеблевых и прикорневых листьев, генеративных побегов и соцветий растений, а также определено содержание дубильных веществ в листьях. На каждом профильном участке выбрано 25—30 особей, общей сложностью проанализировано более 500 особей.

При анализе изменчивости морфологических признаков применены общепринятые в биологии статистические методы [4]. Содержание дубильных веществ в листьях растений *Betonica officinalis* L. определено перманганатометрическим методом Левенталя в модификации Курсанова [1].

Для выяснения специфики изменчивости морфологических признаков около 200 генеративных особей профильных участков *Betonica officinalis* L. были помещены на «нивелирующий фон» [10]. 150 особей отобраны случайным образом в шести профильных участках таежной зоны (№ 1—6, 8) и 50 — в трех профильных участках лесостепной зоны (№ 15, 16) (таблица 1). Нивелирующим фоном являлось открытое солнечное место с ровным рельефом на суходольном лугу на территории Ботанического Сада УрО РАН (Средний Урал, г. Екатеринбург). На нивелирующем фоне была проанализирована погодичная изменчивость морфологических признаков за 2010—2012 гг. и рассчитан показатель силы влияния фактора, обусловленного генотипом, на морфологические признаки *Betonica officinalis* L. методом Плохинского [9] в изложении Лакина [4].

Таблица 1 — Профильные участки *Betonica officinalis* L.

Номер участка	Местонахождение	Природная зона	Высота, м	Фитоценоотическая принадлежность
---------------	-----------------	----------------	-----------	----------------------------------

1	Свердловская область, Первоуральский район	Тайга	298	Ельник травянозеленомошниковый
2	Свердловская область, Первоуральский район	Тайга	317	Ельник травянолипняковый

3	Свердловская область, Первоуральский район	Тайга	301	Торфянистый крупнозлаковоразнотравный луг
4	Свердловская область, Первоуральский район	Тайга	309	Ельник-сосняк травяной
5	Свердловская область, Сысертский район	Тайга	282	Сосняк разнотравный
6	Свердловская область, Сысертский район	Тайга	263	Сосняк ягодниковый
7	Свердловская область, Красноуфимский район	Лесостепь	301	Настоящий крупнозлаковоразнотравный луг
8	Свердловская область, Красноуфимский район	Тайга	333	Ельник-сосняк ягодниковый
9	Свердловская область, Красноуфимский район	Тайга	328	Ельник травянозеленомошниковый
10	Свердловская область, Красноуфимский район	Лесостепь	306	Остепненный крупноразнотравный луг
11	Свердловская область, Белоярский район	Тайга	264	Настоящий крупнозлаковый луг
12	Свердловская область, Нижне-Сергинский район	Тайга	400	Ельник-сосняк травяной
13	Свердловская область, Нижне-Сергинский район	Тайга	317	Настоящий крупнозлаковоразнотравный луг
14	Свердловская область, Первоуральский район	Тайга	301	Настоящий крупнозлаковоразнотравный луг
15	Свердловская область, Красноуфимский район	Лесостепь	312	Березняк костяничноразнотравный

16	Свердловская область, Красноуфимский район	Лесостепь	296	Сосняк-березняк орляковотравяной
17	Челябинская область, Катав-Ивановский район	Тайга	394	Сосняк орляковоразнотравный
18	Республика Башкортостан, Салаватский район	Лесостепь	292	Березняк костяничноразнотравный
19	Республика Башкортостан, Кигинский район	Лесостепь	406	Березняк костяничноразнотравный
20	Республика Башкортостан, Мечетлинский район	Лесостепь	384	Остепненный крупноразнотравный луг

Результаты исследования и их обсуждение

В ходе исследования обнаружены различия морфологических признаков верхних стеблевых и прикорневых листьев, генеративных побегов и соцветий растений *Betonica officinalis* L. в зависимости от зоны произрастания (таблица 2).

Таблица 2 — Морфологические признаки верхних стеблевых листьев растений *Betonica officinalis* L.

Признак	$xx \pm SS_{xx}$		F; p
	Таежные растения	Лесостепные растения	
Площадь листовой пластинки	(736±29) мм ²	(544±29) мм ²	F=19,68; p<0,05
Длина листовой пластинки	(5,05±0,10) см	(4,43±0,11) см	F=17,22; p<0,05
Ширина листовой пластинки	(1,75±0,04) см	(1,49±0,04) см	F=19,67; p<0,05
Отношение длины листовой пластинки к ширине	2,97±0,04	3,06±0,04	F=2,65; p>0,05
Формфактор листовой пластинки	3,40±0,04	3,49±0,05	F=1,87; p>0,05

Средняя длина основания зубчика листовой пластинки	(3,76±0,07) мм	(2,90±0,07) мм	F=73,26; p<0,05
Опушение нижней стороны листа	1,80±0,03	1,96±0,04	F=9,53; p<0,05
Опушение верхней стороны листа	1,79±0,03	1,99±0,04	F=17,01; p<0,05
Длина листовой пластинки прикорневых листьев	(8,91±0,19) см	(10,00±0,25) см	F=12,74; p<0,05
Ширина листовой пластинки прикорневых листьев	(3,70±0,07) см	(3,90±0,10) см	F=2,97; p>0,05
Отношение длины листовой пластинки прикорневых листьев к ширине	2,43±0,03	2,60±0,04	F=13,44; p<0,05
Длина генеративного побега	(72±1) см	(61±1) см	F=49,83; p<0,05
Длина соцветия	(5,16±0,09) см	(4,10±0,11) см	F=54,68; p<0,05
Ширина соцветия	(1,34±0,02) см	(1,35±0,02) см	F=0,12; p>0,05
Отношение длины соцветия к ширине	3,93±0,06	3,17±0,08	F=53,06; p<0,05
Отношение длины генеративного побега к длине соцветия	14,84±0,26	15,70±0,53	F=2,65; p>0,05

Как видно из таблицы 2, особи таежных профильных участков имеют верхние стеблевые листья бóльших размеров и менее развитое опушение верхней и нижней стороны листа, чем особи лесостепных профильных участков ($p < 0,05$). Средняя длина листовой пластинки у особей таежных растений равна $5,05 \pm 0,10$ см, а у лесостепных — только $4,43 \pm 0,11$ см. Средний балл опушения верхней и нижней стороны листа растений таежной зоны составляет $1,79 \pm 0,03$ и $1,80 \pm 0,03$, а растений лесостепной зоны — $1,99 \pm 0,04$ и $1,96 \pm 0,04$ соответственно.

Наиболее значимы зональные различия средней длины основания зубчика листовой пластинки ($F = 73,26$; $p < 0,05$). У верхних стеблевых листьев особей таежных профильных участков она составляет $3,76 \pm 0,07$ мм, что в 1,5—2 раза больше, чем у лесостепных ($2,90 \pm 0,07$ мм).

По размерам прикорневых (розеточных) листьев особи таежных профильных участков, наоборот, заметно уступают особям лесостепных. Среднее значение длины листовой пластинки у особей таежных растений примерно на 15—20 % меньше, чем у лесостепных ($F = 12,74$; $p < 0,05$). Значимо различается в зависимости от зоны произрастания у особей *Betonica officinalis* L. отношение длины листовой пластинки к ее ширине, составляя в среднем $2,60 \pm 0,04$ в лесостепи и $2,43 \pm 0,03$ в тайге. Другими словами, прикорневые листья лесостепных растений более вытянуты по сравнению с листьями растений таежной зоны.

Особь профильных участков таежной и лесостепной зоны различаются и по ряду признаков органов генеративной сферы. Соцветия таежных растений *Betonica officinalis* L. длиннее, чем соцветия лесостепных, а по ширине они примерно одинаковы. Отношение длины соцветия к ширине в таежных профильных участках составляет $3,93 \pm 0,06$, а в лесостепных — только $3,17 \pm 0,08$. Кроме того, для таежных растений больше средняя длина генеративного побега (72 ± 1 см), чем для лесостепных (61 ± 1 см).

Следует отметить, что обнаруженная зональная изменчивость признаков у *Betonica officinalis* L. имеет согласованный характер. На это указывает высокая степень корреляции многих измеренных морфологических признаков особей *Betonica officinalis* L., наиболее показательные из которых приведены в таблице 3. Присутствуют сильные связи и связи средней силы между большинством морфологических признаков вегетативной и генеративной сферы. Например, чем больше длина генеративного побега, тем больше площадь, длина и ширина верхних стеблевых листьев, больше длина соцветий и отношение длины соцветия к ширине ($0,3 < r < 0,7$). Сильно коррелируют друг с другом опушение нижней и верхней стороны верхних стеблевых листьев ($r = 0,85$). Имеется связь средней силы между длиной генеративного побега и средней длиной основания зубчика листовой пластинки верхних стеблевых листьев ($r = 0,54$).

Таблица 3 — Коэффициенты корреляции r некоторых морфологических признаков особей *Betonica officinalis* L.

Признак	Площадь верхних стеблевых листьев	Длина верхних стеблевых листьев	Ширина верхних стеблевых листьев	Длина генеративного побега	Длина соцветия	Отношение длины соцветия к ширине	Средняя длина основания зубчика верхних стеблевых листьев	Опушение нижней стороны верхних стеблевых листьев	Опушение верхней стороны верхних стеблевых листьев
Площадь верхних стеблевых листьев	—	0,95	0,96	0,37	0,21	0,29	0,72	-0,21	-0,39
Длина верхних стеблевых листьев	0,95	—	0,88	0,40	0,24	0,31	0,70	-0,29	-0,45
Ширина верхних стеблевых листьев	0,96	0,88	—	0,41	0,22	0,29	0,75	-0,19	-0,37
Длина генеративного побега	0,37	0,40	0,41	—	0,47	0,39	0,54	-0,20	-0,36
Длина соцветия	0,21	0,24	0,22	0,47	—	0,73	0,35	-0,10	-0,15
Отношение длины соцветия к ширине	0,29	0,31	0,29	0,39	0,73	—	0,35	-0,05	-0,09
Средняя длина основания зубчика верхних стеблевых листьев	0,72	0,70	0,75	0,54	0,35	0,35	—	-0,30	-0,48

СТЬЕВ

Опушение нижней стороны верхних стеблевых листьев	-0,21	-0,29	-0,19	-0,20	-0,10	-0,05	-0,30	—	0,85
Опушение верхней стороны верхних стеблевых листьев	-0,39	-0,45	-0,37	-0,36	-0,15	-0,09	-0,48	0,85	—

Изучение изменчивости признаков *Betonica officinalis* L. на нивелирующем фоне показало, что наиболее генетически детерминированными среди них являются опушение нижней и верхней стороны верхних стеблевых листьев. Показатель силы влияния фактора, обусловленного генотипом, для них превысил 0,8. В изменчивости остальных признаков велика доля модификационной составляющей по сравнению с генотипической. Для большинства признаков показатель силы влияния составил не более 0,5.

Таким образом, какие-либо выраженные различия признаков таежных и лесостепных особей, которые бы сохранялись в течение ряда лет, отсутствуют. Морфологические признаки растений таежной и лесостепной зон отличаются вследствие их разных экологических условий, и поэтому можно предположить существование у вида *Betonica officinalis* L. двух экад — таежной и лесостепной. То есть обнаруженная нами согласованная зональная изменчивость морфологических признаков особей *Betonica officinalis* L., по всей видимости, имеет приспособительное значение в отношении экологических условий местообитаний вида в таежной и лесостепной зонах Урала.

Таежные и лесостепные растения *Betonica officinalis* L. отличаются содержанием дубильных веществ в листьях. В среднем в течение года листья особей таежной экады накапливают, как правило, меньше дубильных веществ, чем листья особей лесостепной экады. Например, в 2011 году

среднее значение содержания таннидов в растениях таежных профильных участков составляло $5,28 \pm 0,13$ %, а в растениях лесостепных $6,37 \pm 0,28$ % (225 особей; $F = 15,36$; $p < 0,05$).

Результаты измерений содержания дубильных веществ в листьях растений буквицы лекарственной нами были сопоставлены с результатами измерений их морфологических признаков. Наиболее высокое содержание дубильных веществ отмечено у растений, имеющих более короткие генеративные побеги и верхние стеблевые листья с меньшей средней длиной основания зубчика листовой пластинки. Коэффициенты корреляции между содержанием дубильных веществ и средней длиной основания зубчика листовой пластинки верхних стеблевых листьев и между содержанием дубильных веществ и длиной генеративного побега составили 0,36. Эти признаки также коррелируют друг с другом, и по ним отмечаются наиболее значимые зональные различия. По-видимому, все три признака формируются согласованным образом, и их изменчивость у экад *Betonica officinalis* L. в значительной степени носит адаптивный характер.

Выводы

1. На Урале по комплексу морфологических признаков *Betonica officinalis* L. выделены две экады — таежная и лесостепная. Особи таежной экады по сравнению с особями лесостепной имеют стеблевые листья бóльших размеров и бóльшей средней длиной основания зубчика, с менее развитым опушением, менее вытянутые прикорневые листья и более длинные генеративные побеги, более длинные и менее уплощенные соцветия.

2. Наиболее значимы зональные различия средней длины основания зубчика листовой пластинки верхних стеблевых листьев, длины генеративного побега, длины соцветия и отношения длины соцветия к его ширине. Между этими признаками существует высокая степень корреляции, что позволяет говорить о согласованном характере зональной изменчивости морфологических признаков, которая имеет, по всей видимости,

приспособительное значение в отношении экологических условий местообитаний вида *Betonica officinalis* L. в таежной и лесостепной зонах.

3. Экады *Betonica officinalis* L. отличаются биохимически. Особи лесостепной экады *Betonica officinalis* L. содержат больше дубильных веществ, чем особи таежной. Содержание дубильных веществ выше у растений, имеющих более короткие генеративные побеги и верхние стеблевые листья с меньшей средней длиной основания зубчика листовой пластинки. Эти признаки также коррелируют друг с другом, и по ним отмечаются наиболее значимые зональные различия. По-видимому, все три признака формируются согласованно и для экад *Betonica officinalis* L. имеют приспособительное значение.

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного проекта, выполняемого учреждениями УрО РАН по теме «Анализ морфологической и биохимической изменчивости новых видов лекарственных растений в связи с проблемами изучения их адаптивного потенциала» (№12-И-4-2023).

Литература

1. Государственная фармакопея СССР. Вып. 1. Общие методы анализа. МЗ СССР // М.: Медицина, 1987. — 335 с.
2. Губанов И. А., Крылова И. Л., Тихонов В. Л. Дикорастущие полезные растения СССР // М.: Мысль, 1976. — 360 с.
3. Кнорринг О. Э. Буквица — *Betonica* L. В кн.: Флора СССР. Т. 21. // М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — С. 237—242.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия // М.: Высш. шк., 1990. — 350 с.
5. Микеладзе Р. М., Топурия О. И., Гахеладзе К. Л. Гистохимическое исследование *Rosmarinus officinalis* L. и *Betonica officinalis* L. на содержание некоторых биоактивных соединений / Вопросы интродукции и зеленого строительства // Тбилиси, 1976. — Вып. 10 (79). — С. 83—88.

6. Мориллов В. В. Некоторые закономерности внутривидовой изменчивости буквицы лекарственной (*Betonica officinalis* L.) на Среднем Урале / Экология: традиции и инновации: материалы конф. молодых ученых, 9-13 апреля 2012 г., ИЭРиЖ УрО РАН // Екатеринбург: Гощицкий, 2012. — С. 74—77.
7. Мориллов В. В. Продуктивность буквицы лекарственной в зависимости от условий произрастания / Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее). Материалы конф. Молодых ученых, 30 марта — 3 апреля 2009 г., ИЭРиЖ УрО РАН // Екатеринбург: Гощицкий, 2009. — С. 132—133.
8. Неуймин С.И., Темирбекова С.К., Мориллов В.В. Периодическая система изменчивости элементарных признаков в свете закона гомологических рядов Н.И. Вавилова (на примере *Betonica officinalis* L.) / Плодоводство и ягодоводство России // М.: ГНУ ВСТИСП Россельхозакадемии, 2012. — Т. 34, №2. — С. 68-77.
9. Плохинский Н. А. Биометрия // М., 1970. — 368 с.
10. Синская Е. Н. Анализ сортовых популяций подсолнечника по реакции на длину дня / Краткий отчет о науч.-исслед. работе за 1957 г. ВНИИМЭЖ // Краснодар, 1958. — С. 124—128.