

БОТАНИКА

УДК 581.162

Е. И. Демьянова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

О СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ *SALVIA GLUTINOSA* L. (*LAMIACEAE*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ПЕРМСКОМ КРАЕ

Дана характеристика семенной продуктивности шалфея железистого (*Salvia glutinosa* L., *Lamiaceae*) в условиях интродукции в Пермском крае в 2011–2015 гг. Её уровень был неодинаков в разные годы исследования, что связано с поздним цветением (август–сентябрь) и различной лётной активностью опылителей (шмелей) в зависимости от погодных условий. Семенная продуктивность этого растения, хотя и невысокая в расчёте на 1 плод, вполне обеспечивает самосев благодаря обилию цветков на особи. При изоляции от опылителей семена не завязываются. Автогамии препятствует дихогамия в форме протандрии и геркогамии. Растение характеризуется хорошей зимостойкостью, способностью к самовозобновлению, обильным и длительным цветением, продолжающимся около 2.5 месяцев, крупными хорошо заметными цветками. За семилетний срок наблюдений (2009–2015 гг.) на нём не отмечено вредителей и заболеваний. Ш. железистый рекомендуется в качестве декоративного растения в городские скверы и парки Пермского края.

Ключевые слова: *Lamiaceae*; семенная продуктивность; уровень жизнестойкости; интродукция.

Е. I. Demyanova

Perm State University, Perm, Russian Federation

ABOUT SEED PRODUCTION OF *SALVIA GLUTINOSA* L. (*LAMIACEAE*) IN CONDITIONS OF INTRODUCTION IN PERM REGION

The characteristics of seed productivity of ferruginous sage (*Salvia glutinosa* L., *Lamiaceae*) in the conditions of introduction in the Perm region in 2011–2015, its level has been uneven in different years of the study, which is associated with late flowering (August–September) and different flight activity of pollinators (bumblebees), depending on suitable conditions. Seed production of this plant, although low per 1 the fruit, it provides the self-seeding due to the abundance of flowers per individual. In ISO-lation from pollinator seeds are not fastened. Outagamie prevents dichogamy in the form of protandry and herkogamy. The plant is characterized by good winter hardiness, ability to self-renewal, abundant and prolonged flowering, continue-available for about 2.5 months, well-marked large flowers. Over a seven-year period of observation (2009–2015) is not marked with pests and diseases. *Salvia glutinosa* is recommended as ornamental plants in city squares and parks in the Perm region.

Key words: *Lamiaceae*; seed production; level of vitality; introduction.

Шалфей железистый (*Salvia glutinosa* L.) – крупное растение (100–125 см выс.) с яйцевидно продолговатыми листьями на длинных черешках, с большими жёлтыми цветками (венчик до 3.5–4 см длины). Это среднеевропейский вид с широким ареалом – Средняя и Атлантическая Европа, Западное и Восточное Средиземье [Победимова,

1954]. В Российской Федерации отмечен в Центральной России и на Кавказе, а также в лесостепных районах Башкирии, Пензенской, Саратовской и Тамбовской областях, где включен в число охраняемых видов [Красный список..., 2004 (2005)].

Ш. железистый относится к лекарственным, эфиромасличным, медоносным и декоративным

растениям [Патудин, Юсупова, Волошина, 1976; Дикорастущие..., 2001; Байкова, 2006; и др.]. В качестве интродукта выращивается во многих ботанических садах России. Е.В. Байкова [1997, 2006] рекомендует ш. железистый в качестве декоративного растения для лесостепной зоны Западной Сибири.

Это гинодиэичное растение [Loev, 1894: цит. по Knuth, 1899; Демьянова, 1981, 1985]. Популяции ш. железистого состоят из гермафродитных особей и особей с функционально женскими (андростерильными) цветками. Последние в природных популяциях наблюдаются довольно редко.

В Учебном ботаническом саду Пермского государственного национального исследовательского университета это растение выращивается с 2009 г. из семян, полученных по делектусу из Главного ботанического сада РАН. Задача настоящего исследования – установление возможности интродукции этого вида в условиях Приуралья, определение его жизнеспособности [Андреев, 1974, 1975]. При изучении особое внимание обращалось на эффективность семенного размножения как важного показателя его устойчивости к условиям существования за пределами границ его естественного произрастания. В месте исследования отмечены только гермафродитные особи (14 растений).

Организация и методика исследований

Исследования проводили в 2011–2015 гг. За элементарную единицу семенной продуктивности мы принимали цветок (плод). Количество учётных единиц (n) в разные годы было неодинаковым (300–500). Для учёта плоды собирались с 10 растений со средней части главного генеративного побега. Подсчёт производился в стадию восковой спелости семян (эремов) во избежание их возможной потери при полном созревании. Чашечка после созревания плодов легко отделяется от растения, опадая вместе с эремами. Важно, что ко времени учета нормально сформированные семена хорошо отличаются от недоразвитых щуплых и мелких невыполненных семян. Последние также учитывались, поскольку их появление может свидетельствовать о дефектах в сфере опыления. В отдельные годы (2012 и 2015 гг.) семенная продуктивность у одних и тех же растений определялась дважды (в разные сроки созревания семян).

Семенная продуктивность изучалась по методикам Т.А. Работнова [1950, 1960] и И.В. Вайнагия [1973, 1974]. Материал обработан методами вариационной статистики [Лакин, 1990]. Результаты исследования представлены в табл. 1 и 2. Данные о метеоусловиях во время наблюдений заимствованы на сайте «Гисметео» [www.gismeteo.ru].

Поскольку успешность завязывания семян зависит и от качества пыльцы, ежегодно определялась её фертильность ацетокарминовым методом [Справочник..., 2004]. В период массового цветения собирали по 5 цветков с 10 особей и, отпрепарировав пыльники, каждую пробу просматривали в 10 полях зрения. Фертильные пыльцевые зерна, окрашивающиеся в малиновый цвет, хорошо отличались от почти бесцветных стерильных.

Результаты исследований и их обсуждение

Цветки ш. железистого (как и других видов рода *Salvia* L.) протандричны. В эту стадию столбик с двулопастным рыльцем находится под серповидно изогнутой верхней губой и не выставляется наружу. Спустя 1–2 дня (в зависимости от погодных условий) после начала распускания цветка столбик сильно вытягивается, выходит из-под верхней губы и наклоняется к крупной нижней губе, служащей посадочной площадкой для опылителей. Главными и едва ли не единственными опылителями в условиях интродукции оказались шмели. Чаще других на цветках ш. железистого отмечен *Bombus terrestris* L. Опыление происходит при непосредственном контакте лопастей рыльца со спинкой насекомого, на которой находится пыльца от предыдущего посещения других цветков, находящихся в стадии протандрии. Пыльца попадает на спинку шмеля, когда пыльники ударяются о спинку насекомого. Об этом ранее сообщали и другие авторы [Knuth, 1899; Кернер, 1902; Фегри, Пэйл, 1982]. Нам не кажутся верными наблюдения Н.Г. Холодного [1944, 1946, 1949] об опылении *Salvia glutinosa* L. По его мнению, контакта рыльца с телом шмеля не происходит из-за размера цветков. Перенос пыльцы на рыльца совершается по воздуху в результате вихревого воздушного потока, создаваемого крыльями взлетающих с нижней губы шмелей.

Фертильность пыльцы во все годы исследования (2011–2015 гг.) была высокой: соответственно 93.8, 78.5, 96.0, 96.5, 93.4%.

Обратимся к табл. 1. Как следует из представленных данных, показатели семенной продуктивности оказались неодинаковыми в разные годы исследования и чаще всего сравнительно невысокими в расчёте на 1 плод. На это, прежде всего, указывает показатель ПС. Мы полагаем, что основная причина слабого завязывания семян у этого вида в условиях интродукции в Приуралье заключается в его позднем цветении (август–сентябрь), когда нередко в течение продолжительного времени наблюдается пасмурная и холодная погода. В такой ситуации затруднено посещение цветков шмелями – основными опылителями крупных цветков ш. железистого. В условиях Приуралья отмечается

смещение фазы цветения на более поздние сроки по сравнению с ранее перечисленными географическими пунктами. В местах естественного произрастания растение цветет в другое время (июнь-август).

Зависимость уровня семенной продуктивности от погодных условий во время цветения и завязывания семян наиболее чётко проявилась в 2012 и 2014 гг. В 2012 г. отмечено самое слабое завязывание семян в оба срока учёта, а в 2014 г., напротив, наиболее успешное. Так, согласно сводке метеоусловий, в августе 2012 г. зафиксировано большое число облачных и пасмурных дней (26 дней, причём из них 6 были к тому же дождливыми). Температура воздуха в дневные часы колебалась от +9° до +26°. В сентябре, несмотря на более низкие дневные температуры (от +7° до +21°), было больше ясных и малооблачных дней, способствующих активному лёту опылителей. Последнее благоприятно сказалось как на показателях семенной продуктивности (табл. 1), так и на её структуре (табл. 2). Тем не менее, в этом году число невыполненных семян оказалось наиболее высоким по

сравнению с остальными годами исследования. Степень варьирования признаков по шкале С.А. Мамаева [1973] оказалась повышенной и даже высокой.

В 2014 г. отмечен самый высокий процент цветков, давших плоды (ПП, %), наиболее эффективное завязывание семян (ПС, %) с самым большим числом плодов, содержащих максимальное число эремов – 4, максимальная семенная продуктивность в расчете на 1 плод (табл. 1 и 2) по сравнению с другими годами исследования. В этом году, особенно в августе, погодные условия благоприятствовали лёту насекомых-опылителей. Дневные температуры колебались от +12 до +27°. В августе зарегистрировано лишь два дождливых дня. В этом месяце сформировалась основная масса семян (учёт семенной продуктивности сделан 29 августа). Длительного холодного ненастья не наблюдалось и в сентябре, цветение продолжалось до середины октября. Число невыполненных эремов было самым низким за весь пятилетний срок наблюдений.

Таблица 1

Показатели семенной продуктивности *Salvia glutinosa* L. в условиях интродукции в Пермском крае

Дата наблюдений	Выборка, n	ПП, %	δ	Эремов на 1 плод (M \pm m)	ПС, %	CV, %	P, %
2011, 29.9	300	64.3	0.141	1.98 \pm 0.01	49.5	7.1	5
2012, 30.8	500	24.0	0.211	0.58 \pm 0.01	14.5	36.4	1.7
2012, 28.9	500	26.8	0.187	0.74 \pm 0.01	18.6	25.3	1.4
2013, 1.10	500	50.8	0.115	1.34 \pm 0.01	33.5	8.6	7
2014, 28.8	500	89.8	0.118	3.16 \pm 0.01	78.5	3.7	3
2015, 29.8	500	62.2	0.089	2.18 \pm 0.01	54.5	4.1	5
2015, 9.10	350	86.9	0.122	2.71 \pm 0.01	67.8	4.5	4

Примечания: ПП, % – процент цветков, давших плоды; δ – среднее квадратическое отклонение для генеральной совокупности; ПС, % – количество семян, развившихся в семена (эремы); CV, % – коэффициент варьирования признаков; P, % – показатель точности определения средней опыта.

Таблица 2

Структура семенной продуктивности *Salvia glutinosa* L. при свободном опылении в условиях интродукции в 2011-2015 гг.

Дата наблюдений	Выборка, n	Число завязавшихся эремов, шт.					Число невыполненных эремов, шт. (%)
		4	3	2	1	0	
		Число цветков, давших указанное число эремов, шт. (%)					
2011, 29.9	300	98 (32.7)	40 (13.3)	27 (9.0)	28 (9.3)	107 (35.7)	132 (6.6)
2012, 30.8	500	28 (5.6)	26 (5.2)	33 (6.6)	33 (6.6)	380 (76.0)	230 (11.5)
2012, 28.9	500	50 (10.0)	30 (6.0)	27 (5.4)	27 (5.4)	366 (73.2)	198 (9.9)
2013, 1.10	500	90 (18.0)	44 (8.8)	57 (11.4)	63 (12.6)	246 (49.2)	135 (6.8)
2014, 28.8	500	307 (61.4)	84 (16.8)	40 (8.0)	18 (3.6)	51 (10.2)	61 (3.1)
2015, 29.8	500	210 (42.0)	61 (12.2)	26 (5.2)	14 (2.8)	189 (37.8)	145 (7.3)
2015., 9.10	350	130 (37.1)	104 (29.7)	47 (13.4)	23 (6.6)	46 (13.2)	92 (7.7)

Подобное положение зарегистрировано и в 2015 г. при подсчетах семенной продуктивности в два срока. В августе (при дневной температуре от +5 до +24°) было много облачных и пасмурных дней, причем 11 дней из них оказались дождливыми.

В сентябре погода улучшалась: в течение 10 дней стояла малооблачная и даже ясная погода. Отмечено только четыре дождливых дня. При подсчете семенной продуктивности 9 октября (табл. 1) зарегистрировано некоторое увеличение семенной

продуктивности в расчёте на 1 плод в сравнении с первым сроком учёта (подсчёт 30 августа, табл. 1). Процент невыполненных семян был примерно одинаковым в оба срока подсчёта (табл. 2). В 2011 и 2013 гг. учёты семенной продуктивности проводились однократно. Судя по полученным данным, семенная продуктивность в эти годы была ниже, чем в благоприятном по погодным условиям 2014 г., но значительно выше, чем в 2012 г.

Таким образом, семенная продуктивность ш. железистого в условиях интродукции в Приуралье подвержена значительным колебаниям. Она зависит от погодных условий во время цветения, влияющих на лётную активность шмелей – основных опылителей этого растения. Из-за позднего цветения в Приуралье вызревает лишь часть семян. Однако при обилии цветков на особи ш. железистый продуцирует достаточное количество семян для семенного размножения, свидетельством чего является успешный самосев, отмеченный у этого вида.

При изоляции от опылителей семена не завязываются. Автогамии препятствует диогогамия в форме протандрии и геркогамия (пространственное разделение генеративных органов). Опыление происходит только при участии специализированных опылителей – шмелей.

По нашему мнению интродукционные качества ш. железистого, проверенные в течение 7 лет (2009–2015 гг.), позволяют рекомендовать это растение в качестве декоративного в городские парки и скверы Пермского края. Для такого предложения есть все основания: растение характеризуется хорошей зимостойкостью (зимует без укрытия), довольно быстро вступает в генеративную фазу (на второй год после посева), обладает достаточной семенной продуктивностью, способностью к самовозобновлению. За семилетний срок на нем не отмечено вредителей и заболеваний. Согласно уровням жизнестойкости по шкале Г.Н. Андреева [1974] растению можно присвоить 5 баллов (ш. железистый самостоятельно размножается семенным путём). Обильное цветение продолжается около 2,5 месяцев (август, сентябрь, половина октября), т.е. в то время, когда в городских насаждениях явно недостаточно цветущих растений. Ш. железистый обладает высокими декоративными качествами: имеет крепкие стебли, хорошую облиственность, крупные хорошо заметные цветки. Мы рекомендуем это растение для групповых посадок на фоне газона в городские скверы и парки. Такое дополнение к городским зонам отдыха не только усиливает их эстетическую ценность, но и служит целям сохранения редких и исчезающих видов.

Библиографический список

- Андреев Г.Н. Об уровнях жизнестойкости интродуцентов // Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты, 1974. С. 61–70.
- Андреев Г.Н. Интродукция травянистых растений в Субарктику. Л.: Наука, 1975. 167 с.
- Байкова Е.В. Интродукция некоторых видов шалфея в Центральном ботаническом саду // Бюл. Главн. бот. сада РАН. 1997. Вып. 174. С. 14–24.
- Байкова Е.В. Род Шалфей. Морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 247 с.
- Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9, вып. 2. С. 287–296.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Демьянова Е.И. О семенной продуктивности *Salvia stepposa* Shost. при свободном опылении и разных вариантах искусственного скрещивания // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. / Перм. ун-т. Пермь, 1980. С. 106–120.
- Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе Губоцветных // Биологические науки. 1981. № 9. С. 69–74.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1302.
- Дикорастущие полезные растения России / под ред. А.Л. Буданцева и Е.Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. 663 с.
- Кернер фон Маршлаун. Жизнь растений. СПб.: Просвещение, 1902. Т. 2. 841 с.
- Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч. 3. 1. Семенные растения. М., 2004 (2005). 352 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 351 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесной растительности. М.: Наука, 1972. 290 с.
- Патудин А.В., Юсупова И.У., Волошина Д.А. Содержание и качественный состав жирного масла семян р. *Salvia* L. // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 2. С. 272–279.
- Победимова Е.Г. Сем. Губоцветные. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 703 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 3, вып. 6. С. 1–204.
- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 20–40.

- Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / сост. Р.П. Барыкина и др. М.: Изд-во МГУ, 2004. 311 с.
- Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.
- Холодный Н.Г. Опыление у шалфея липкого *Salvia glutinosa* L. // Ботанический журнал. 1944. Т. 29, № 4. С. 108–113.
- Холодный Н.Г. Ещё об опылении у шалфея // Ботанический журнал. 1946. Т. 31, № 2. С. 3–4.
- Холодный Н.Г. Среди природы и в лаборатории. М.: Изд-во МОИП, 1949. С. 43–49.
- Цвелёв Н.Н. Семейство губоцветные (Lamiaceae, или Labiatae) // Жизнь растений. М.: Просвещение. 1981. Т. 5, ч. 2. С. 404–412.
- Gismeteo. ru. 1998-2016. URZ: <https://www.Gismeteo.ru/month/4476> (дата обращения: 20.12.2015).
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd.II, t. 2. 707 S.
- References**
- Gogina E.E. [Genus *Thymus* L.] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1975. Iss. 2, pp. 137-168. (In Russ.).
- Gogina E.E. *Izmenčivost' i formoobrazovanie v rode tim'jan* [Variety and formation of genus *Thymus*]. Moscow, 1990. 208 p. (In Russ.).
- Godin V.N., Demyanova E.I. [About extent of gynodioecy in Angiosperms]. *Botaničeskij žurnal* V. 98, N 12 (2013): pp. 1465-1487. (In Russ.).
- Grashenkov A.E., Buiko R.A. *Produktivnost' razlicnyh form Thymus serpyllum L. s.str. v Leningradskoj i Pskovskoj oblastjach* [Production of different forms of *Thymus serpyllum* L. s.str. in Leningrad and Pskov regions]. *Rastitel'nye resursy* V. 19, Iss. 1 (1983): pp. 11-20. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Ob osobennostjach rasprostraneniya ginodičcii v semejstve gubocvetnyh* [About details of gynodioecy extension in Lamiaceae family] *Nauch. dok. vyssh. shkoly. Biologičeskije nauki*. N 9 (1981): pp. 69-72. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [The extent of gynodioecy in Angiosperms]. *Botaničeskij žurnal* V. 70, N 10 (1989): pp. 1289-1301. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Polovoj polimorfizm cvetkovykh rastenij. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Sexual polymorphism of Angiosperms. Abstract Dokt. Diss.]. Moscow, 1990. 35 p.
- Demyanova E.I. [Gynodioecy] *Ėmbriologija cvetkovykh rastenij. Terminologija i koncepcii* [Batygina T.B. ed. Embryology of Angiosperms. Terminology and concepts]. St. Petersburg, 2000, pp. 78-82. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Lykov V.A., Vozhakova A.V. [Details of pollination of sexual forms of flowers of *Thymus marschallianus* Willd.]. *Ėkologija opylenija cvetkovykh* [Ecology of pollination of Angiosperms]. Perm, 1987, pp. 78-89. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Ponomarev A.N. *Polovaja struktura prirodnyh populjacyj ginodičičnyh i dvudomnyh rastenij lesostepi Zaural'ja* [Sexual structure of native populations of ginodioecic and dioecic plants of forest-steppe Zauralie]. *Botaničeskij žurnal* V. 64, N 7 (1979): pp. 1017-1024. (In Russ.).
- Dikorastušije poleznye rastenija Rossii* [Budanceva A.L., Lesnovskaya E.E. ed. Wild-growing useful plants in Russia]. St. Petersburg, 2001. 662 p. (In Russ.).
- Zlobina L.M. *Cvetenije i plodonoshenije tim'jana (Thymus marshallianus Willd.)* [Flowering and fructification of *Thymus marshallianus* Willd.]. *Botanika. Issledovanija* Minsk, 1967, pp. 111-117. (In Russ.).
- Klokov M.V. *Rod tim'jan* [Genus *Thymus* L.] *Flora SSSR* Moscow, 1954. V. 28, pp 470-491. (In Russ.).
- Knyazev M.S. *Obzor vidov roda Thymus (Lamiaceae) v Vostočnoj Evrope i na Urale* [Review of the species of genus *Thymus* (Lamiaceae) in Eastern Europe and in the Urals] *Botaničeskij žurnal* V. 100, N 2 (2015): pp. 114-141. (In Russ.).
- Kordyum E.L., Glushenko G.I. *Citoembriologičeskije aspekty problem pola pokrytosemennyh* [Cytobryological aspects of sex of Angiosperms]. Kiev, Naukova Dumka Publ., 1976. 197 p. (In Russ.).
- Litvinenko V.I., Zoz I.G. *Chemotaksonomičeskoje izučeniye vidov Thymus L. s Ukrainy* [Chemotaxonomic study of *Thymus* L. species in Ukraina]. *Rastitel'nyje resursy* V. 6, Iss. 4 (1969), pp. 481-494.
- Menitskii Ju.L. *Nadvidovye taksony roda Thymus L. (Labiatae)* [Supraspecific taxa of genus *Thymus* L. (Labiatae)]. *Botaničeskij žurnal* V. 58, N 6 (1973a): pp. 794-805. (In Russ.).
- Menitskii Ju.L. *Nadvidovye taksony roda Thymus L. (Labiatae)* [Supraspecific taxa of genus *Thymus* L. (Labiatae)]. *Botaničeskij žurnal* V. 58, N 7 (1973b): pp. 988-994. (In Russ.).
- Menitskii Ju.L. *Rod tim'jan* [Genus *Thymus* L.]. *Flora Evropejskoj časti SSSR*. Leningrad, Nauka, V. 3 (1978): pp. 191-204. (In Russ.).
- Poleznye rastenija Zapadonoj Sibiri i perspektivy ich introdukcii* [Useful plants of West Siberia and prospects of their introduction]. Novosibirsk, Nauka, 1972. 379 p. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. [To study of gynodioecy in plants] *Botaničeskij žurnal* V. 60, N 1 (1975a): pp. 3-15. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. *Vydelenije nektara v oboepolykh i ženskikh cvetkakh ginodičičnyh rastenij* [Excretion of nectar in dioecic and female

- flowers of gynodioecic plants] *Nauch. dok. vyssh. shkoly. Biologicheskie nauki*. N 9 (1975b): pp. 67-72. (In Russ).
- Fegri K., Pejl L. van der *Osnovy ekologii opylenija* [The principles of Pollination Ecology.] Moscow, Mir Publ., 1982. 377 p. (In Russ.).
- Darvin Ch. The different forms of flowers on plants on the same species. London, John Murray Publ., 1877. 352 p.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, Wilhelm Engelmann Publ., 1899. 705 p.
- Muller H. Alpenblumen ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig, Wilhelm Engelmann Publ., 1881. 611 p.
- Thopson J.D., Manicacci D., Garajre M. Thirty-five years of Thyme: Atlas of two polymorphisms. *Bioscience*. V. 48, N 10 (1998): pp. 805-815.
- Wunderlich R., Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund Pollenkörner, Samenentwicklung und des reifen Samens. *Osterreichische Botanische Zeitschrift*. V. 114, N 4-5 (1967): pp. 383-483.

Поступила в редакцию 29.12.2015

Об авторах

Демьянова Евгения Ивановна, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

About the authors

Demyanova Evgenija Ivanovna, doctor of biology, professor of the Department of botany and plant genetics Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229